

MANEJO DE LA VEGETACIÓN, DOMESTICACIÓN DE PLANTAS Y ORIGEN DE LA AGRICULTURA EN MESOAMÉRICA

ALEJANDRO CASAS¹, JAVIER CABALLERO², CRISTINA MAPES² Y SERGIO ZÁRATE¹

¹Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
Apartado Postal 27-3 (Xangari), Morelia, Michoacán 58089, México

²Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
Apartado Postal 70-614 México, D.F. 04510, México

Resumen. Se analiza un modelo de domesticación de plantas en Mesoamérica basado en prácticas de manejo silvícola de poblaciones y comunidades vegetales. La información arqueológica y etnobotánica sugiere que, tanto en el pasado como en el presente, diferentes pueblos mesoamericanos han manipulado intencionalmente la vegetación con el fin de aumentar la disponibilidad de plantas útiles. Las formas de manejo de poblaciones y comunidades vegetales han incluido la tolerancia, inducción y protección de individuos de algunas especies durante aclareos de la vegetación y otras formas de perturbación. A través de estas formas de manejo, pueden llevarse a cabo procesos de selección artificial (selección *in situ*), los cuales pueden expresarse en divergencias morfológicas significativas entre poblaciones silvestres y manejadas, como lo ilustran los casos de *Anoda cristata*, *Crotalaria pumila*, *Leucaena esculenta* y *Stenocereus stellatus*, que se discuten en este artículo. Tales procesos de selección artificial *in situ* constituyen mecanismos de domesticación incipiente que se han llevado a cabo en Mesoamérica, posiblemente desde tiempos preagrícolas, y podrían contribuir a explicar los procesos que originaron la agricultura en esta región.

Palabras clave: domesticación, manejo de la vegetación, origen de la agricultura, selección artificial, silvicultura.

Abstract. A model of domestication of plants in Mesoamerica based on selective management of plant populations and communities by silvicultural practices is analyzed. Archaeological and ethnobotanical information suggests that intentional manipulation of vegetation by Mesoamerican peoples has occurred in past and present times in order to control availability of useful plants. Forms of management of plant communities or populations have included tolerance, protection and enhancement of individual plants of particular species during clearance of vegetation and other ways of perturbation. Processes of artificial selection (selection *in situ*) may be carried out through these forms of plant management. These processes may cause significant morphological differences between wild and managed populations as illustrated by the cases discussed here of *Anoda cristata*, *Crotalaria pumila*, *Leucaena esculenta* and *Stenocereus stellatus*. Processes of artificial selection *in situ* are mechanisms of incipient domestication of plants which appear to have been carried out in Mesoamerica, perhaps since pre-agricultural times, and that could contribute to explain the processes that led to the origins of agriculture in this region.

Key words: artificial selection, domestication, origins of agriculture, plant management, silviculture.

La agricultura es una de las invenciones más importantes de la humanidad. Su adopción como forma principal de subsistencia cambió drásticamente las formas de vida que como cazadores-recolectores desarrollaron los humanos por muchos miles de años. Las extraordinarias consecuencias de la agricultura en la vida humana han motivado numerosas investigaciones acerca de las causas que condujeron a su invención y adopción, ya que hoy el entendimiento del origen de la agricultura es considerado crucial para

comprender tanto la historia de las civilizaciones, como el desarrollo de la tecnología agrícola y la evolución de las plantas cultivadas. Pero no obstante los avances en el estudio de este tema son muchas las preguntas que aún quedan por contestar.

Los registros arqueológicos han hecho posible saber dónde y cuándo comenzó a practicarse la agricultura con mayor probabilidad. Braidwood (1960) descubrió la evidencia más antigua de prácticas agrícolas en el Medio Oriente en estratos de hace aproxi-

madamente 10 000 años. En esta área, los primeros cereales plenamente domesticados (el trigo y la cebada) han sido fechados en *ca.* 9 600 años antes del presente (Hillman y Davies, 1990; Zohary y Hopf, 1993). Por otro lado, en la parte central de México, MacNeish (1967, 1992) y Flannery (1986) encontraron los restos más antiguos de plantas cultivadas (aguacates, amaranto, calabazas y chiles) en estratos de entre 9 600 y 7 000 años antes del presente. Otras investigaciones sugieren que la agricultura basada en arroz se desarrolló primero en China, probablemente a lo largo de las cuencas de los ríos Huanghe y Yangzi hace alrededor de 9 500 años (Harris, 1996). Otros estudios han mostrado que la región andina y algunas áreas del sureste asiático fueron también sitios importantes en los cuales se originó la agricultura (Harlan, 1975; Pickersgill y Heiser, 1977; Hawkes, 1983; Yen, 1989; MacNeish, 1992). Estas investigaciones sugieren que la agricultura fue adoptada independientemente en algunas de estas regiones. Sin embargo, aún quedan incógnitas acerca de los alcances de la difusión de la cultura y, por lo tanto, de la independencia real entre las experiencias agrícolas en dichas regiones.

También ha sido posible conocer cómo fue el proceso de adopción de la agricultura. Las investigaciones arqueológicas llevadas a cabo en las décadas de los años cuarenta y cincuenta, sugirieron que con la adopción de la agricultura ocurrieron grandes cambios en la tecnología, la organización social, las relaciones económicas y otros aspectos culturales en un tiempo relativamente breve. Con base en estos supuestos, autores como Braidwood (1960) y Childe (1952) sugirieron que este período debería ser considerado como "Revolución Neolítica" o "Revolución Agrícola". No obstante, investigaciones durante las décadas subsecuentes parecieron mostrar que tanto la adopción de la agricultura como los importantes cambios socio-culturales ocurrieron en un tiempo más largo del que se pensaba. Considerando esta información, autores tales como MacNeish (1965, 1992), Harlan (1975), Hawkes (1983) y Flannery (1986) han sugerido que este período, más que "revolución", debería ser considerado como "Evolución Neolítica o Agrícola". Estudios más recientes han sugerido nuevamente la posibilidad de que tanto la adopción de la agricultura como la domesticación de plantas se llevó a cabo en un tiempo relativamente corto (Hillman y Davies, 1990; Zohary y Hopf, 1993). Sin embargo, aún se sabe poco acerca de cómo evolucionó la tecnología para manejar plantas a partir de la recolección y cómo surgió y se desarrolló el manejo agrícola en ese contexto.

Algunos autores han propuesto que la adopción de la agricultura se debió a presiones en la disponi-

bilidad de recursos, las cuales forzaron a los humanos a intensificar la producción de alimentos. Estas presiones se han atribuido a cambios ambientales (Childe, 1952; Wright, 1977; Henry, 1989; Bar Yosef, 1991; Blumler, 1996; Hillman, 1996) o al crecimiento de las poblaciones humanas (Vavilov, 1951; Anderson, 1952; Flannery, 1969; Cohen, 1977; Byrne, 1987). Sin embargo, para autores tales como Sauer (1952), la agricultura se originó donde la disponibilidad de alimentos era suficiente como para permitir tiempo libre y así desarrollar experimentos en el manejo de plantas, los cuales paulatinamente condujeron a su cultivo. Otros autores han sugerido que la agricultura fue principalmente una consecuencia de la evolución tecnológica para manejar plantas, así como de la evolución de plantas con fenotipos domesticables en las comunidades vegetales silvestres (Anderson, 1952; Braidwood y Willey, 1962; Smith, 1967; Ladizinsky, 1987; Blumler y Byrne, 1991). Y finalmente, algunos autores han sintetizado en modelos multivariados las causas del origen de la agricultura, incluyendo tanto las presiones por recursos como el desarrollo de la tecnología (Binford, 1968; Harris, 1977, 1989, 1996; Hassan, 1981; Flannery, 1986; MacNeish, 1992). No obstante, aún quedan muchas preguntas por contestar acerca de por qué se adoptó la agricultura en las diferentes regiones del mundo, por qué casi al mismo tiempo, y por qué se extendió rápidamente su uso.

Las investigaciones realizadas en Mesoamérica han jugado un papel relevante en la búsqueda de respuestas a tales preguntas. En esta región cultural, que incluye la parte meridional de México y la porción norte de Centroamérica (Matos-Moctezuma, 1994), se han encontrado restos de las prácticas humanas más antiguas de cultivo y domesticación de plantas. Entre las investigaciones más importantes destacan las llevadas a cabo por MacNeish en la Sierra de Tamaulipas (MacNeish, 1958); en la cueva de Santa Marta, Chiapas (MacNeish y Peterson, 1962); y en el Valle de Tehuacán, Puebla (MacNeish, 1967); así como las de Niederberger (1976) en el Valle de México, y las de Flannery (1986) en Guilá Naquitz, Oaxaca.

Se cuenta también con un importante cúmulo de información botánica y etnobotánica que ha permitido reconocer a Mesoamérica como uno de los centros más importantes de domesticación de plantas en el mundo (Vavilov, 1951; Harlan, 1975; Hawkes, 1983). Este hecho parece relacionarse estrechamente con la gran diversidad de plantas y culturas que caracterizan a la región. Así, de acuerdo con Caballero (1984), los más de 50 grupos étnicos indígenas de México usan y manejan más de 5 000 especies de plantas, con las cuales mantienen diferentes formas de interacción. Esto hace que Mesoamérica sea un verdadero labo-

ratorio viviente de domesticación de plantas, donde la gente, a través de diversas formas de manejo influye procesos evolutivos en plantas, tanto silvestres y arvenses como domesticadas (Casas *et al.*, 1996). El estudio de tales procesos actuales de domesticación es una valiosa fuente de información para analizar cómo operan en la actualidad los procesos de evolución en plantas cultivadas y para entender cómo pudieron haber ocurrido estos procesos en el pasado.

En la reconstrucción de la historia tecnológica que condujo a la agricultura, resulta crucial el estudio del amplio espectro de formas de manejo de plantas, tanto agrícolas como no agrícolas, que han sido y son llevadas a cabo por las culturas mesoamericanas. Estos estudios podrían aportar información sobre cómo se han llevado a cabo los procesos de selección artificial y otros mecanismos que intervienen en la domesticación de plantas; cuáles han sido los móviles culturales de tales procesos y la escala temporal en que se alcanzan resultados. Igualmente importante es estudiar la relación que guardan los diferentes sistemas productivos con el conjunto de factores socio-económicos.

El propósito principal de esta revisión es analizar el papel que pudieron haber jugado las formas no agrícolas de manejo de plantas en el origen de la agricultura en Mesoamérica. Con base en evidencia arqueológica y etnobotánica se examinan formas actuales y pasadas de manejo de comunidades y poblaciones vegetales y se discuten algunos estudios de caso en los que se analiza el posible papel de estas formas de manejo en la domesticación de plantas a través de selección artificial. Con base en ello se propone un modelo hipotético sobre domesticación de plantas en Mesoamérica mediante formas de manejo silvícola, y se discute el papel que estas prácticas pudieron haber jugado en el surgimiento de la agricultura.

Formas de producción agrícola y no agrícola

A partir de estudios arqueológicos en el Medio Oriente, Braidwood (1960) concluyó que la principal diferencia entre la recolección de plantas y la agricultura es que mientras la recolección implica la cosecha directa de productos naturales, la agricultura constituye un proceso de producción a través del cual la naturaleza es transformada para controlar la disponibilidad de los recursos. Hasta el presente, este concepto ha influido fuertemente los estudios sobre el origen de la agricultura, como lo muestran diversos estudios compilados por Ucko y Dimbley (1969); Reed (1977); Ford (1985); Harris y Hillman (1989) y Harris (1996).

No obstante lo anterior, son cada vez más los estudios arqueológicos, etnográficos y etnobotánicos que muestran evidencias de que algunos sistemas de producción de alimentos, cuya definición como agricultura no es fácilmente aceptada, han sido y son practicados por diversas culturas en el mundo. En general, tales sistemas se han basado en la manipulación de poblaciones o comunidades de plantas silvestres con el fin de optimizar su uso, y por esta razón, más que sistemas agrícolas, estos constituyen sistemas silvícolas. Algunos autores han considerado que este tipo de sistemas poco o nada contribuyeron a la domesticación de plantas y al origen de la agricultura (véase Harlan, 1975), mientras que otros los han considerado como "preludios" del manejo agrícola o "agricultura incipiente" (ver por ejemplo Harris y Hillman, 1989; Harris, 1996). Pero, por su posible importancia para entender el origen de la agricultura, estos sistemas merecen una atención especial.

La información generada por estudios arqueológicos sugiere que estas formas de manipulación de plantas fueron practicadas por el hombre mucho tiempo antes de que se adoptara la agricultura como forma principal de subsistencia. Probablemente incluyeron quemadas y otras formas de perturbación de la vegetación natural con el fin de promover la abundancia de algunos recursos vegetales específicos. Así, Clark (1959), Rose-Ines (1972) y Guillon (1983) han estimado que desde hace por lo menos 50 000 años en las sabanas africanas se han llevado a cabo quemadas intencionales (posiblemente para inducir la abundancia de algunas especies de gramíneas), mientras que Yen (1989) considera que lo mismo pudo haber ocurrido en Australia por un lapso de 40 000 años. Por su parte, Groube (1989) descubrió restos arqueológicos que sugieren que hace 30 000 años los habitantes de Papua, Nueva Guinea, practicaban talas intensas en los bosques, probablemente dirigidas a aumentar la disponibilidad de varias especies de plantas comestibles tales como yames (*Dioscorea* spp.), plátanos (*Musa* spp.), taro (*Colocasia esculenta* Schott) y sago (*Metroxylon sagu* Rottb.) Spriggs (1996) ha sugerido también que en Melanesia el manejo de plantas se ha llevado a cabo desde hace 28 000 años. Hillman (1996) considera que en la porción norte de Irak y probablemente en algunas partes del valle del río Jordán, se llevaban a cabo ya formas de cultivo no agrícola desde hace unos 14 000 años, mientras que Wendorf y Schild (1976) han propuesto que lo mismo ocurrió en el valle del Nilo, en el Alto Egipto, hace 13 000 años. Por otro lado, MacNeish (1967, 1992) y Flannery (1986) han sugerido que en Mesoamérica existió un período de cultivo incipiente de plantas entre 10 000 y 7 000 años antes del presente.

En forma similar, diferentes estudios etnográficos y etnobotánicos han descrito diversas formas de producción no agrícola practicadas tanto por algunas sociedades actuales de cazadores-recolectores como por numerosas sociedades de agricultores que siguen practicando la caza y la recolección. Algunas de estas formas de manipulación se basan en el uso del fuego. Al respecto, uno de los trabajos más importantes es el de Lewis (1973), quien efectuó una revisión monográfica sobre los propósitos de las quemaduras entre diferentes grupos indígenas de California. Lewis muestra que, en algunos casos, las quemaduras se efectuaban en poblaciones de plantas anuales con semillas comestibles justo después de la recolección de los granos. Se piensa que estas quemaduras estaban dirigidas a estimular la regeneración de las poblaciones y a eliminar competidores, lo que permitía mantener y tal vez aumentar la productividad de las áreas sujetas a quemaduras. Las quemaduras podrían haber contribuido también a incrementar la diversidad y productividad de forrajes consumidos por animales de caza, los cuales podrían así ser más fácilmente localizados en las áreas quemadas. En otros casos, las quemaduras permitían tal vez eliminar competidores y favorecer la productividad y propagación de plantas perennes tales como encinos productores de bellotas comestibles. En un sentido similar, Shippek (1989) describió cómo los Kumeyaay en California usaban fuego para promover el crecimiento de algunas plantas comestibles nativas.

Otras formas de manipulación se basan en el manejo del agua. Por ejemplo, Steward (1938) describió cómo los Indios Paiute de California, inundaban praderas silvestres mediante sistemas de canales con el fin de aumentar la productividad de las gramíneas utilizadas en forma importante para su subsistencia. Por su parte, Campbell (1965) describió cómo los aborígenes australianos de la cuenca del río Roper, construían represas en algunos escurrimientos temporales con el fin de mantener el crecimiento de plantas útiles durante la época de sequía.

Otras formas de manejo se basan en eliminar de las comunidades vegetales a aquellos individuos de especies no útiles, o de individuos poco productivos o indeseables de especies útiles. Por ejemplo, Rhoads (1980) encontró que en la actualidad, algunos pueblos de Papua, Nueva Guinea, raramente plantan la palma de sago, y que la producción de esta planta se basa más bien en el manejo de poblaciones naturales, eliminando los individuos viejos, así como individuos de otras especies, que compiten con los individuos de sago más productivos. Por su parte, Cowan (1985) encontró que, bajo principios similares, en el este de Estados Unidos, desde tiempos preagrícolas,

los grupos indígenas efectuaron transformaciones de las comunidades vegetales originales, promoviendo la abundancia de plantas productoras de nueces (*Juglans* spp. y *Carya* spp.) y bellotas (*Quercus* spp.) básicas en su subsistencia.

Otros autores han descrito cómo, sin perturbaciones significativas, algunas técnicas de recolección pueden favorecer un aumento en la disponibilidad de recursos. Por ejemplo, Hallam (1989) observó en Australia que cuando los recolectores excavan la tierra para obtener rizomas y tubérculos comestibles, el suelo se remueve y airea, mejorando así las condiciones para el establecimiento y crecimiento de plantas útiles. Además, frecuentemente los recolectores dispersan los tubérculos, incrementando así el número de plantas dentro de las poblaciones sujetas a recolección.

Considerando lo anterior, el concepto de agricultura, como proceso productivo contrapuesto a la recolección, parece insuficiente para analizar el amplio espectro de formas de manejo de plantas por parte de los humanos, y resulta limitado para analizar las fases de la evolución tecnológica que condujeron al origen de la agricultura. En este sentido resulta apropiado el modelo sobre origen de la agricultura propuesto por Harris (1977, 1989, 1996), el cual confiere un papel importante a los sistemas de producción no agrícola. Harris establece una distinción entre lo que llama "cultivo a pequeña escala", "cultivo a mayor escala" y "agricultura". En el concepto de "cultivo a pequeña escala" incluye actividades tales como aclareo de vegetación y plantación o siembra de plantas silvestres en pequeñas parcelas, con una labranza mínima, pudiendo incluir drenaje y riego. En el "cultivo a mayor escala" incluye aclareo de terrenos y labranza sistemáticos en parcelas de mayor extensión, mientras que bajo el concepto de agricultura Harris incluye formas de cultivo en una escala todavía mayor y el uso de plantas domesticadas. Este modelo, entonces, reconoce la escala espacial, la demanda de trabajo, la inversión de energía y el impacto ambiental de las actividades humanas, así como el manejo de plantas domesticadas como importantes criterios para definir el concepto de agricultura.

Cultivo, selección artificial y domesticación

De acuerdo con el concepto de agricultura propuesto por Harris, parece claro que la evolución de la tecnología que condujo al manejo agrícola involucró dos aspectos cruciales de manipulación por parte del hombre: la del ambiente y la de fenotipos y genotipos de plantas.

La manipulación del ambiente incluye el manejo de variables tales como cantidad de nutrientes, hu-

medad, luz, temperatura, competidores, depredadores, polinizadores, dispersores, entre otras, con el fin de asegurar la disponibilidad y productividad de recursos vegetales. En general, la manipulación del ambiente y la inducción o propagación deliberada de plantas en este ambiente pueden ser consideradas como *cultivo*. En el presente, las formas más comunes de manejo del ambiente son aquellas que ocurren fuera del sitio que ocupaban las poblaciones silvestres de la especie cultivada (*cultivo ex situ*). Sin embargo, como se ha ilustrado anteriormente, en sistemas de manejo no agrícolas, o silvícolas, generalmente se ha practicado una manipulación de poblaciones o comunidades vegetales *in situ*. Puesto que estas formas de manejo incluyen una manipulación deliberada del ambiente para favorecer la propagación de algunas plantas que satisfacen necesidades humanas, deben considerarse también como formas de cultivo (*cultivo in situ*). Por incluir comúnmente plantas silvestres y labranza mínima, las formas de cultivo *in situ* pueden considerarse como parte de lo que Harris (1996) define como "cultivo a pequeña escala" y "cultivo a mayor escala". Sin embargo, como se discute más adelante, estas formas de cultivo pueden incluir también procesos de selección artificial y, por lo tanto, procesos incipientes de domesticación.

La manipulación de fenotipos y genotipos de plantas es también crucial para definir el concepto de agricultura porque a través de ésta, los humanos moldean o adecuan la diversidad intraespecífica de alguna planta a sus requerimientos de uso y manejo. De la manipulación de genotipos resulta un proceso evolutivo: la *domesticación*. La domesticación es un proceso continuo, que opera inicialmente sobre plantas silvestres y que puede lograr una completa dependencia de la planta con respecto al hombre para sobrevivir y reproducirse. Pero aún habiendo alcanzado tal fase de dependencia, la domesticación puede continuar operando, en la medida en que la cultura y la tecnología humanas son elementos sumamente cambiantes, y en la medida en que las plantas domesticadas comúnmente se difunden a nuevas regiones geográficas y a nuevas culturas.

Se ha señalado que el cultivo puede incluir plantas no domesticadas. Por esta razón algunos autores tales como Spriggs (1996) y Hather (1996) consideran que el concepto de domesticación debería ser eliminado de la definición de agricultura *sensu* Harris (1996). Estos autores basan su consideración en casos de cultígenos de islas del Pacífico Sur, los cuales, según ellos, aún en el presente carecen de signos de haber sido domesticados. Spriggs y Hather consideran que para algunas especies el grado de domesticación no depende ni de la escala espacial del cultivo

ni de la labranza sistemática. Sin embargo, no aportan evidencias claras de que la domesticación no haya estado operando en las plantas referidas. Por otro lado, la información arqueológica indica que en lugares como Mesoamérica y el Medio Oriente el cultivo a gran escala se practicó después de la aparición de los primeros signos de domesticación (ver Zohary y Hopf, 1993; MacNeish, 1992) y quizás la adaptación de las plantas a esta tecnología, a través de la domesticación, fue una condición necesaria.

La manipulación de los genotipos de plantas se ha logrado principalmente mediante la selección artificial. Fue Darwin (1859, 1868) quien primero describió cómo opera la selección artificial en diferentes plantas y animales, favoreciendo la sobrevivencia de las variantes deseables y eliminando las indeseables. Este proceso puede tener resultados espectaculares en un tiempo relativamente breve mediante el cultivo *ex situ* de generaciones sucesivas de plantas, pues bajo estas condiciones las presiones de selección pueden ser particularmente intensas.

No obstante, la selección artificial puede no ser exclusiva del cultivo *ex situ*. Alcorn (1981) por ejemplo, observó que los huastecos del noreste de México ejercen una forma de selección indirecta. Notó que frecuentemente la gente altera la estructura espacial y genética de las poblaciones, de manera que generan artificialmente condiciones de deriva génica y posteriormente permiten que la selección natural opere en las poblaciones resultantes. En otros estudios, Casas y Caballero (1995, 1996); Casas *et al.* (1996, 1997) y Casas (1997) observaron que comúnmente diferentes grupos indígenas del centro de México practican una selección a favor de fenotipos deseables al manejar *in situ* diferentes especies de plantas, y que esta selección puede modificar sustancialmente las frecuencias de fenotipos que existen en las poblaciones silvestres. Más adelante nos referiremos a estos estudios con mayor detalle.

Generalmente se acepta que el término cultivo no es un sinónimo de domesticación (véase Harlan, 1975). Ciertamente, como se discute aquí, el concepto de cultivo incluye a un conjunto de formas de manejo de poblaciones o comunidades vegetales mientras que la domesticación es un proceso evolutivo que resulta de manipular los genotipos de las plantas, lo cual no necesariamente se logra con sólo manejar el ambiente.

En algunos estudios tales como los de Alcorn (1981); Rindos (1984); Blumler y Byrne (1991); Ladizinsky (1987); Casas *et al.* (1994), se sugiere que la domesticación de plantas puede ocurrir sin que necesariamente se cultiven las plantas. Estos autores consideran la posibilidad de que hayan ocurrido

procesos de selección artificial a través de formas de manejo no agrícola, las cuales generalmente no son consideradas como formas de cultivo. Pero, independientemente de los aspectos semánticos, parece importante distinguir entre los procesos de domesticación que se llevan a cabo bajo cultivo *ex situ* de los que ocurren cuando se manejan las comunidades vegetales *in situ*, pues ello ayuda a discernir facetas cualitativamente distintas de la tecnología de manejo de plantas, las cuales pueden tener un significado especial para entender el origen de la agricultura. En particular, el estudio de procesos de selección artificial bajo formas de manejo *in situ*, permitiría aportar información sobre posibles procesos de domesticación preagrícola.

Domesticación de plantas y agricultura en Mesoamérica. Evidencia arqueológica

Con base en sus estudios arqueológicos en el Valle de Tehuacán y apoyándose en información de otros sitios de Mesoamérica, MacNeish (1967, 1992) ha sugerido 4 etapas principales de organización social, cultural y tecnológica desde las primeras ocupaciones del valle por seres humanos hasta el origen de las primeras aldeas.

La primera etapa se caracteriza de acuerdo con los restos descubiertos en la fase Ajuereado (14 000-9 600 años antes del presente). Durante esta etapa no hay signos aparentes de producción de alimentos sino de su recolección organizada en microbandas (constituidas por tres o cuatro familias) de cazadores-recolectores nómadas. Al inicio de esta etapa las bandas cazaban principalmente caballos y antílopes, pero al extinguirse estas especies comenzaron a cazar animales pequeños y a recolectar plantas tales como chupandilla (*Cyrtocarpa procera* H.B.K.), magueyes (*Agave* spp.), nopales (*Opuntia* spp.) y semillas de *Setaria* spp.

La segunda etapa es propuesta considerando los restos de la fase El Riego (9 600-7 000 años antes del presente) y fases contemporáneas en Guilá Naquitz, Oaxaca y la Sierra de Tamaulipas. La cacería seguía siendo la principal actividad de subsistencia, pero la recolección de un amplio espectro de plantas era más significativa que en la fase anterior. En particular, la abundancia de restos de plantas tales como la chupandilla (*Setaria* spp.), ciruela (*Spondias mombin* L.) y pochote (*Ceiba parvifolia* Rose) sugiere que su recolección se practicó intensamente y en forma especializada. En esta fase se han encontrado los primeros signos de domesticación de plantas. En Tehuacán, MacNeish (1992) identificó estos signos en calabazas (*Cucurbita argyrosperma* Hort. ex L. H. Bailey), aguacates (*Persea americana* Mill.), chupandilla (*Cyrtocarpa*

procera) y amaranto (*Amaranthus* cf. *cruentus* L. y *A. cf. leucocarpus* Wats.), mientras que en Tamaulipas, los primeros indicios de domesticación se encontraron en calabazas (*Cucurbita pepo* L.). En Oaxaca, Flannery (1986) identificó los signos más antiguos de domesticación en *Cucurbita pepo* y *Lagenaria siceraria* Standley.

En esta fase resultan interesantes los restos de guajes de la especie *Leucaena esculenta* (Moc. et Sessé ex A.D.C.) Benth. subsp. *esculenta* y de ciruela (*Spondias mombin*), identificados por Smith (1967). Aunque en éstos no existen signos de cambios morfológicos, y por lo tanto de su domesticación, llama la atención el hecho de que estas plantas al parecer no son nativas del Valle de Tehuacán (véase Casas y Caballero, 1996; Dávila *et al.*, 1993; Zárate, 1994), lo que sugiere que estas plantas posiblemente también fueron cultivadas.

En la tercera etapa, durante los tiempos de las fases Coxcatlán (7 000-5 400 años antes del presente) y Abejas (5 400-4 300 años antes del presente) se incrementó el uso de plantas domesticadas y se establecieron asentamientos humanos denominados por MacNeish "aldeas hortícolas" (MacNeish, 1992). En éstas se practicaba una "horticultura" o agricultura incipiente que consistía en el cultivo de plantas domesticadas en pequeñas parcelas. Durante esta etapa se introdujeron al Valle de Tehuacán plantas tales como el coyol (*Acrocomia mexicana* Karw. ex Mart.), el zapote blanco (*Casimiroa edulis* Llave y Lex.), el zapote negro (*Diospyros digyna* Jacq.) y muy probablemente el maíz (*Zea mays* L.).

De acuerdo con MacNeish (1992), la cuarta etapa es la de "aldeas agrícolas". Comenzó durante los tiempos de la fase Purrrón (4 300-3 500 años antes del presente). El cultivo de plantas domesticadas (principalmente maíz, calabazas y frijoles) se practicaba en parcelas relativamente grandes para sostener asentamientos humanos significativamente mayores que en fases anteriores.

Resumiendo, la información arqueológica disponible ilustra que las diferentes fases de desarrollo tecnológico en el manejo de las plantas en Mesoamérica ocurrió de manera similar a lo propuesto por Harris (1996) en su modelo. Así, por cerca de 3 000 años, durante la fase El Riego, se desarrollaron los primeros experimentos de producción de alimentos y domesticación de plantas en sistemas de cultivo a pequeña escala (sistemas "hortícolas", de acuerdo con MacNeish). Esta etapa fue seguida por formas de cultivo a mayor escala ("aldeas hortícolas") durante las fases Coxcatlán y Abejas. Finalmente, a partir de la fase Purrrón se desarrolló la agricultura propiamente dicha como forma principal de subsistencia en "aldeas agrícolas".

MacNeish (1967) ha considerado que las primeras formas de cultivo se evidencian mediante los signos más antiguos de domesticación. Con base en ello, ha propuesto que las primeras formas de cultivo en Tehuacán, durante la fase El Riego, incluyeron a aguacates, chiles y calabazas, posiblemente bajo dos sistemas. Uno de ellos representado por el cultivo de calabaza en pequeñas parcelas, en las barrancas cercanas a las cuevas que habitaba la gente, sistema al cual MacNeish denomina *horticultura de barranca*. Bajo un segundo sistema, plantas tales como aguacates y chiles se sembraban junto a los manantiales a lo largo de las playas del Río Salado, donde recibían suministro de agua a lo largo del año. A este sistema lo denomina *hidro-horticultura*.

Sin embargo, Smith (1967) tomó en cuenta otras evidencias tales como cambios en la distribución geográfica de las plantas encontradas en las excavaciones, así como la abundancia de los restos encontrados, como posibles indicadores de propagación o inducción intencional de las plantas analizadas. Al considerar este tipo de información, propuso que las primeras formas de cultivo en el área de Tehuacán probablemente consistían tan sólo en la remoción de algunas plantas no deseadas en pequeños parches de terreno, con el fin de mantener algunas plantas deseadas ya sea propagadas vegetativamente (cactáceas y magueyes) o por semillas, dejando en pie especies útiles tales como mezquite, guajes, chupandía, nopales y otras cactáceas comestibles. De este modo, la vegetación natural nunca se removía completamente y, después de abandonar la parcela, ésta se recuperaría (Smith, 1967). Bajo tal forma de cultivo, se podrían haber manejado especies nativas útiles de las zonas de barranca y de las playas de los ríos, igual que en los sistemas propuestos por MacNeish (1967), pero también aquellas plantas útiles de los matorrales y las selvas bajas caducifolias, que son los tipos de vegetación más extensos en la zona. Esta forma de cultivo se basaría en la eliminación y tolerancia selectiva, así como en la inducción de individuos de algunas especies que formaban parte de la comunidad vegetal original. Estas formas de manejo de la vegetación más bien parecen tratarse de una técnica silvícola, por lo que, en nuestra opinión, podría denominarse *silvicultura de tierras secas* o *silvicultura de tierras húmedas*, según las características del ambiente manejado.

Desafortunadamente, los restos arqueológicos disponibles sólo aportan evidencia indirecta de los modelos de cultivo incipiente propuestos por MacNeish y Smith y no permiten concluir todavía acerca de si las primeras formas de cultivo en Tehuacán fueron como en estos modelos. No obstante, los modelos de MacNeish y Smith constituyen valiosas hipótesis que po-

drán ser probadas por futuras investigaciones arqueológicas, pero también por investigaciones etnobotánicas, como parecen ilustrar los siguientes apartados.

Por el momento, la información arqueológica disponible tampoco permite aclarar si existieron formas de manejo de las plantas antes de los primeros signos de su domesticación. Smith (1967) ha sugerido que los primeros cultígenos en Tehuacán fueron posiblemente algunos magueyes y nopales, los cuales se propagan fácilmente por sus estructuras vegetativas y además fueron elementos regulares en la dieta humana. MacNeish ha refutado esta idea pues en los restos arqueológicos no es posible distinguir formas silvestres y domesticadas de estas plantas. Y, aunque este argumento no es suficiente para rechazar la hipótesis de Smith (ya que no sólo las plantas domesticadas pueden cultivarse), tampoco existe evidencia para sostenerla. En resumen, falta aún información para concluir sobre las primeras formas de cultivo que se practicaron en Mesoamérica.

El manejo de comunidades y poblaciones vegetales por los pueblos mesoamericanos

Diferentes estudios etnobotánicos han demostrado la existencia de un amplio espectro de formas de manejo de plantas practicadas por las culturas mesoamericanas (Casas *et al.*, 1987, 1996; Bye, 1993; Caballero, 1994a). Para el análisis de las formas incipientes de cultivo, resulta particularmente importante examinar aquellas que se llevan a cabo en las comunidades y poblaciones de plantas arvenses y silvestres *in situ*. Entre estas formas de manejo se pueden mencionar:

Recolección. Implica cosechar los productos útiles de las poblaciones arvenses y silvestres. La mayor parte de las especies útiles registradas en los estudios etnobotánicos son obtenidas mediante esta práctica. Generalmente, la recolección no incluye un manejo de la vegetación y su impacto sobre ésta suele ser mínimo. Sin embargo, se pueden incluir formas incipientes de manejo tales como la obtención selectiva de algunos fenotipos, la rotación de áreas de recolección cuando ésta se efectúa intensivamente sobre algunos productos, vedas y restricciones temporales a la extracción de algunos recursos, etcétera.

Tolerancia. Incluye prácticas dirigidas a mantener, dentro de ambientes antropogénicos, plantas útiles que existían antes de que los ambientes fueran transformados por el hombre. Ejemplos de esta forma de manejo pueden observarse en algunos "quelites", silvestres y/o arvenses tales como *Amaranthus hybridus* L., *Chenopodium* spp., *Crotalaria pumila* Ortega, *Euphorbia*

graminea Jacq., *Porophyllum* spp., *Portulaca oleracea* L., entre otras especies, y en otras plantas arvenses, tales como, *Jaltomata* spp., *Solanum nigrum*, *Physalis philadelphica* Lam. y *Lycopersicon lycopersicum* (L.) Karst. ex Farw. (véanse Davis y Bye, 1982; Caballero y Mapes, 1985; Williams, 1985; Casas et al., 1987; Mera, 1987; Vázquez, 1991). Algunas plantas perennes también son manejadas en esta forma. Ejemplos de ello se pueden encontrar con diferentes especies de *Opuntia* (Colunga et al., 1986), *Leucaena* (Zárate, 1994; Casas y Caballero, 1996), *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonp. ex Willd.) M.C. Johnston, *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth. (Casas et al., 1996; Casas et al. 1997), así como con diferentes especies de cactáceas columnares, magüeyes y palmas (Casas y Caballero, 1995; Colunga et al., 1996 Casas et al., 1997).

El origen de las "selvas artificiales" mayas o *pet kot* (Wiseman, 1978; Gómez-Pompa et al., 1987; Gómez-Pompa, 1991), las cuales se caracterizan por una abundancia atípica de individuos de especies útiles, se debe probablemente a este tipo de manejo. Como parte de prácticas silvícolas asociadas a la agricultura, durante siglos los mayas han tolerado, en las parcelas abiertas al cultivo, un conjunto de especies nativas útiles tales como el chicozapote [*Manilkara zapota* (L.) van Royen], el mamey [*Pouteria sapota* (Jacq.) H. Moore & Stearn], las chirimoyas y zaramullos (*Annona* spp.), el ramón (*Brosimum alicastrum* Sw.), los huanos (*Sabal* spp.), el zapote blanco (*Casimiroa edulis*) y el coyol (*Acrocomia mexicana*), entre otras (Lundell, 1937; Barrera et al., 1977; Wiseman, 1978; Gómez-Pompa, 1991; Caballero, 1994b).

Fomento o inducción. Este tipo de manejo incluye diferentes estrategias dirigidas a aumentar la densidad de población de especies útiles en una comunidad vegetal. Puede llevarse a cabo mediante quemaz y talas de la vegetación o por medio de la siembra de semillas y de propagación de estructuras vegetativas dentro de las mismas áreas ocupadas por las poblaciones silvestres o arvenses. Un ejemplo de esto se puede encontrar en el manejo de la palma *Brahea dulcis* (Kunth) Martius entre los mixtecos de Guerrero (ver Casas et al., 1994). Esta planta se reproduce vegetativamente y sus hijuelos son resistentes al fuego. La gente tumba árboles y quema la vegetación que acompaña a las poblaciones de *B. dulcis* con el fin de eliminar competidores y promover así el crecimiento de la población de la palma. Un principio similar es usado por los mixtecos y otros pueblos mesoamericanos para inducir la formación de pastizales, con el fin de aumentar la disponibilidad de forraje para el ganado.

El manejo de terrenos de cultivo en descanso (acahuales) bajo los sistemas agrícolas de roza, es una de

las formas más comunes en que las culturas mesoamericanas practican la inducción de plantas nativas útiles. Entre los mixtecos, nahuas y popolocas del centro de México, Casas et al. (1994, 1997) encontraron que, después de utilizar por varios años una parcela agrícola, la gente suele propagar intencionalmente semillas y propágulos vegetativos de los individuos tolerados de especies útiles. Los mayas (Lundell, 1937; Puleston, 1982; Illsley, 1984; Gómez-Pompa, 1991), lacandones (Nigh y Nations, 1983), huastecos (Alcorn, 1983, 1984) y totonacos (Medellín, 1988) frecuentemente propagan en los acahuales plantas nativas útiles, principalmente perennes, sacando así provecho de las parcelas en descanso. Esta forma de manejo tiene una influencia importante en los procesos de regeneración de la vegetación y al parecer ha contribuido a la conformación de las "selvas artificiales".

Aunque existe controversia al respecto, se ha sugerido que la riqueza actual de especies de árboles útiles en las selvas cercanas a los sitios arqueológicos de los periodos Pre Clásico y Clásico en las tierras bajas de la región Maya, constituye el efecto de prácticas de tolerancia o fomento de individuos de estas especies en su hábitat natural por los antiguos mayas (Puleston, 1982; Lambert y Anarson, 1982; Gómez-Pompa et al., 1987; Gómez-Pompa, 1987; Rico-Gray y García-Franco, 1991). Se piensa que la promoción, tolerancia y cosecha de árboles útiles en las selvas constituía en realidad una estrategia silvícola que, junto con la agricultura, era la base de la subsistencia de los antiguos mayas (Miksic, 1983). Voohries (1982) sugirió incluso la existencia de un complejo sistema de intercambio comercial entre las tierras altas y las bajas del área maya durante el periodo Clásico, el cual incluía una larga lista de frutos y otros productos obtenidos de árboles silvestres.

Entre los pueblos indígenas mesoamericanos es muy común la práctica de dispersar intencionalmente las semillas de plantas arvenses útiles dentro de los campos de cultivo con el fin de aumentar su densidad de población. Ejemplos de esta forma de manejo pueden encontrarse en *Porophyllum ruderale* (Jacq.) Cass., *Amaranthus hybridus*, *Anoda cristata* (L.) Schl., *Crotalaria pumila* y *Physalis philadelphica* (Casas et al., 1996). En la Sierra Norte de Puebla, esta forma de manejo se lleva a cabo sistemáticamente con los quintoniles (*Amaranthus* spp.) La gente comúnmente riega semillas de quintoniles en los terrenos que abre para iniciar el cultivo de maíz y frijol, y al final de cada temporada de cultivo deja en pie algunos individuos de quintonil con el fin de que alcancen la madurez y logren dispersar sus semillas. El propósito de estas prácticas es asegurar la presencia de quintoniles en las milpas (Mapes et al., 1996).

Protección. Incluye cuidados tales como eliminación de competidores y depredadores, aplicación de fertilizantes, podas, protección contra heladas, etc., con el fin de salvaguardar algunas plantas silvestres y arvenses de valor especial. Bye (1985) encontró un ejemplo de esta forma de manejo practicada por los tarahumaras con una especie de cebollas silvestres. De acuerdo con Bye, durante la recolección de bulbos, la gente dispersa los bulbillos de las plantas que recolecta y elimina las raíces de plantas perennes contiguas a las cebollas, con lo cual reduce la competencia de tales plantas con las cebollas. Con estas actividades logran aumentar el número de individuos de cebolla en las poblaciones. Otros ejemplos pueden encontrarse en el manejo silvícola maya de especies tales como *Brosimum alicastrum* (Pouleston, 1982); así como entre los mixtecos y nahuas de la cuenca del Balsas, quienes de acuerdo con Casas *et al.* (1996) ocasionalmente podan ramas y fumigan contra plagas de algunos individuos con fenotipos favorables (llamados "dulces" o "mansos") de árboles de especies tales como *Pithecellobium dulce*, *Psidium* spp., *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*, *Spondias mombin*, *Byrsonima crassifolia* (L.) H.B.K., entre otras, tanto en poblaciones silvestres como toleradas. Estos pueblos también aplican fertilizantes y protegen contra heladas y plagas a especies de plantas arvenses tales como *Physalis philadelphica* y *Lycopersicon lycopersicum*, las cuales son toleradas y en ocasiones también inducidas en los campos de cultivo.

Los estudios etnobotánicos sugieren que en la actualidad la gente en Mesoamérica toma decisiones acerca de cómo manipular a las plantas de acuerdo con el papel de éstas en la subsistencia humana, pues esto determina la cantidad que de tal recurso se utiliza, y motiva la búsqueda de estrategias por asegurar su disponibilidad. En consecuencia, la disponibilidad espacial y temporal que naturalmente tiene el recurso, también influye en tales decisiones. Messer (1978) cita a un campesino zapoteco, quien le informó que "...tenemos semillas de chipil (*Crotalaria pumila*) para sembrarlas para el tiempo cuando no hay en el campo, de esta manera tendremos quelites para comer". Una observación similar hicieron Casas *et al.* (1994) entre los mixtecos de Guerrero, quienes, durante la temporada seca del año, cultivan *Crotalaria pumila* y *Anoda cristata* e inducen la abundancia de *Amaranthus hybridus* y otras plantas, con el fin de aumentar su disponibilidad. En contraste, Casas y Caballero (1996) discuten el caso de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*, la cual es cultivada ampliamente en la parte central de México, pero no en áreas tales como La Montaña de Guerrero, donde las poblaciones silvestres son abundantes. Este es también el caso de *Stenoc-*

reus stellatus (Pfeiffer) Riccobono, el cual es ampliamente cultivado en el Valle de Tehuacán y La Mixteca Baja, pero no así en las áreas donde las poblaciones silvestres son abundantes (Casas *et al.*, 1997). En ambos casos la gente considera que "no es necesario cultivar estas plantas porque hay muchas en el monte".

Selección artificial *in situ*

Existen indicios de que pueden ocurrir procesos de selección artificial cuando se llevan a cabo las formas de manejo *in situ* descritas arriba. La actitud seleccionadora por parte de los campesinos puede observarse aún en las prácticas de recolección. Así, aunque en el caso de algunas especies de plantas útiles, principalmente anuales, éstas son recolectadas sin una preferencia especial, en otros casos, los individuos cuyas partes útiles poseen diferentes atributos (sabor, textura, tamaño, color, cantidad relativa de compuestos tóxicos, etc.) suelen ser distinguidos en las poblaciones por los recolectores, quienes recolectan las de mejor calidad.

Por ejemplo, Casas *et al.* (1996) describen cómo los mixtecos y nahuas de Guerrero y Puebla llevan a cabo una recolección selectiva en hierbas arvenses tales como "alaches" (*Anoda cristata*) y "chipiles" (*Crotalaria pumila*). En cada una de estas especies, la gente distingue dos variantes: 1) "alaches o chipiles machos", las cuales presentan hojas angostas, fibrosas y pubescentes, de sabor amargo y 2) "alaches o chipiles hembra", las cuales presentan hojas anchas, suaves y no pubescentes, de buen sabor. En ambos casos la gente únicamente recolecta productos de las variantes "hembra".

En árboles, Casas *et al.* (1996) ilustran el caso del "guamúchil" (*Pithecellobium dulce*), en cuyas poblaciones los mixtecos y nahuas distinguen individuos que producen frutos dulces y amargos. En otras especies de árboles frutales nativos, tales como *Psidium guajava* L., *Spondias mombin*, *Byrsonima crassifolia*, entre otros, la gente distingue entre árboles "dulces" y "agrios" o entre "mansos" y "cimarrones". Casas y Caballero (1996) observaron que en los guajes (*Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*) los mixtecos de la Montaña de Guerrero distinguen tres tipos de árboles: 1) "guajes de vasca", los cuales producen semillas tóxicas; 2) "guajes amargos", cuyas semillas son amargas y pueden ser tóxicas cuando se consumen en grandes cantidades, pero que pueden consumirse sin problemas después de haber sido asadas; y 3) "guajes dulces", cuyas semillas pueden consumirse aún crudas. En el Valle de Tehuacán y la Mixteca Baja, Casas (1997) y Casas *et al.* (1997) encontraron que los mixtecos, nahuas y popolocas distinguen variantes de especies de cactá-

ceas columnares tales como *Stenocereus stellatus*, *S. pruinosus* (Otto) Buxb., *Escontria chiotilla* (Weber) Rose, *Myrtillocactus geometrizans* (Martius) Console, *M. schenkii* (Purpus) Backeb., *Pachycereus hollianus* (Weber) Buxb. y *P. weberi* (Coulter) Backeb., las cuales producen frutos con diferentes atributos tales como tamaño, sabor, color, espinosidad y grosor del pericarpio. En todos los casos mencionados, la gente recolecta principalmente los productos de los árboles "dulces" y "mansos".

La distinción de todas estas variantes por la gente y la preferencia selectiva para su uso, adquiere gran relevancia para iniciar procesos de domesticación cuando se efectúan formas de manejo tales como las mencionadas anteriormente. Así, aunque en general las especies de plantas útiles son toleradas, fomentadas y protegidas *in situ*, estos procesos pueden llevarse a cabo selectivamente favoreciendo particularmente a aquellos individuos que presentan características preferidas por la gente. Los individuos de estas especies con características no deseables pueden incluso ser eliminados junto con los individuos de otras especies no útiles.

Los efectos genéticos y morfológicos de la selección artificial *in situ* no han sido aún evaluados en detalle. No obstante, existen algunos indicios de que, la selección artificial, bajo estos procesos, puede tener efectos importantes sobre la estructura de las poblaciones de especies manejadas, tanto al aumentar el número de individuos con fenotipos favorables y disminuir el de otros no favorables, como al aumentar la frecuencia de individuos de algunas especies y eliminar los de otras, alterando así la estructura de la comunidad vegetal.

Así, por ejemplo, en el caso de "alaches" y "chipiles", Viveros y Casas (1985) y Casas *et al.* (1994) observaron en la Montaña de Guerrero que durante los deshierbes en las milpas, la gente generalmente elimina los individuos de las variantes "macho" y tolera los de las variantes "hembra". Observaron además

que durante la recolección de los fenotipos favorables, la gente únicamente obtiene las hojas jóvenes sin destruir a la planta. Al evaluar la densidad de población de estas especies en diferentes comunidades vegetales, se encontró que los individuos de la variante "macho" eran más abundantes que los de la variante "hembra" tanto en comunidades silvestres como en campos de cultivo abandonados, en donde la tolerancia y eliminación selectiva no se lleva a cabo. En contraste, los individuos de la variante "hembra" eran mucho más abundantes que los de la variante "macho" en las comunidades de plantas arvenses dentro de campos de cultivo, en donde la tolerancia de los primeros y la eliminación de los segundos se practica continuamente (cuadro 1).

Al analizar características morfológicas de vainas y semillas de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* en muestras de individuos de poblaciones silvestres y manejadas *in situ*, Casas y Caballero (1996) encontraron que las vainas y semillas de individuos de poblaciones manejadas *in situ* eran significativamente más grandes que las de los individuos silvestres, no obstante que el número de semillas era similar en ambos casos (cuadro 2). Las semillas de los individuos manejados *in situ* resultaron ser significativamente más vulnerables al ataque de brúquidos, posiblemente debido a que la selección por mejor sabor ha favorecido la abundancia de individuos con menor capacidad de defensa química. Al parecer, entonces, el manejo *in situ* ha ocasionado que los individuos con características favorables sean más frecuentes en las áreas manejadas que en las poblaciones silvestres.

En el caso de *Stenocereus stellatus*, los frutos son las principales partes utilizadas por la gente, y cinco características de éstos (tamaño, color y sabor de la pulpa, espinosidad y grosor de la cáscara) son considerados para caracterizar su calidad. La combinación de los estados de estas características produce un espectro amplio de variantes reconocidas por la gente,

Cuadro 1. Número de individuos de las variantes "hembra" y "macho" de *Anoda cristata* y *Crotalaria pumila* por m² en diferentes ambientes en la Montaña de Guerrero (con base en Casas *et al.*, 1994 y Viveros y Casas, 1985)

Ambiente (n=5 parcelas)	<i>Anoda cristata</i>		<i>Crotalaria pumila</i>	
	"hembra"	"macho"	"hembra"	"macho"
Selva baja caducifolia	0.003±0.0004	0.028±0.006	0.005±0.0007	0.016±0.003
Milpas abandonadas	0.011±0.002	0.022±0.005	0.009±0.0006	0.028±0.004
Milpas de temporal	0.068±0.014	0.001±0.0002	0.506±0.116	0.016±0.004
Milpas de riego	1.058±0.093	0.003±0.0005	0.018±0.004	0.002±0.0005

mismo que constituye la materia prima sobre la cual actúa la selección artificial. La gente considera que los frutos de menor calidad son aquellos de tamaño pequeño (de 10 a 30 cm³) con pulpa roja y agria, espinosos y con cáscara gruesa. Por otro lado, los frutos más valiosos, tanto en términos culturales como comerciales, son aquellos de tamaño grande (más de 70 cm³) con pulpa blanca u otro color diferente al rojo y dulce, con pocas espinas y de cáscara delgada.

Con estos criterios, la gente practica una selección artificial a través de formas de manejo *in situ*, en las poblaciones silvestres o *ex situ* en las huertas y solares (Casas *et al.*, 1997). Al igual que en el caso de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*, el manejo *in situ* de *Stenocereus stellatus* consiste en la tolerancia selectiva de algunos individuos con características favorables durante el aclareo de terrenos para cultivar maíz. Además, la gente propaga intencionalmente las ramas de aquellos individuos tolerados con el fin de aumentar su disponibilidad. A través de estas prácticas de aclareo y tolerancia selectiva e inducción de fenotipos favorables, se reduce la variabilidad morfológica en las poblaciones silvestres originales y aumenta la frecuencia de fenotipos deseados por la gente. Al comparar las características morfológicas de individuos de poblaciones silvestres y manejadas *in situ* en el Valle de Tehuacán, Casas (1997) encontró que los frutos de los individuos manejados *in situ* son significativamente más grandes y con mayor proporción de pulpa, menos espinosos, con cáscara más delgada y con más semillas y de mayor tamaño con respecto a los frutos de los individuos en poblaciones silvestres (Cuadro 3) y, aunque todos presentaron pulpa de color rojo, los frutos de individuos de poblaciones manejadas *in situ* fueron más dulces que los de los individuos de poblaciones silvestres.

En los cuatro casos analizados, la selección artificial durante el manejo *in situ* está dirigida a aumentar la frecuencia de los fenotipos deseables de las plantas manejadas. Las plantas favorecidas formaban parte de las poblaciones originales establecidas y son capaces de sobrevivir y reproducirse independientemente del hombre. Es decir, la domesticación se encuentra en fases incipientes. Sin embargo, al alterar continuamente tanto la estructura fenotípica, y muy probablemente también la genotípica de las poblaciones, como la estructura de la comunidad, la selección artificial está ocasionando, en sentido estricto, procesos evolutivos. Y puesto que estos procesos están regulados intencionalmente por un interés humano, son también en sentido estricto, procesos de domesticación.

Un modelo para explicar la domesticación de plantas por medio de la silvicultura

Comúnmente se usan dos modelos para explicar cómo surgió y se desarrolló la domesticación de plantas. Uno de ellos puede denominarse *modelo de semicultura*, ya que explica la domesticación de plantas propagadas por semilla. Este modelo se basa principalmente en estudios de caso de plantas herbáceas anuales tales como cereales (trigo, arroz, maíz, etc.) y legumbres (frijoles, lentejas, chícharos, etc.). Anderson (1952) y Sauer (1952) propusieron una hipótesis general para explicar una posible ruta de domesticación de estas plantas. En esta hipótesis, se considera que algunas formas silvestres de plantas domesticadas actuales primeramente invadieron las áreas perturbadas por el hombre, donde evolucionaron como plantas arvenses y, en algún momento, éstas fueron cultivadas. No obstante, autores tales como Hillman

Cuadro 2. Medias error estándar de características morfológicas de vainas y semillas de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* en individuos de poblaciones silvestres y manejadas *in situ* en la Montaña de Guerrero (véase Casas, 1992 y Casas y Caballero, 1996).

Características	Poblaciones		Nivel de significancia
	Silvestre (n=20 individuos)	Manejada <i>in situ</i> (n=20 individuos)	
Tamaño de vainas (cm ³)	21.5±3.2	27.7±2.5	0.02
Tamaño de semillas (cm ³)	0.48±0.04	0.66±0.04	0.0001
Número de lóculos por vaina	14.9±0.7	14.5±0.5	0.6
Número de semillas	12.4±0.7	12.2±0.6	0.5
Número de semillas depredadas	3.9±1.0	6.7±0.9	0.008

y Davies (1990) y Zohary y Hopf (1993) han cuestionado esta hipótesis, considerado que los primeros cereales en el Medio Oriente muy probablemente fueron sembrados a partir de semillas recolectadas directamente a partir de poblaciones silvestres.

Sin embargo, independientemente de la naturaleza silvestre o arvense de las primeras semillas cultivadas, en este modelo se considera que la domesticación de tales plantas es una consecuencia de su siembra y cosecha durante generaciones sucesivas. Hillman y Davies (1990) consideran que las plantas mutantes que son favorecidas por el hombre, generalmente presentan una baja adecuación en las poblaciones silvestres y son incapaces de sobrevivir en condiciones naturales. Por lo tanto, la única manera de asegurar su sobrevivencia es a partir de su establecimiento, crecimiento y reproducción en ambientes controlados artificialmente *ex situ*.

El segundo modelo puede ser denominado *modelo de vegetación*, debido a que trata de explicar el origen de la domesticación de plantas que se propagan vegetativamente, tales como la papa, los camotes, la mandioca, etc. Sauer (1952) y Harlan (1975) consideraron que la domesticación de estas plantas se originó a partir de la recolección de estructuras vegetativas de algunos fenotipos seleccionados, las cuales fueron cultivadas, cosechadas y vueltas a plantar, practicando selección artificial en cada ciclo. Bajo este

modelo, por lo tanto, las secuencias de cultivo y cosecha en ambientes controlados también fueron una condición para domesticar plantas.

Estos dos modelos han sido desarrollados durante las últimas décadas y han sido paradigmas muy útiles para analizar la información arqueológica y botánica sobre evolución de plantas cultivadas. Con ello, se explica satisfactoriamente el proceso de domesticación de un número importante de plantas, sobre todo las anuales con sistemas de autopolinización, que constituyen la mayor parte de las plantas cultivadas por semilla (Zohary y Hopf, 1993), así como de las plantas anuales y perennes que se propagan vegetativamente.

En el primer caso, la autopolinización permite aislar reproductivamente a las plantas seleccionadas con respecto a sus progenitores silvestres y fijar las características morfológicas deseables. Esto último es especialmente ventajoso cuando las características deseables son determinadas por alelos homocigos recesivos. Estas plantas, como señalan Zohary y Hopf (1993), son quizás las más fáciles de domesticar y por esta razón están incluidas en los primeros eventos de domesticación en el Medio Oriente.

La fijación de características deseables es aún más directa a través de propagación vegetativa. Sin embargo, en estas plantas la generación de nuevos recombinantes ocurre más raramente y los fenotipos cultivados cambian muy poco, o al menos más lentamente, con

Cuadro 3. Medias errores estándar de características morfológicas en poblaciones silvestres y manejadas *in situ* de *Stenocereus stellatus* en el Valle de Tehuacán. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las poblaciones correspondientes, de acuerdo con pruebas de máxima diferencia significativa de Tukey (véase Casas, 1997).

Características	Poblaciones						
	Silvestre			Manejadas <i>in situ</i>			Nivel de significancia
	Zapotitlán (n=24 indiv.)	San Juan (n=10 indiv.)	Coxcatlán (n=15 indiv.)	Metzontla (n=15 indiv.)	San Lorenzo (n=20 indiv.)	Coapa (n=10 indiv.)	
Tamaño de frutos (cm ³)	22.4±1.9 A	21.1±1.4 A	19.8±2.6 A	36.6±2.0 B	31.0±1.4 B	34.8±2.8 B	0.000
No. de areolas por cm ²	3.4±0.17 B	3.1±0.12 B	3.7±0.28 B	2.2±0.17 A	2.6±0.16 A	2.3±0.25 A	0.000
Grosor de la cáscara (mm)	4.0±0.16 B	4.7±0.22 C	3.4±0.17 A	3.1±0.14 A	3.4±0.14 A	3.1±0.23 A	0.000
Proporción de pulpa (%)	46.7±1.9 A	42.9±2.0 A	49.7±2.9 A	58.9±2.2 B	56.3±2.4 B	57.5±4.0 B	0.000
No. de semillas por fruto	828.3±52.8 A	752.4±32.0 A	949.4±92.0 A	1188.4±81.4 B	1190.4±33.4 B	1205.1±49.3 B	0.000
Tamaño de semillas (mg)	0.88±0.04 A	1.05±0.07 B	0.69±0.05 A	1.09±0.05 B	1.16±0.04 B	1.08±0.04 B	0.000

respecto a los que originalmente se seleccionaron en las poblaciones silvestres. Debido a la facilidad para cultivar y fijar características deseables en estas plantas, algunos autores tales como Sauer (1952) han considerado que la vegetación tropical podría ser la forma más antigua de cultivo y domesticación de plantas (ver Harlan, 1975). Sin embargo, no existen evidencias arqueológicas que respalden esta opinión.

El caso de las plantas agamospermas, cuyas semillas son producidas sin la unión de gametos, constituye un caso especial de semicultura con características que caen más bien dentro de las consideraciones expuestas para la vegetación. Hasta el presente, estos casos están escasamente documentados. Sin embargo, en Mesoamérica existe al menos el caso de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit., la cual parece ser apomítica según sugiere el análisis de los electrofenotipos de isoenzimas hecho por Zárate (información no publicada), cuyo estudio permitiría aportar importante información al respecto.

Junto a las características del sistema reproductivo, la duración del ciclo de vida de las plantas pueden influir de manera crucial la tasa de fijación de las características deseables. En plantas anuales, por ejemplo, es posible reconocer la progenie que mantuvo las características deseables de la madre en tan solo un año. A través de una eliminación progresiva de los individuos no deseables y la siembra de semillas de fenotipos favorables, éstos pueden llegar a ser dominantes en un número de generaciones (o años) relativamente corto. Así, Zohary (1989) ha sugerido que la domesticación de plantas cultivadas anuales con sistema de autopolinización puede haber ocurrido en un período de 20 años, una vez que el mutante favorable se hizo presente. De manera similar, Ladizinsky (1987) ha sugerido que la domesticación de las lentejas pudo haber ocurrido en alrededor de 25 años, mientras que Hillman y Davies (1990) concluyeron que el trigo y la cebada pudieron haberse domesticado completamente en 200 años, y quizás sólo en 20 o 30 años, sin selección conciente.

De acuerdo con Zohary y Hopf (1993), en el Medio Oriente las plantas anuales con sistemas de cruzamiento autoincompatibles y las plantas perennes con propagación vegetativa fueron domesticadas después de las anuales con sistema de autopolinización, probablemente incluyendo selección conciente aprendida durante las primeras experiencias de domesticación. Sin embargo, este patrón es menos claro en Mesoamérica, donde las plantas con sistema de cruzamiento autoincompatible y las perennes (con o sin propagación vegetativa) parecen estar presentes entre los primeros cultivares (MacNeish, 1967, 1992; Smith, 1967; Flannery, 1986). Este es el caso de plantas anua-

les tales como las calabazas (*Cucurbita* spp.) y *Lagenaria siceraria*, con sistemas de reproducción abierta. Es también el caso de plantas perennes que no se propagan vegetativamente y que presentan sistemas de reproducción abiertos, tales como chupandilla (*Cyrtocarpa procera*), guaje (*Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*) y aguacate (*Persea americana*), las cuales se encuentran también entre las primeras plantas cultivadas (Smith, 1967). La explicación de cómo se fijaron las características deseables en estas plantas representa un importante reto a los modelos presentados arriba.

La selección de fenotipos deseables en plantas con estas características puede resultar difícil, en parte por las características del sistema reproductivo. Cuando se siembran semillas de una planta con sistema de reproducción cruzada, no todas las plantas de la progenie resultante presentan las características fenotípicas de la madre. Además, la continua recepción de polen de otros individuos, incluyendo aquellos con características no deseables, añade dificultades a la fijación de características deseables.

Las dificultades pueden ser aún mayores cuando las plantas son de ciclo de vida largo, pues el establecimiento de mutantes deseables de estas plantas puede ser muy lento, no sólo debido al tiempo en el que las plántulas y plantas juveniles alcanzan la madurez reproductiva, sino también al tiempo que se requiere para reemplazar los individuos viejos por los nuevos.

Las formas de manejo silvícola tales como los descritos en los apartados anteriores, ofrecen, en teoría, la posibilidad de resolver las dificultades para explicar la domesticación de especies de plantas con polinización abierta y ciclo de vida largo. Así, con base en sistemas de manejo y selección artificial en las comunidades vegetales silvestres *in situ* puede ser más efectivo incrementar el número de fenotipos deseables de estas especies al dejar en pie selectivamente algunos individuos, induciendo su propagación y protegiéndolos *in situ*. Con estas acciones y con la eliminación de fenotipos indeseables, puede incrementarse la cantidad de fenotipos deseables en las poblaciones y comunidades vegetales, la frecuencia de cruces entre estos y, con ello, la frecuencia de tales fenotipos en las progenies. Para estas especies de plantas, la domesticación a través de ciclos de selección y cultivo *ex situ* podría ser más exitoso después de haberse practicado selección *in situ*. En plantas perennes, tales procesos podrían ocurrir en un tiempo significativamente más corto que su domesticación únicamente bajo cultivo *ex situ*.

A diferencia de los modelos de semicultura y vegetación descritos arriba, en el proceso de domesti-

cación que se desprende de esta propuesta, la propagación y mantenimiento de las plantas deseadas no se efectúa en ambientes controlados *ex situ*, sino en las poblaciones y comunidades vegetales *in situ*. La selección artificial tampoco se efectúa entre la siembra y la cosecha de plantas, sino que opera dejando en pie la plantas ya establecidas que presentan atributos ventajosos, favoreciendo así su futura reproducción, y eliminando las plantas no favorables. Debido a estas diferencias fundamentales, el proceso de domesticación *in situ* constituye un modelo de domesticación también diferente. Además, puesto que se basa en el manejo de comunidades vegetales, podría denominarse *modelo de silvicultura*.

Con base en el estudio de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*, Casas y Caballero (1996) sugirieron que el modelo que incluye selección artificial *in situ* sería de gran utilidad para analizar el proceso de domesticación de plantas perennes, en especial de aquellas con sistemas de reproducción abierta. No obstante, el caso de *Stenocereus stellatus* sugiere que también es de utilidad para explicar la domesticación de plantas con propagación vegetativa, mientras que los casos de *Anoda cristata* y *Crotalaria pumila* ilustran que también lo sería aún para plantas herbáceas de ciclo de vida más corto. Esto es, el espectro de plantas que podrían haberse domesticado a partir de selección *in situ* parece ser más amplio que el considerado por Casas y Caballero (1996).

Las formas de manejo *in situ* parecen ser, como se menciona aquí, muy comunes en Mesoamérica, y aunque los efectos de selección artificial *in situ* han sido poco documentados, los casos ilustrados en este artículo sugieren que también la domesticación de plantas *in situ* podría haber sido una forma común de domesticación en el área. El modelo silvícola, en consecuencia, podría ser de utilidad para analizar la domesticación de un buen número de plantas en Mesoamérica.

Considerando este modelo, así como el modelo de origen de la agricultura propuesto por Harris (1996), parece razonable la hipótesis de que entre la recolección de plantas y la agricultura existió un período en el cual algunos sistemas de producción de alimentos, que involucraron inicialmente plantas silvestres, se dirigieron a incrementar la disponibilidad de recursos para la subsistencia. Estos sistemas pudieron haberse especializado e intensificado paulatinamente de acuerdo con las necesidades humanas y, en el desarrollo de este proceso, la domesticación pudo haber resultado ventajosa al facilitar la adaptabilidad de las plantas a nuevas tecnologías. La intensificación paulatina de la producción y el desarrollo de la domesticación de plantas eventualmente pudo conducir a la agricultura.

Sin embargo, faltan aún más evidencias para probar esta hipótesis para Mesoamérica. Aunque las prácticas silvícolas parecen haberse efectuado en diferentes regiones del mundo antes que los sistemas agrícolas, la domesticación de plantas bajo estos sistemas aún no está demostrada satisfactoriamente. Faltan aún más estudios que permitan evaluar el efecto de la selección artificial bajo estas formas de manejo. Pero la sola demostración de ello en procesos actuales tampoco constituiría una prueba de la hipótesis. En la actualidad, los pueblos indígenas mesoamericanos están practicando formas antiguas y recientes de uso y manejo de las plantas y frecuentemente es difícil distinguirlas. Así, aunque la recolección de plantas y algunas prácticas silvícolas podrían ser reminiscencias de viejos patrones de manejo, éstas podrían ser influidas por las prácticas agrícolas. Esto es, la selección artificial de plantas silvestres *in situ* podría ser un resultado de la experiencia de la gente como agricultores, de la misma manera que las prácticas agrícolas, como los sistemas de roza, pueden ser vistas como resultado de la experiencia de la gente como recolectores y seleccionadores de plantas silvestres *in situ*. Por esta razón, las investigaciones arqueológicas juegan un papel central en el esclarecimiento de las formas pre-agrícolas de manejo de plantas, pero la información botánica y etnobotánica sobre los procesos actuales es de gran importancia para la interpretación de esta información.

Agradecimientos

Agradecemos al Dr. Víctor Manuel Toledo Manzur el acceso que amablemente nos brindó a su valioso acervo bibliográfico, así como a la M. en A. Mariana Arguimbau Casabianca y al M. en C. Miguel Ángel Martínez Alfaro por la revisión crítica del manuscrito.

Literatura citada

- Alcorn J.B. 1981. Huastec noncrop resource management: implications for prehispanic rain forest management. *Human Ecology* 9:395-417.
- Alcorn, J.B. 1983. El te'lom huasteco: presente, pasado y futuro de un sistema de silvicultura indígena. *Biótica* 8:315-331.
- Alcorn, J.B. 1984. *Huastec Mayan Ethnobotany*. University of Texas Press. Austin, Texas.
- Anderson E. 1952. *Plants man and life*. University of California Press. Berkeley, California.
- Barrera A.; Gómez-Pompa A. y Vázquez-Yanes C. 1977. El manejo de las selvas por los mayas sus implicaciones silvícolas y agrícolas. *Biótica* 2:47-61.
- Bar-Yosef O. 1991. The early Neolithic of the Levant: recent advances. *The review of Archaeology* 12:1-18.

- Binford L.R. 1968. Post-Pleistocene adaptations. En: Binford S.R. y Binford L.R. Eds. *New perspectives in Archaeology*. Aldine. Chicago, 313-341.
- Blumler M.A., 1996. Ecology, evolutionary theory and agricultural origins. En: Harris D.R. Ed. *The origins and spread of agriculture and pastoralism in Eurasia*. University College London Press. London: pp. 25-50.
- Blumler M.A. y Byrne R. 1991. The ecological genetics of domestication and the origins of agriculture. *Current Anthropology* 32:23-54.
- Braidwood R.J. 1960. The agricultural revolution. *Scientific American* 203:131-148.
- Braidwood R.J. y Willey G.R. 1962. *Courses toward urban life*. Aldine Chicago.
- Bye R.A. 1985. Botanical perspectives of ethnobotany of the Greater Southwest. *Economic Botany* 4:375-386.
- Bye R.A. 1993. The role of humans in the diversification of plants in Mexico. En: Rammamoorthy, T.P., Bye R.A., Lot A. and Fa J. Eds. *Biological diversity of Mexico*. Oxford University Press. New York, Oxford, 707-731.
- Byrne R. 1987. Climatic change and the origins of agriculture. En: Manzanilla L. Ed. *Studies in the Neolithic and urban revolutions: the V. Gordon Childe Colloquium*. British Archaeological Reports, International Series 349. Oxford, 21-34.
- Caballero J. 1984. Recursos comestibles potenciales. En: Reyna T.T. Ed. *Seminario sobre la alimentación en México*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, 114-125.
- Caballero J. 1994a. La dimension culturelle de la diversité végétale au Mexique. *Journal D'Agriculture Traditionnelle et de Botanique Appliquée, nouvelle série* 36:145-158.
- Caballero J. 1994b. Use and management of Sabal palms among the Maya of Yucatan. Tesis doctoral. University of California.
- Caballero J. y Mapes C. 1985. Gathering and subsistence patterns among the Purhepecha Indians of Mexico. *Journal of Ethnobiology* 5:31-47.
- Campbell A. H. 1965. Elementary food production by the Australian Aborigines. *Mankind* 6:206-11.
- Casas A., Viveros J.L., Katz E. y Caballero, J. 1987. Las plantas en la alimentación mixteca: una aproximación etnobotánica. *América Indígena* 47:317-343.
- Casas A. 1992. Etnobotánica y procesos de domesticación en *Leucaena esculenta* (Moc. et Sessé ex A.D.C.) Benth. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Casas A. 1997. Evolutionary trends in *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccobono (Cactaceae) under domestication processes. Tesis de Doctorado. School of Plant Sciences, The University of Reading, UK.
- Casas A.; Viveros J.L. y Caballero J. 1994. *Etnobotánica mixteca: sociedad, cultura y recursos naturales en la Montaña de Guerrero*. Instituto Nacional Indigenista-Consejo Nacional para la Cultura y las Artes. México.
- Casas A. y Caballero J. 1995. Domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Ciencias* 40:36-45.
- Casas A. y Caballero J. 1996. Traditional management and morphological variation in *Leucaena esculenta* (Moc. et Sessé ex A.D.C.) Benth. (Leguminosae: Mimosoideae) in the Mixtec region of Guerrero, Mexico. *Economic Botany* 50:167-181.
- Casas A., Vázquez M.C., Viveros, J.L. y Caballero J. 1996. Plant management among the Nahuatl and the Mixtec from the Balsas River Basin: and ethnobotanical approach to the study of plant domestication. *Human Ecology* 24:455-478.
- Casas A., Pickersgill B.; Caballero J. y Valiente-Banuet A. 1997. Ethnobotany and domestication in xoconochtili, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacan Valley and La Mixteca Baja, Mexico. *Economic Botany* 51:279-292.
- Childe V.G. 1952. *New light on the most ancient east*. Routledge and Kegan Paul. London.
- Clark J.D. 1959. *The prehistory of Southern Africa*. Penguin. London.
- Cohen M.N. 1977. *The food crisis in Prehistory: overpopulation and origins of agriculture*. Yale University Press. New Haven.
- Colunga-García Marín P., Hernández-X. E. y Castillo A. 1986. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío Guanajuatense. *Agrociencia* 65:7-49.
- Colunga-García Marín P., Estrada-Loera E. y May-Pat F. 1996. Patterns of morphological variation, diversity, and domestication of wild and cultivated populations of *Agave* in Yucatán, Mexico. *American Journal of Botany* 83:1069-1082.
- Cowan C.W. 1985. Understanding the evolution of plant husbandry in Eastern North America: lessons from Botany, Ethnography and Archaeology. En: Ford R. Ed. *Prehistoric food production in North America*. Anthropological papers. Museum of Anthropology, University of Michigan No. 75. Ann Arbor, Michigan, 205-243.
- Darwin Ch. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray. London.
- Darwin Ch. 1868. *The variation of plants and animals under domestication*. John Murray. London.
- Dávila P., Villaseñor J.L., Medina R.L., Ramírez A., Salinas A., Sánchez-Ken J. y Tenorio P. 1993. *Listados florísticos de México X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Davis T. y Bye R. 1982. Ethnobotany and progressive domestication of *Jaltomata* (Solanaceae) in Mexico and Central America. *Economic Botany* 36:225-241.
- Flannery K.V. 1969. Origins and ecological effects of early domestication in Iran and Near East. En: Ucko P.J. y Dimbleby G.W. *The domestication and exploitation of plants and animals*. Gerald Duckworth & Co. London, 73-100.
- Flannery K.V. Ed. 1986. *Guilá Naqitz*. Academic Press. New York.

- Ford R.I. Ed. 1985. *Prehistoric Food production in North America*. Anthropological papers. Museum of Anthropology, University of Michigan No. 75. Ann Arbor, Michigan.
- Gómez-Pompa A. 1987. On Mayan silviculture. *Mexican studies/Estudios Mexicanos* 3:1-17.
- Gómez-Pompa A. 1991. Learning from traditional ecological knowledge: insights from Mayan silviculture. En: Gómez-Pompa A., Whitmore T.C. y Hadley M. *Rain forest regeneration and management*. UNESCO-The Parthenon Publishing Group. Paris, 335-341.
- Gómez-Pompa A., Flores E. y Sosa V. 1987. The "pet-kot": a man-made tropical forest of the Maya. *Interciencia* 12:10-15.
- Groube L. 1989. The taming of the rain forest: a model for late Pleistocene forest exploitation in New Guinea. En: Harris D.R. y Hillman G.C. Eds. *Foraging and farming: the evolution of plant exploitation*. Unwin Hyman. London, 292-304.
- Guillon D. 1983. The fire problem in tropical savannas. En: Bourliere F. Ed. *Tropical savannas*. Elsevier. New York, 617-641.
- Hallam S.J. 1989. Plant usage and management in southwest Australian aboriginal societies. En: Harris D.R. y Hillman G.C. Eds. *Foraging and farming: the evolution of plant exploitation*. Unwin Hyman. London, 136-151.
- Harlan J.R. 1975. *Crops and man*. Foundation for modern crop science series. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin.
- Harris D.R. 1977. Alternate pathways toward agriculture. En: Reed C. Ed. *Origins of agriculture*. Mouton Publishers. The Hague, 179-237.
- Harris D.R. 1989. An evolutionary continuum of people-plant interaction. En: Harris D.R. y Hillman G.C. Eds. *Foraging and farming: the evolution of plant exploitation*. Unwin Hyman. London, 11-26.
- Harris D.R. 1996. The origins and spread of agriculture and pastoralism in Eurasia: an overview. En: Harris D.R. Ed. *The origins and spread of agriculture and pastoralism in Eurasia*. University College London Press. London, 552-573.
- Harris D.R. y Hillman G.C. 1989. *Foraging and farming: the evolution of plant exploitation*. Unwin Hyman. London.
- Hassan F.A. 1981. *Demographic archaeology*. Academic Press. New York.
- Hather J.G. 1996. The origins of tropical vegiculture: Zingiberaceae, Araceae and Dioscoreaceae in Southeast Asia. En: Harris D.R. Ed. *The origins and spread of agriculture and pastoralism in Eurasia*. University College London Press. London, 538-550.
- Hawkes J.G. 1983. *The diversity of crop plants*. Harvard University Press. London.
- Henry D.O. 1989. *From foraging to agriculture: the Levant and the end of the Ice Age*. University of Pennsylvania Press. Philadelphia.
- Hillman G. 1996. Late Pleistocene changes in wild plant-foods available to hunter-gatherers of the northern Fertile Crescent: possible preludes to cereal cultivation. En: Harris D.R. (ed.). *The origins and spread of agriculture and pastoralism in Eurasia*. University College London Press. London, 159-203.
- Hillman G.C. y Davies M.S. 1990. Measured rates in wild wheats and barley under primitive cultivation, and their archaeological implications. *Journal of world prehistory* 4:157-222.
- Hillsley G.C. 1984. Vegetación y producción de la milpa bajo roza-tumba-quema en el ejido de Yaxcabá, Yucatán, México. Tesis Profesional. Escuela de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Mich.
- Lambert J.D.H. y Arnason J.T. 1982. Ramon and Maya ruins: an ecological, not an economic relation. *Science* 216:298-299.
- Ladizinsky G. 1987. Pulse domestication before cultivation. *Economic Botany* 41:60-65.
- Lewis H.T. 1973. Patterns of Indian burning in California: Ecology and Ethnohistory. *Ballena Press Anthropological papers* 1: 1-101.
- Lundell C.L. 1937. *The vegetation of Peten*. Carnegie Institution of Washington. Publication no. 436. Washington, D.C.
- MacNeish R.S. 1958. Preliminary archaeological investigations in the Sierra de Tamaulipas, Mexico. Part 6 volume 48. Transactions of the American Philosophical Society. Philadelphia.
- MacNeish R.S. 1965. The origin and dispersal of New World agriculture. *Antiquity* 39: 87-94.
- MacNeish R.S. 1967. A summary of the subsistence. En: Byers, D.S. Ed. *The prehistory of the Tehuacan Valley*. Volume one: Environment and subsistence. University of Texas Press. Austin, 290-231.
- MacNeish R.S. 1992. *The origins of agriculture and settled life*. University of Oklahoma Press. Norman and London.
- MacNeish R.S. y Peterson F.A.. 1962. The Santa Marta rock shelter, Ocozocuahtla, Chiapas. *Papers of the New World Archaeological Foundation* 14:1-46.
- Mapes C.; Caballero J.; Espitia E. y Bye R. 1996. Morphophysiological variation in some Mexican species of vegetable *Amaranthus*: evolutionary tendencies under domestication. *Genetic Resources and Crop Evolution* 43:283-290.
- Matos-Moctezuma E. 1994. Mesoamérica. En: Manzanilla L y López-Luján L. Eds. *Historia antigua de México*. Volumen I. El México antiguo, sus áreas culturales, los orígenes y el horizonte Preclásico. CONACULTA-INAH-UNAM-Porrúa. México, 49-73.
- Medellín M.S.G. 1988. Arboricultura y silvicultura tradicional en una comunidad totonaca de la costa. Teis de Maestría. INIREB, Xalapa, Ver.
- Mera O.L.M. 1987. Estudio comparativo del proceso de cultivo de la arvense *Physalis chenopodiifolia* Lamarck, y *Physalis philadelphica* var. *philadelphica* cultivar Rendido-

- ra. Tesis de Maestría. Centro de Botánica, Colegio de Postgraduados, Chapingo, Méx.
- Messer E. 1978. Zapotec plant knowledge: classification, uses, and communication about plants in Mitla, Oaxaca, Mexico. En: Flannery K.V. y Blanton R.E. Eds. *Memoirs of the University of Michigan Museum of Anthropology* 10. Ann Arbor: Michigan, 121-146.
- Miksicek C.H. 1983. The macrofloral remains of the Pulltrouser area: Settlements and fields. En: Flannery, K.V. Ed. *Pulltrouser Swamp. Ancient Maya habitat, agriculture and settlement in Northern Belize*. University of Texas Press. Austin, 94-104.
- Niederberger Ch. 1976. Zohapilco: cinco milenios de ocupación humana en un sitio lacustre de la Cuenca de México. *Colección Científica. Arqueología* 30:23-49.
- Nigh R.B. y Nations J.D. 1983. *La agrosilvicultura tropical de los lacandones de Chiapas. Configuraciones de la diversidad*. CADAL y CESTEM. México.
- Pickersgill B. y Heiser Ch. 1977. Origins and distribution of plants domesticated in the New World tropics. En: Reed C. Ed. *Origins of agriculture*. Mouton Publishers. The Hague, 803-835.
- Puleston D.E. 1982. The role of ramon in Maya subsistence. En: Flannery K.V. Ed. *Maya subsistence: studies in memory of Dennis E. Puleston*. Academic Press. New York, 353-366.
- Reed C. Ed. 1977. *Origins of agriculture*. Mouton Publishers. The Hague.
- Rhoads J.W. 1980. Sagopalm management in Melanesia: an alternative perspective. *Archaeology in Oceania* 17: 20-27.
- Rico-Gray V. y García-Franco J.G. 1991. The Maya and the vegetation of the Yucatan peninsula. *Journal of Ethnobiology* 11:135-142.
- Rindos D. 1984. *The origins of agriculture: an evolutionary perspective*. Academic Press. Orlando.
- Rose-Ines R. 1972. Fire in west African vegetation. *Proceedings of the Tall Timbers Fire Ecology Conference* 11:147-173.
- Sauer C.O. 1952. *Agricultural origins and dispersals*. MIT Press. Cambridge, Mass.
- Shipek F.C. 1989. An example of intensive plant husbandry: the Kumeyaay of southern California. En: Harris D.R. y Hillman G.C. Eds. *Foraging and farming: the evolution of plant exploitation*. Unwin and Hyman. London, 159-170.
- Smith C.E. 1967. Plant Remains. En: Byers, D.S. Ed. *The prehistory of the Tehuacan Valley*. University of Texas Press. Austin, 220-225.
- Spriggs M. 1996. Early agriculture and what went before in Island Melanesia: continuity or intrusion? En: Harris D.R. Ed. *The origins and spread of agriculture and pastoralism in Eurasia*. University College London Press. London, 524-537.
- Steward J.H. 1938. *Basin plateau aboriginal socio-political groups*. Bureau of American Ethnology Bulletin of the Smithsonian Institution 120. Washington, D.C.
- Ucko P.J. y Dimbley G.W. Eds. 1969. *The domestication and exploitation of plants and animals*. Duckworth. London.
- Vavilov N.I. 1951. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. *Chronica Botanica* 13: 1-16.
- Vázquez R.M.C. 1991. Tendencias en el proceso de domesticación del papaloquelite (*Porophyllum ruderale* (Jacq.) Cass. subsp. *macrocephalum* (DC.) R.R. Johnson. Asteraceae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Viveros J.L. y Casas A. 1985. Etnobotánica mixteca: alimentación y subsistencia en la Montaña de Guerrero. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Voorhies B. 1982. An ecological model of the early Maya of the central lowlands. En: Flannery, K.V. Ed. *Maya subsistence: studies in memory of Dennis Puleston*. Academic Press. New York, 65-95.
- Wendorf F. y Schild R. 1976. The use of ground grain during the late Paleolithic of the lower Nile Valley, Egypt. En: Harlan J.R.; de Wet J.M.J. y Stemler A.B.L. Eds. *Origins of African plant domestication*. World Anthropology. Mouton. The Hague, 269-288.
- Williams D.E. 1985. Tres arvenses solanáceas comestibles y su proceso de domesticación en el estado de Tlaxcala, México. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Chapingo, Méx.
- Wiseman F.M. 1978. Agricultural and historical ecology of the Maya lowlands. En: Harrison P.D. y Turner II B.L. Eds. *Pre-hispanic maya agriculture*. University of New Mexico Press. Albuquerque, 63-116.
- Wright H.E. 1977. Environmental change and the origins of agriculture in the Old and New Worlds. En: Reed C. Ed. *Origins of agriculture*. Mouton Publishers. The Hague, 281-320.
- Yen D.E. 1989. The domestication of environment. En: Harris D.R. y Hillman G.C. Eds. *Foraging and farming: the evolution of plant exploitation*. Unwin Hyman. London, 55-75.
- Zárate S. 1994. Revisión del género *Leucaena* Benth. de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica* 65:83-162.
- Zohary D. 1989. Domestication of the Southwest Asian Neolithic crop assemblage of cereals, pulses, and flax: the evidence from the living plants. En: Harris D.R. y Hillman G.C. Eds. *Foraging and farming: the evolution of plant exploitation*. Unwin Hyman. London, 358-373.
- Zohary D. y Hopf M. 1993. *Domestication of plants in the Old World*. 2nd. edition. Clarendon Press. Oxford.