

PEDÚNCULOS Y PERICARPIOS DE *Cucurbita maxima* Duch.: UN APORTE PARA LA RECONSTRUCCIÓN DEL PROCESO DE DOMESTICACIÓN DEL ZAPALLO CRIOLLO EN EL NOROESTE ARGENTINO

Analia Beatriz Luján Martínez ^{*1}Verónica Soledad Lema^{2,5} Sergio Iván Perez ^{3,5} y Fernando López Anido ⁴

¹ Universidad Nacional de La Plata. Instituto de Fisiología Vegetal, FCAyF-FCNyM. Diag. 113 y 61. La Plata. Argentina

² Universidad Nacional de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Laboratorio de Etnobotánica y Botánica Aplicada., Paseo del Bosque s/n. La Plata, Argentina

³ Universidad Nacional de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, División Antropología. Paseo del Bosque s/n. La Plata, Argentina

⁴ Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Rosario - IICAR Conicet, Zavalla. Argentina

⁵ Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

Correo*: anas_martinez@hotmail.com

RESUMEN

El objetivo de este trabajo consistió en reconocer y evaluar las modificaciones biométricas que se dieron en pedúnculos y pericarpios de *Cucurbita maxima* (subsp. *maxima* y *andreana*) ligadas a un proceso de selección, cultivo y/o domesticación en el pasado prehispánico del Noroeste de Argentina. Por medio de la realización de cultivos experimentales -técnica que nos permite reproducir procesos de hibridación e introgresión bajo condiciones controladas- junto al estudio morfométrico de los ejemplares así obtenidos, al igual que de los arqueológicos, se pretende aportar a la comprensión del proceso de domesticación del zapallo criollo.

Los resultados obtenidos constatan la presencia de formas silvestres, híbridas y domesticadas hace cerca de 2000 años AP e indican que los pedúnculos son mejores indicadores que los pericarpios para la detección de las mismas mediante caracteres biométricos. Estos resultados llevan a concluir que el flujo génico entre estas formas con diverso grado de manejo habría sido posiblemente alentado como mecanismo de diversificación sobre el cual luego operaría un proceso de selección antrópica, lo cual coincidiría con lo registrado para otros miembros del género, al igual que explicaría la gran diversidad de morfotipos domesticados presentes en los restos arqueobotánicos analizados.

PALABRAS CLAVE: domesticación, *Cucurbita maxima*, flujo génico, hibridación, arqueobotánica

PEDUNCLES AND PERICARPS OF *Cucurbita maxima* Duch.: A CONTRIBUTION FOR THE RECONSTRUCTION OF DOMESTICATION PROCESS OF CULTIVATED SQUASH IN NORTHWEST ARGENTINA

ABSTRACT

The aim of this paper is to recognize and assess biometrical modifications in peduncles and pericarps of squash or "zapallo criollo" (*Cucurbita maxima* subsp. *maxima* and *andreana*) which are bound to a process of selection, cultivation and/or domestication in the Prehispanic past at the Argentinean Northwest. It is intended to contribute to the understanding of the process of domestication of the creole pumpkin by carrying out experimental culti-

vation (a technique which allows to reproduce the processes of hybridization and introgression under controlled conditions) together with morphometric and archaeological studies of the samples obtained. Results confirm the presence of wild, hybrid and domesticated forms near of 2, 000 years BP and that peduncles are better indicators than pericarps to detect those forms through biometrical analysis.

These results lead to the conclusion that gene flow among these forms, which underwent several ways of managing, could have been possibly encouraged as a mechanism of diversification on which a process of anthropic selection would later operate. This coincides with records of other members of the same genus and would also explain the great diversity of domesticated morphotypes found in archaeobotanical remains submitted to analysis.

KEYWORDS: Domestication, *Cucurbita maxima*, gene flow, hybridization, archaeobotany.

INTRODUCCIÓN

La transformación que las sociedades humanas han generado en la estructura y en la ecología de los distintos ambientes, junto a los procesos de selección artificial sobre poblaciones específicas, provocaron cambios a nivel morfológico y fisiológico en las plantas a lo largo del tiempo (Jones, 2009). La morfología es una parte del fenotipo sensible a presiones selectivas ambientales y antrópicas (Gros-Balthazard *et al.*, 2016), en ese sentido será la síntesis de las interacciones ecológicas entre humanos y no humanos y su proyección en el tiempo en tanto proceso evolutivo e histórico. La reconstrucción desde el registro arqueológico de procesos vinculados a la domesticación y manejo de poblaciones vegetales no suele ser una tarea sencilla y requiere atender a indicadores diversos a la vez que a las peculiaridades del caso bajo análisis. Si bien los arqueobotánicos han ahondado en herramientas analíticas para abordar estos estudios, la reconstrucción de cambios en la forma y el tamaño de diversos órganos vegetales (raíces, tallos, frutos, semillas, entre otros), e incluso de tejidos y contenidos subcelulares (almidones, cristales) sigue siendo la principal línea de evidencia empleada para hablar de domesticación y manejo en el pasado. Los estudios abocados a analizar este tipo de evidencias pueden dividirse entre aquellos que han estudiado cambios en estructuras reproductivas o de dispersión y otros que han abordado cambios en órganos y/o tejidos con diversas funciones. El primer grupo incluye fundamentalmente estudios sobre dehiscencia en cereales del Viejo Mundo (trigo, cebada, arroz, Hillman y Davies, 1990; Fuller y Weisskopf, 2009) y frutos de leguminosas de diversas partes del mundo (Vigna, Phaseolus, Butler, 2002; Lema, 2009a; 2015), que apuntan a identificar ejemplares domesticados en sentido estricto, esto es, aquellos que no pueden reproducirse sin asistencia humana (De Wet y Harlan, 1975; Ford, 1979, 1985a,b; Hillman y Davies, 1990; Harlan, 1992; Gepts, 2005; Fuller, 2007). El segundo grupo abarca el estudio, tanto en análisis

arqueo como etnobotánicos, de cambios en tamaño de frutos (Gros-Balthazard *et al.*, 2016; Casas, 2001), de semillas (Smith, 2006b; Martínez *et al.*, 2015), de cubiertas seminales (Bruno, 2006; Lema *et al.*, 2008) o de granos (Smith, 1985; Gremillion, 1993). Estos últimos abordajes se abocan a cambios que se encuentran asociados al proceso de domesticación como aumento del tamaño de semillas para una germinación más rápida, cualidad ventajosa bajo cultivo; o cambios en las cubiertas seminales ligados a cambios en la dormición (Smith, 2006a,b; Pickersgill, 2007; De Wet y Harlan, 1975), pero que no indican domesticación *sensu stricto*, esto es, pueden ser indicios de plantas bajo cultivo pero no necesariamente domesticadas, si bien estos cambios morfológicos son tomados como parte del síndrome adaptativo de domesticación por algunos autores (Gros-Balthazard *et al.*, 2016; Pickersgill, 2007).

En el caso de las Cucurbitas, ambas líneas de indagación están presentes en los estudios que se ocupan de reconstruir cambios a lo largo del tiempo en frutos y pedúnculos, más allá del valor diagnóstico de estos últimos para diferenciar a las especies del clado (Cutler y Whitaker, 1961; Cowan, 1997; Cowan y Smith, 1993; Smith, 1997, 2000; Lema, 2010; Loy, 2012). El valor de los pedúnculos como indicadores de domesticación puede verse en el caso de *Cucurbita pepo* L. subsp. *pepo* ya que se ha constatado que en los ejemplares domesticados el diámetro basal supera los 10 mm. en la zona de inserción al fruto (Smith, 1997, 2000). La forma de dispersión en los miembros silvestres y espontáneos de este género se produce a través de la separación a la madurez de la conexión entre pedúnculo y fruto, el cual puede distribuirse rodando o flotando en cursos de agua debido a que el mesocarpio se reabsorbe a la madurez, para luego abrirse y dispersar las semillas; la presencia de cucurbitacina en los frutos -la cual evita parcialmente la herbívora durante la madurez de los frutos- ayuda a que el proceso se complete (Ashworth, 1997; Decker Walters y Walters, 2000; Lema 2009a; Schaefer y Renner, 2011; Kistler *et al.*, 2015). Como tendencias

morfológicas generales en el proceso de domesticación del género puede mencionarse, además del aumento de tamaño del pedúnculo, el aumento del tamaño del fruto (con el cual se correlaciona positivamente), la tendencia del mesocarpio a hacerse más carnoso en algunas especies y la no separación del pedúnculo respecto del fruto a la madurez (Lema, 2009a), cambios que llevan a la no dispersión de los frutos como en formas domesticadas. Estas diferencias se hacen presentes en las subespecies sudamericanas que nos interesan en este trabajo: *Cucurbita maxima* Duch. ex Lam. subsp. *andreaana* (Naudin) Filov y *Cucurbita maxima* subsp. *maxima* Duch. ex Lam, habiéndose planteado a la primera como ancestro de la segunda mediante estudios genéticos, morfológicos y arqueológicos (Sanjur *et al.*, 2002; Nee, 1990). Cabe mencionar que ciertos rasgos del fruto en formas silvestres del género *Cucurbita* se vinculan a su asociación mutualística con la megafauna (vg. mastodontes) como agente de dispersión, lo cual también explicaría su tendencia malezoide, puesto que este tipo de fauna generaba un ambiente disturbado de tipo mosaico con gran riqueza de nichos antes de su extinción a inicios del Holoceno (Kistler *et al.*, 2015),

C. maxima subsp. *andreaana* o zapallito amargo es de pedúnculo herbáceo, fibroso y caduco; sus frutos, de sabor amargo, secos y livianos a la madurez se conservan indefinidamente gracias a la reducción del mesocarpio a fibras (Ashworth, 1997; Millán, 1945, 1968; Martínez-Crovetto en Burkart, 1974). *C. maxima* subsp. *maxima* o zapallo criollo, en cambio, es de pedúnculo corchoso y persistente; su fruto de sabor dulce es pesado y posee el mesocarpio jugoso por lo cual se pudre después de un tiempo de conservación (Millán, 1945, 1968; Lira-Saade, 1995). El estudio del paso de un tipo a otro, de fruto y de pedúnculo, a lo largo de la historia evolutiva y de manejo de estas subespecies debe atender a las posibilidades de su reconocimiento en el registro arqueológico, más específicamente en los restos vegetales de ambos órganos.

La dinámica de cambio de las formas vegetales durante la domesticación suele estudiarse en el registro arqueobotánico a través de la presencia de ejemplares que combinan rasgos de la forma silvestre con algunos de los que están presentes en la forma domesticada, o bien, en el caso de variables continuas -que son las más usuales- como por ejemplo el tamaño, se considera que ejemplares que exhiben valores por fuera de los que actualmente poseen las poblaciones silvestres y se acercan a los que exhiben las formas domesticadas son indicadores del inicio de la domesticación. Estos ejemplares 'transicionales' pueden considerarse evidencia de un momento de "cultivo pre domesticación", siendo su detección arqueológica muy

difícil en algunos casos por lo efímero del lapso temporal que representan (Hillman y Davies, 1990), o bien de formas semidomesticadas (Clement *et al.*, 2015). Estos autores reconocen que en ciertos casos estos ejemplares con rasgos intermedios no serán transicionales en sentido estricto ya que no representan un momento de transición hacia formas plenamente domesticadas, sino de cultivo sin domesticación, situación que puede continuarse hasta el presente y no representar por lo tanto "estadio" alguno (Lema, 2015). Debe tenerse en cuenta además que formas intermedias pueden resultar de plasticidad fenotípica y de procesos de evolución convergentes donde la mimetización de malezas con formas domesticadas cobra importancia (Ellstrand *et al.*, 1999).

Teniendo en cuenta los antecedentes antes mencionados, el objetivo de este trabajo consiste en reconocer y evaluar las modificaciones biométricas que se dieron en pedúnculos y pericarpios de *Cucurbita maxima* ligadas a un proceso de selección, cultivo y/o domesticación en el pasado prehispánico de la región del Noroeste de Argentina (NOA). Por medio de la realización de cultivos experimentales -técnica que nos permite reproducir procesos de hibridación e introgresión bajo condiciones controladas- junto al estudio morfométrico de los ejemplares así obtenidos, al igual que de los arqueológicos, se pretende aportar a la comprensión del proceso de domesticación del zapallo criollo.

Antecedentes de estudios sobre domesticación de *C. maxima* subsp. *maxima*. Ésta es una planta domesticada de importancia económica para el consumo humano debido a sus frutos comestibles y a los altos contenidos en aceites y propiedades vermífugas de sus semillas (Nee, 1990; Lira-Saade, 1995; Decker Walters y Walters, 2000). Diversos autores han sugerido que el territorio argentino pudo haber sido el área de domesticación de esta subespecie (Millán, 1945; Whitaker y Bemis, 1964; Nee, 1990); si bien esto no ha podido ser confirmado, la presencia de *C. maxima* subsp. *andreaana* junto a la subsp. *maxima* se ha detectado en restos arqueobotánicos del NOA con una antigüedad cercana a los 2000 años antes del presente (Lema, 2009a, 2011). Esta detección fue posible gracias a la identificación de descriptores morfológicos y anatómicos en semillas, frutos y pedúnculos de poblaciones actuales de diversos cultivares de la subespecie *maxima* y de poblaciones de la subespecie *andreaana* (Lema *et al.*, 2008; Lema, 2009a, 2011). Lo destacable es que junto a los restos de ambas taxa se reconocieron también morfotipos intermedios que combinaban caracteres de ambos, o bien poseían aspectos no detectados en los mismos; dada la coexistencia entre formas se descartó su carácter

transicional y se propuso a modo de hipótesis que estas formas intermedias podrían corresponder a poblaciones híbridas entre ambas subespecies que formarían parte de un complejo silvestre-maleza-domesticado en *C. maxima* con flujo génico, hibridación y/o introgresión (Nee, 1990; Wilson *et al.*, 1994; Beebe *et al.*, 1997; Ellstrand *et al.*, 1999; Montes-Hernández y Eguiarte, 2002; Zizumbo-Villarreal *et al.*, 2005) presente, al menos, desde hace unos dos mil años en el NOA (Lema, 2009a, 2010, 2015).

Para dar respuesta a esta hipótesis se desarrollaron estudios experimentales a campo con el fin de generar cruces controlados entre ambas subespecies y obtener híbridos de la generación F1 y F2. Es importante destacar que una vez producida la fecundación, el embrión que se genera como resultado de la unión de las células parentales es un verdadero híbrido, mientras que el resto de las estructuras vegetales (pedúnculo y pericarpio del fruto y cubiertas seminales) no los son, ello se explica porque el fruto deriva del gineceo y de las demás partes florales que puedan asociarse con él, o sea, se origina a partir de la transformación de tejidos de la planta madre exclusivamente (Essau, 1976). Por lo tanto, en la primera generación la planta madre no es híbrida y por ende sus frutos tampoco. Sin embargo, esta generación es imprescindible para luego obtener la F2. Es a partir de esta segunda generación que podemos decir que tanto la planta, el fruto en todo su conjunto y las semillas son verdaderos híbridos, ya que la planta madre de la cual deriva es híbrida F1 (Martínez, 2014). Es en este sentido que los cruzamientos llevados a cabo por Wilson y colaboradores (1994) empleando ejemplares de *C. fraterna* como parental pistilado y de *C. argyrosperma* como parental estaminado dieron como resultado una generación F1 donde, si bien los caracteres del fruto se asemejaban a los del parental pistilado, las semillas mostraban rasgos intermedios entre ambos parentales en términos de forma, tamaño y color, las flores estaminadas también exhibieron caracteres estructurales intermedios. Análisis moleculares de restos de pericarpios de la Cueva Romero en el noreste mexicano con una antigüedad de ca. 4600-4800 AP evidenciaron procesos de cruzamiento entre el taxón silvestre *C. pepo* subsp. *fraterna* y la subsp. *pepo*, domesticada (Kistler, *et al.*, 2015).

Los estudios realizados en biometría macroscópica de las semillas de F1 y F2, junto al estudio de otras semillas de referencia actuales y su comparación con semillas arqueológicas del NOA y de Perú han demostrado que es posible diferenciar formas silvestres o espontáneas, híbridas y domesticadas en base al tamaño y forma de las semillas y que la morfometría de las semillas es una herramienta confiable para corroborar la delimitación de formas que

obedecen a distintas prácticas de interacción y manejo en el complejo *C. maxima* subsp. *maxima*/subsp. *andreaana* (Martínez, *et al.*, 2015). Este análisis permitió identificar, a lo largo del tiempo (desde momentos arcaicos ca. 3000 AP hasta momentos tardíos ca. 800 AP) una "tendencia general luego de haberse domesticado *C. maxima* subsp. *maxima* que fue primero, la generación de nuevas formas, manteniéndose poblaciones híbridas, lo cual no aportó mayor variabilidad de forma o tamaño ya que la misma se vio reducida durante el Formativo. En momentos posteriores, continuó la reducción de la variabilidad, se mantuvieron las mismas formas y tamaños, a la vez que se optó por sumar a los conjuntos tamaños mayores y se redujo -si bien no completamente- la presencia de formas híbridas" (Martínez *et al.*, 2015:105). Cabe aclarar que esta es una tendencia general y se constató la presencia de ciertos casos de restos de semillas arqueológicas que no respondieron de forma directa a la misma.

La relación entre rasgos de las semillas y rasgos del fruto ha sido también investigada para el complejo *maxima-andreaana* y se ha detectado que, contrariamente a lo registrado en *C. pepo*, en *C. maxima* las formas alargadas de fruto no se asocian ni a una mayor longitud, ni a un mayor espesor de las semillas (Larroux, 2008). En cambio, se encontró una asociación positiva y estrecha entre las variables absolutas de semilla y diámetro de fruto en *C. maxima* -diferiendo nuevamente de lo hallado para *C. pepo*- lo que indica que cuanto mayor sea el diámetro del fruto, mayor serán las dimensiones (largo, ancho y espesor) y peso de las semillas; a pesar de ello las dimensiones y forma de la semilla no permiten una clara identificación de los distintos grupos de cultivares de la subsp. *maxima* (Larroux, 2008). Esto último fue constatado también en otras investigaciones que tomaron en cuenta cultivares locales cuya diferenciación por rasgos del fruto, sabor, tiempo de crecimiento e incluso en algunos casos por rasgos de la semilla, no se logró reflejar en el agrupamiento estadístico del tamaño de las semillas colectadas (Lema, 2009b).

Dentro de la variabilidad en rasgos de los frutos de *andreaana* y *maxima*, pericarpios rígidos versus pericarpios suaves es un rasgo de relevancia en la domesticación. Whitaker en la década del '50 ya había constatado que el pericarpio rígido de *andreaana* es dominante sobre el pericarpio suave de *maxima* y que es controlado por un único gen, lo cual se fue corroborando posteriormente a través de cruces experimentales en otros miembros del género, sugiriendo que la selección humana habría favorecido independientemente mutaciones que ocurrieron en el mismo gen (Pickersgill, 2007). Para estudiar

las diferencias en los tipos de frutos resulta crucial, en primer lugar, entender el hecho de que en una misma especie las células pétreas del pericarpio pueden o no estar presentes, dependiendo del grado de lignificación del fruto (Piperno *et al.*, 2002). Los frutos lignificados presentan fitolitos en la capa más externa de las células pétreas en una "zona de formación de fitolitos" en la interface hipodermis/mesocarpio (externo) cuya formación está regida por un único gen (*Hr*) que codifica tanto la producción de lignina como de fitolitos en *Cucurbita* (Piperno, 2009). Estos fitolitos están totalmente ausentes en frutos no lignificados. Puede haber también casos intermedios donde la lignificación del fruto es moderada –probablemente por una dominancia incompleta del locus *Hr*– lo cual se refleja en una disminución de las capas de células pétreas (Piperno *et al.*, 2002). Según Piperno (2009) en todas las especies silvestres de *Cucurbita* el gen *Hr* causa la depositación de una densa capa de células pétreas y fitolitos (miles por cm²), la cual protege al fruto de herbívoros y hongos patógenos y permite –a nivel arqueológico– la detección de estas especies gracias a la abundancia de estas células y cuerpos silíceos que resisten la degradación. El ambiente puede determinar si los fitolitos se encuentran silicificados solo en parte –resultando en fitolitos con oquedades profundas– o si están totalmente silicificados (Bozarth, 1987). Los factores ambientales inciden también en el tamaño de estos cuerpos silicificados durante distintos momentos del desarrollo de la planta, por lo que una misma variedad de *Cucurbita* creciendo en distintos ambientes puede generar fitolitos de muy diverso tamaño (Bozarth, 1987).

Dentro de los estudios de domesticación del género *Cucurbita*, el análisis de los cambios sufridos en la morfología del fruto han sido fundamentales puesto que se cree que fue principalmente sobre este órgano que operaron presiones selectivas ejercidas por las poblaciones humanas durante el proceso de domesticación (Smith, 2000; Cowan y Smith, 1993; Cowan, 1997). Si bien el incremento del alto del pericarpio ha sido usado como indicador de domesticación (Smith, 2000), en opinión de Piperno (2009) durante el proceso de domesticación de *Cucurbita* la selección humana habría estado dirigida a la obtención de pericarpios más suaves, no lignificados y por lo tanto sin fitolitos, de allí que el hallazgo de estos microrrestos no se efectúe en sitios arqueológicos donde la domesticación de *Cucurbita* es plena con poblaciones homocigotas *hr*. Sin embargo, la autora reconoce que actualmente existen cultivares de pericarpios duros en las distintas especies domesticadas de *Cucurbita*, los cuales podrían estar representando la selección a favor de frutos más durables en el tiempo, con mayor capacidad

de almacenamiento. Como veremos más adelante, en el caso del NOA, la selección de frutos de *C. maxima* subsp. *maxima* como contenedores fue de importancia desde muy temprano.

Los frutos de *C. maxima* subsp. *andreaana* son particularmente diversos en forma, pudiendo ser ovoides, oblongos, globosos, piriformes, esféricos o deprimidos, incluso una misma planta puede dar frutos ovoides y globosos (Ashworth, 1997). El color varía entre verde claro y amarillento y posee estrías longitudinales generalmente más claras (Millán, 1945; Martínez-Crovetto en Burkart 1974, Lira-Saade, 1995; Ashworth y Galetto, 2001). En general todos los autores concuerdan en que los frutos de esta especie son lisos, la única referencia a frutos con lóbulos es reportada por Millán (1945) en ejemplares procedentes de Cruz del Eje, provincia de Córdoba, Argentina. Sin embargo este rasgo, junto con otros que poseían estos frutos (vg. espesor del pericarpio, tamaño del fruto y presencia de lóbulos) ha llevado a autores como Lira-Saade (1995) a considerar estos caracteres como producto de la cruce de poblaciones de *C. maxima* subsp. *andreaana* con otras de *C. maxima* subsp. *maxima*, catalogando por lo tanto a esta población cordobesa como híbrida. Sin embargo, no debemos pensar que la presencia de lóbulos es ajena a la subespecie *andreaana* ya que la posibilidad de producir frutos lobulados tendría que haber estado presente en el acervo génico de la misma para ser luego seleccionada y fijada por selección cultural (Lema, 2009a). No se ha registrado hasta el presente la presencia de verrugas en frutos de dicha subespecie, por lo cual se lo considera también como un carácter fijado en poblaciones ya bajo cultivo. Este taxón es muy variable también en tamaño. Ashworth (1997) estableció, tras el análisis de varios ejemplares, que los frutos de esta especie poseen en promedio 71,63 +/-2,86 mm. de longitud y 67,80 +/- 2,27 mm. de ancho, aunque otros autores registran entre 6 y 21,5 cm. de longitud y entre 5 y 9,5 cm. de diámetro (Millán, 1945; Martínez-Crovetto en Burkart 1974). En cuanto al peso del fruto el mismo varía de acuerdo con el estado del mismo ya que a la madurez el mesocarpio se reabsorbe; por lo tanto, en promedio, el peso del fruto fresco sería de 160 g (un 7,2% correspondiente a las semillas) y seco disminuiría a 20 mg. (un 32% correspondiente a las semillas) (Ashworth y Galetto, 2001). En lo que respecta al espesor del pericarpio existen pocas referencias al respecto. Al comparar los escasos datos publicados sobre ejemplares actuales y arqueológicos puede verse que existen medidas exclusivas de cada subespecie junto a un rango de solapamiento de las mismas (Lema, 2009a). Los frutos de las especies domesticadas del género son muy variables, tanto en rasgos cualitativos como cuantitativos,

lo cual disipa su valor diagnóstico en la identificación taxonómica. En este sentido debemos destacar como excepción la forma "turbante", "turbaniforme" o "cabeza de turco" exclusivo de *C. maxima* subsp. *maxima* que se produce cuando el ovario sale por fuera del receptáculo (Lira-Saade, 1995).

En el caso de los estudios arqueobotánicos de domesticación del zapallo criollo en Argentina, el registro de restos de pericarpios y pedúnculos de la localidad arqueológica de Pampa Grande (Departamento de Guachipas, Salta) es uno de los más completos de los reportados hasta el momento para el NOA. Entre los hallazgos que el Dr. A. Rex González y su equipo efectuaron en las siete cuevas que conforman esta localidad se pudo constatar la presencia de restos de fruto de *C. maxima* subsp. *andreaana*, identificación que había sido sugerida como posibilidad por el Dr. T. Whitaker, a quien González envió en su momento todos los restos de Cucurbitáceas (González, 1972; Whitaker Ms. s.f.). Los restos de pericarpios de esta localidad correspondientes a *C. maxima* subsp. *andreaana* y cuyo alto se encuentra entre 0,95 y 2,08 mm., son todos lisos y de color amarillo o castaño, algunos se encuentran enrollados sobre sí mismos, una característica observada también en los frutos actuales de dicha subespecie los cuales, tras ser abiertos en estado fresco, enrollan sus paredes a medida que se secan (Lema 2009a). Todos los fragmentos de pericarpios de dicha localidad arqueológica cuyo alto los ubica en el área de solapamiento entre la subespecie *andreaana* y *maxima* -considerados como intermedios- corresponden a frutos sin verrugas de color ocre o castaño, hay ejemplares que ya poseen lóbulos y están moderadamente lignificados junto a otros totalmente lisos; tanto en este caso como en el anterior, todos los restos proceden de la cueva Los Aparejos (Lema 2009a, 2011). Finalmente entre los pericarpios identificados como *C. maxima* subsp. *maxima* -cuyo alto se encuentra entre los 2,38 y 6,64 mm.- es donde se detecta mayor diversidad, ya que se registraron restos de frutos lobulados, con verrugas o lisos y no lobulados con verrugas, de colores amarillo, ocre, castaño, castaño-rojizo y ceniciento-grisáceo y también frutos lignificados y no lignificados, procedentes de las cuevas Los Aparejos, El Litro y de la Caverna II (Lema 2009a, 2011). Esta misma tendencia en el aumento de la diversidad morfológica, es la que observó Smith (2000) para el caso de la domesticación de *C. pepo*. Algunos fragmentos de pericarpio de la subespecie domesticada muestran indicios de exposición al fuego, ya sea porque están tiznados o bien termoalterados tanto en cara externa como interna, al igual que varios de ellos presentan orificios próximos a sus bordes, en algunos casos con restos de cordeles, lo cual sugiere que los mismos habrían sido

correas de suspensión de los frutos (Lema, 2009a, 2011). Estos últimos rasgos, al igual que la presencia de restos de pigmentos en el interior de los fragmentos de frutos, se encuentran en ejemplares que superan los 3 mm. de espesor, los cuales se hallan lignificados, a diferencia de los que son más delgados y que pueden o no presentar lignificación (Lema, 2009a, 2011).

En cuanto a la presencia de frutos enteros de la subsp. *maxima*, en el informe de Whitaker figura un fruto entero en Los Aparejos. Se trataría de un fruto turbaniforme con 10 lóbulos (8 mayores y 2 menores) de 8,2 cm. de alto y una apertura en el área de la corola de 9,3 cm. de diámetro. Whitaker señala también que el pericarpio posee 5 mm. de grosor máximo y que, en sección transversal, posee células de apariencia circular. Este mismo investigador interpreta un grupo de restos de pericarpios como parte de medio fruto el cual, según su estimación, habría tenido aproximadamente 28 cm. de largo y 8 mm. de grosor, asemejándose a los frutos del cultivar "banana" actual (Whitaker Ms.s.f.). Finalmente cabe destacar que la gran diversidad de restos de Pampa Grande llamó la atención de este investigador, quien señala la presencia de "Cucurbitas abundantes y hermosamente conservadas. (...) Sugerimos que *C. maxima* fue intensamente cultivada en Pampa Grande por un periodo de al menos 1500 años antes del contacto con los españoles. (...) Comienza a aparecer material similar a los modernos cultivares por ej. tipo Hubbard, Turbante, Banana y quizá otros" (Whitaker 1983:583). Análisis posteriores de los restantes fragmentos de pericarpios de esta localidad arqueológica dieron apoyo a las interpretaciones de este investigador ya que los restos de *C. maxima* subsp. *maxima* de Pampa Grande exhiben una gran diversidad morfológica, indicando la existencia de diversos morfotipos que, probablemente, estén representando distintos cultivares (Lema, 2009a, 2011). De los cultivares argentinos de *C. maxima* subsp. *maxima*, los restos de frutos lobulados con verrugas y de paredes gruesas de esta localidad arqueológica se asemejan al cultivar Zipinka o Silpingo, propio del NOA (Lema, 2009a). En este sentido resulta interesante la propuesta de Decker Walters y Walters (2000) de que ciertos cultivares podrían haberse desarrollado a partir de selecciones hechas sobre poblaciones de *C. maxima* subsp. *andreaana* con cierto grado de introgresión. Los frutos de pericarpio duro de la subespecie domesticada habrían sido empleados como recipientes y usados en todas las cuevas de esta localidad arqueológica, tanto en contextos domésticos como funerarios; los frutos de pericarpio suave, en cambio, habrían sido aptos para ser consumidos por ser más palatables (Lema, 2009a, 2011). El empleo de los frutos de *Cucurbita* como recipientes

se ha extendido en las ocupaciones tempranas del Área Andina Meridional tanto en sitios chilenos, peruanos, del Centro-Oeste argentino y del NOA; con evidencias de haber sido empleados tanto para contener restos diversos (semillas, harinas, colorantes), como también para calentar o cocinar en su interior (Lema, 2009a, 2011).

MATERIALES Y MÉTODOS:

Material actual. La colección de referencia de pedúnculos y pericarpios está constituida en base a dos grandes grupos. El primero de ellos lo conforma el material generado experimentalmente en el campo Villarino de la

Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Rosario (provincia de Santa Fe, Argentina) en donde se utilizaron ejemplares de la subespecie *C. maxima* subsp. *andreaana* (dos accesiones puras o silvestres: 130 y 160 y una espontánea: 140) y de *C. maxima* subsp. *maxima* (tres accesiones: 153, 93 y 56) como parentales (Tabla 1). A partir de estas dos subespecies se generaron diversas líneas de cruzamiento en dos generaciones (F1 y F2). Cada cruzamiento es entre, al menos, una planta distinta de cada parental. La generación F1 consistió en cruces que involucraron a ambas subespecies como parental pistilado -esta generación fue utilizada sólo para el caso de pedúnculos- y la generación F2 que incluye a

Tabla 1. Cruces experimentales: generación parental y F1. Los números en las celdas expresan la cantidad de ejemplares medidos (un asterisco frutos/ pericarpio, dos asteriscos pedúnculos) y el código corresponde a los nombres bajo los cuales se mencionan los ejemplares en las figuras 1 y 2.

CÓDIGO/ ACCESIÓN		PARENTAL ESTAMINADO ♂					
		Subsp. <i>maxima</i>			Subsp. <i>andreaana</i>		
		93	56	153	160	140	130
		"Abobrinha de tronco redonda verde" Brasil	"Queensland blue" Sudáfrica	"Zapallo gris plomo" Argentina	Córdoba Argentina	Santiago del Estero Argentina	Entre Ríos Argentina
PARENTAL PISTILADO ♀	Subsp. <i>maxima</i>	93 1**;5*				3** F1 (DxS)	1** F1 (DxS)
		56 1**;3*				2** F1 (DxS)	2** F1 (DxS)
		153 2**;4*				1** F1 (DxS)	1** F1 (DxS)
	Subsp. <i>andreaana</i>	160 3**;4*	1** F1 (SxD)	1** F1 (SxD)	1** F1 (SxD)		
		140 3**;4*	1** F1 (SxD)	1** F1 (SxD)	1** F1 (SxD)		
		130 3**;2*	1** F1 (SxD)	1** F1 (SxD)	1** F1 (SxD)		

Tabla 2. Cruces experimentales: F2. Los números de las celdas expresan la cantidad de ejemplares medidos (un asterisco fruto/pericarpio, dos asteriscos pedúnculos) y el código corresponde al nombre bajo los cuales se mencionan a los ejemplares en las figuras 1 y 2.

		PARENTAL ESTAMINADO ♂					F1
		PARENTALES					
		SUBSP. <i>ANDREANA</i>		SUBSP. <i>MAXIMA</i>			
	Código accesión/Cruce	160	130	140	56	93	Mismo genotipo
Parental pistilado ♀	130 x 56				1**,1*		1**,1*
					Exp Grupo 1a		Exp Grupo 1b
			2**,1*				1**,3*
	130 x 153		Exp Grupo 1d				Exp Grupo 1c
	Subsp. <i>andrea-na</i> x		1**,1*			1**,1*	2**,1*
	130 x 93		Exp Grupo 1g			Exp Grupo 1f	Exp Grupo 1e
	Subsp. <i>maxima</i>						
Parental pistilado ♀	140 x 56			1**,1*			1**,1*
				Exp Grupo 2b			Exp Grupo 2a
				1**,1*			2**,1*
F1	140 x 153			Exp Grupo 2e			Exp Grupo 2d
	140 x 93			2**,2*		3**,2*	2**,1*
				Exp Grupo 2g		Exp Grupo 2f	Exp Grupo 2c

Tabla 2. Cont.

		PARENTAL ESTAMINADO ♂		
		PARENTALES		F1
		SUBSP. <i>ANDREANA</i>	SUBSP. <i>MAXIMA</i>	
	160 x 56		1**,1*	1**,1*
				Exp Grupo 3a
		1**, 1*	Exp Grupo 3b	3**, 5*
	160 x 93	Exp Grupo 3e	Exp	Exp Grupo 3c
			Grupo 3d	
		1**,1*		2**,2*
	160 x 153	Exp Grupo 3g		Exp Grupo 3f
Subsp. <i>maxima</i>				
x			1**,2*	
Subsp. <i>andreana</i>	93 x 130	Exp Grupo 4a		

cruces entre F1 (mismo genotipo, por ejemplo, [130x56] x [130x56]) o de F1 con alguno de sus parentales (retrocruzas), que sí fue utilizada para las mediciones de ambos órganos (Tablas 1 y 2). El segundo grupo de análisis se estableció a partir de muestras obtenidas del circuito comercial y de colectas a campo tanto en la provincia de Buenos Aires como en distintas locaciones del NOA que abarcan distintos cultivares de la forma domesticada y diversas poblaciones de la subsp. *andreana* (Tabla 3). En el caso de los pedúnculos se contó con un total de 82 ejemplares diferenciados en: 13 domesticados, 16 silvestres/espontáneos, 19 pedúnculos de la primera generación ó F1, 34 de la segunda generación ó F2. En el caso de los pericarpios el número de muestras ascendió a 67 diferenciadas en: 16 silvestres/espontáneos, 16 domesticados y 35 correspondientes a la segunda generación (Tablas 1, 2 y 3).

Material arqueológico. El material arqueobotánico proviene de la localidad arqueológica de Pampa Grande, la cual está conformada por siete cuevas ubicadas entre 2500 y 3000 msnm. aproximadamente, en un ambiente de pastizal de altura o piso alto de Yungas, en el centro-este de la provincia de Salta. Los restos de pedúnculos y pericarpios a analizar provienen de las cuevas Los Aparejos, El Litro, Caverna II y Caverna IV, los mismos se encuentran en estado seco y corresponden a la subespecie *maxima*, *andreana* o a formas intermedias según análisis previos (Lema 2009a). El número total de restos es de 69, diferenciados en 9 pedúnculos y 60 fragmentos de pericarpios. (Tabla 4).

El registro de medidas en mm se realizó con calibre digital de precisión TESA, una vez realizada la toma de

Tabla 3. Material de referencia, el asterisco señala adquisición en el circuito comercial.

SUBESPECIE	CÓDIGO	ORIGEN DEL MATERIAL (PROVINCIA/LOCALIDAD)	N ° INDIVIDUOS MEDIDOS	
			Pedúnculos	Pericarpios
<i>C. maxima</i> subsp. <i>andreana</i>	MC1 MC2 MC3	Mones Cazón (Bs As)	3	3
	LEBA	--	1	1
	G	M B Gonnet (Bs. As.)	-	1
	LT	Los Toldos (Bs As)	1	1
	SLD	Orillas del Río Salado (Bs As)	2	-
<i>C. maxima</i> subsp. <i>maxima</i>	cv. zipinka	El Shincal (Catamarca)	1	
	cv. silpingo	El Shincal (Catamarca)	1	1
	cv. zapallito	El Shincal (Catamarca)	2	
	Indet	El Shincal (Catamarca)	1	
	LQ	La Quiaca (Jujuy)	1	--
	Hubbard	La Plata (Bs. As.)*	1	1
	Turbaniforme	La Plata (Bs. As.)*	2	2

datos, estos fueron tratados con un software estadístico (R Core Team, 2016) . Para el caso de los pedúnculos se tomaron dos medidas del diámetro basal de cada individuo, obteniendo a partir de ello un valor promedio. En el caso de los pericarpios el registro del espesor (alto) se realizó tomando en consideración los indicadores propuestos por Cowan y Smith (1993, figura 3) para el estudio de caracteres de frutos arqueológicos a partir de frutos actuales de referencia. Se registraron medidas del

espesor del pericarpio en distintos puntos a lo largo del fruto: el espesor del pericarpio en la zona de inserción del pedúnculo y dos a los lados de la misma; por último el espesor del pericarpio en la zona de la corola y dos a ambos lados de la misma. En algunos casos el estado de preservación de las muestras no permitió obtener datos para todos los parámetros mencionados. En el caso de los especímenes arqueológicos, al tratarse de fragmentos cuya correspondencia a distintos sectores del fruto era difícil

Tabla 4. Material arqueobotánico procedente de la localidad arqueológica de Pampa Grande discriminado por tipo de resto y por abrigo rocoso de procedencia. En el caso de la sexta columna se trata de material cuya procedencia no tiene mayores especificaciones que la localidad arqueológica de procedencia.

	LOS APARE- JOS	EL LITRO	CAVERNA II	CAVERNA IV	PAMPA GRANDE	TOTAL
Pedúnculos	5	2	1	1		9
Pericarpios	42	7	2		9	60

de precisar, se tomaron varias medidas en cada uno (entre 3 y 5 medidas, dependiendo del tamaño del fragmento), al ser los pericarpios materiales no rígidos sino esponjosos, una mínima presión diferencial del calibre causaba variaciones en la medición, por eso tomar varias medidas de un mismo ejemplar fue una forma de minimizar este tipo de error. Finalmente se consideró el promedio de las distintas medidas como el valor del espesor del pericarpio de cada fragmento, siendo este valor el consignado en las tablas correspondientes.

RESULTADOS

Para el caso de los pedúnculos (Fig. 1) su diámetro basal permitió diferenciar claramente la subsp. *andreaana* (silvestre/espontánea) de la subsp. *maxima* (domesticada) (Tabla 5), asimismo los ejemplares de la F1 se agruparon de acuerdo al parental pistilado, lo cual es coherente considerando que no se trata de pedúnculos híbridos, aunque parte del grupo de la primera generación representado por los cruces domesticado x silvestre (DxS), posee en parte una posición intermedia entre ambos parentales. En este sentido, los ejemplares F2 que sí son híbridos, se

distribuyeron mayormente en un rango intermedio entre ambas subespecies con algunos casos de solapamiento. Los restos arqueológicos coincidieron con los F2, en parte con F1 (DxS) y con las formas domesticadas, la coincidencia con ejemplares de *andreaana* es mínima. Estos resultados son compatibles con los alcanzados previamente (Lema, 2009a). A su vez, el diámetro del pedúnculo no permite diferenciar entre accesiones de *andreaana* (130, 140 y 160) silvestres y espontáneas.

El análisis de los pericarpios (Fig. 2) no mostró agrupamientos marcados y distintivos para ambas subespecies (Tabla 6), sin embargo hay un área de valores intermedios cuyo rango no es ocupado ni por ejemplares de *andreaana* ni de *maxima* y sí por ejemplares (tanto cruces de F1 consigo mismo, como retrocruzas con parentales *andreaana* o *maxima* que involucraron todos los genotipos salvo el 56) del grupo experimental F2, que sigue presentando valores intermedios. Los pericarpios arqueológicos poseen una clara distribución a lo largo de todo el gradiente de medidas, lo cual reafirma la propuesta de la utilización y el manejo de una gran variedad de formas de frutos (Lema, 2009a), cabe aclarar que sólo ejemplares de las

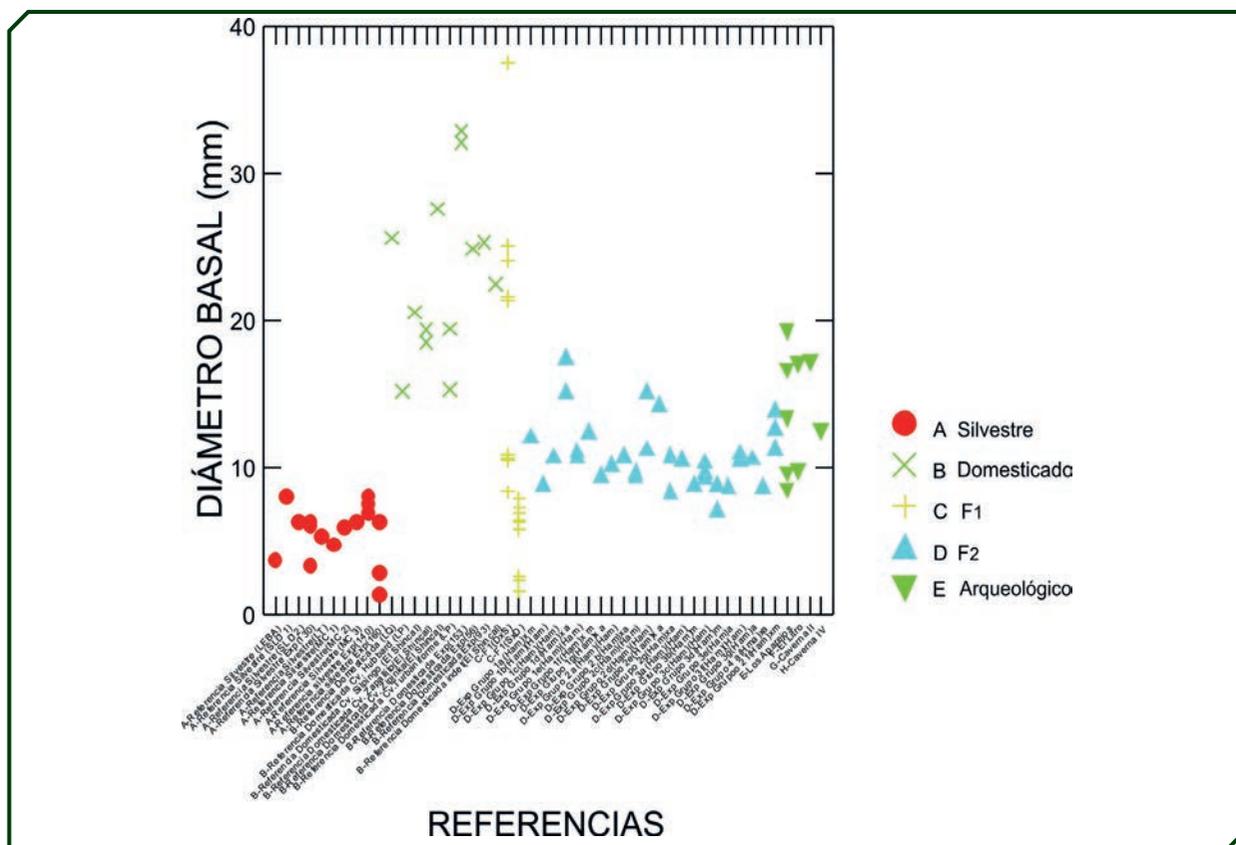


Figura 1. Gráfico de dispersión del espesor de pericarpio en ejemplares de referencia y arqueológicos (ver referencia de los nombres del eje X en las tablas 1 a 4). Software estadístico: R 3.3.0. 2016. (R-Development Core Team).

Tabla 5. Test de Tukey's

TUKEY'S HONESTLY-SIGNIFICANT-DIFFERENCE TEST		F=19.71	DF(4)
REFERENCIA	REFERENCIA	DIFERENCIA	P-VALUE
Silvestre	Domesticada	-17.457	0.000
Silvestre	F1	-7.188	0.002
Silvestre	F2	-5.349	0.013
Silvestre	Arqueológica	-8.187	0.004
Domesticada	F1	10.269	0.000
Domesticada	F2	12.108	0.000
Domesticada	Arqueológica	9.270	0.001
F1	F2	1.839	0.759
F1	Arqueológica	-0.999	0.991
F2	Arqueológica	-2.838	0.630

cuevas Los Aparejos y El Litro se encuentran en el rango de medidas exclusivo de algunos ejemplares de F2. En este caso las formas silvestres y espontáneas de la subsp. *andreaana* tampoco se agruparon siguiendo esta diferencia.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La utilización de la morfometría macroscópica y la reproducción controlada de material vegetal resultaron herramientas adecuadas para corroborar que aquellos restos arqueobotánicos que presentaban caracteres intermedios son ejemplares híbridos. Esto fue sobretodo posible en el caso de pedúnculos, donde los agrupamientos fueron más discretos, permitiendo corroborar la presencia de formas domesticadas junto a las híbridas; la presencia de estas dos formas ya se había sugerido a partir del análisis biométrico macroscópico de tamaño y forma de semillas de esta localidad arqueológica (Martínez *et al.*, 2015). El pericarpio no guarda un gran valor diagnóstico ni a nivel taxonómico en sus caracteres morfológicos cualitativos, ni en la identificación de formas de manejo en sus caracteres cuantitativos, el estudio de su anatomía sin embargo, es la que permitió la confirmación en los restos de Pampa Grande de la presencia de la subsp. *andreaana* sugerida como posibilidad originalmente por Whitaker para esta localidad (Lema, 2009a, 2011).

Los resultados de los análisis aquí presentados junto a otros realizados por el equipo de trabajo nos llevan a interpretar, entre los restos de la localidad arqueológica de Pampa Grande, la presencia de formas domesticadas y silvestres/espontáneas de *C. maxima* coexistiendo con

formas híbridas resultantes de procesos de introgresión e hibridación entre ambas subespecies. Esto tiene correlatos actuales con procesos de selección conscientes y dirigidos que permiten el flujo génico entre formas malezoides, silvestres y domesticadas, como también con procesos no controlados por los campesinos locales, quienes pueden tener dificultades en distinguir entre distintos taxa si algunos frutos son F1 o parte de una progenie derivada de un cruce entre un cultivar local y una forma malezoide (Montes-Hernández y Eguiarte, 2002). Sea de uno u otro modo, el flujo génico es un mecanismo evolutivo de relevancia que genera micro procesos evolutivos con consecuencias a largo plazo, sea en la generación de nuevas formas (especies domesticadas, cultivares, malezas), o en la extinción de otras como, por ejemplo, antecesores silvestres (Ellstrand *et al.*, 1999; Wilson *et al.*, 1994) en el caso de que los F1 sean fértiles lo cual ha sido constatado para el complejo *C. maxima* subsp. *andreaana* - subsp. *maxima*. El carácter malezoide de las formas híbridas, si bien probable, no ha sido aún estudiado con detalle por lo cual no estamos en condiciones de confirmarlo. Ante panoramas como estos, donde el flujo génico está presente en varias especies y subespecies de *Cucurbita*, el aislamiento reproductivo se torna un mecanismo esencial en la fijación de caracteres de domesticación (Kistler *et al.*, 2015). En el caso de *C. maxima* es probable que dicho aislamiento haya sido geográfico -permitiendo luego el cruzamiento y la obtención de híbridos fértiles cuando ambas subespecies son simpátricas- y que el origen de la subespecie domesticada deba buscarse en sitios u áreas mucho más tempranos que los aquí tratados, o bien, en otras regiones.

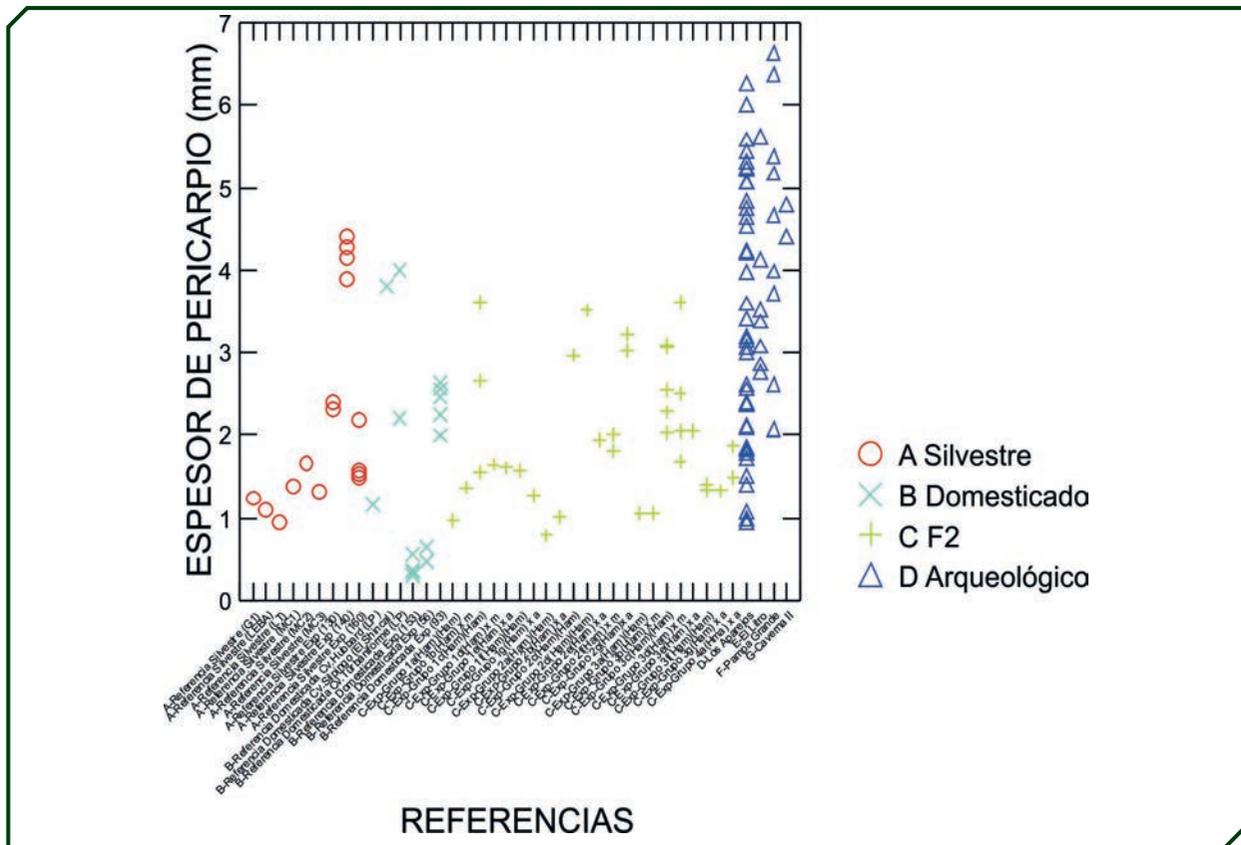


Figura 2. Gráfico de dispersión del espesor de pericarpio en ejemplares de referencia y arqueológicos (ver referencia de los nombres del eje X en las tablas 1 a 4). Software estadístico: R 3.3.0. 2016. (R-Development Core Team).

La alta diversidad de formas que sugieren los restos arqueológicos de la subespecie domesticada nos hace pensar que el cruzamiento e intercambio génico dentro de los complejos silvestre-cultivado-domesticado fue

una estrategia para generar diversidad tanto en la línea de selección de frutos usados como recipientes como de aquellos usados sólo para consumo. Esto nos lleva, a su vez, a proponer que las formas híbridas no estarían siendo

Tabla 5. Test de Tukey's

TUKEY'S HONESTLY-SIGNIFICANT-DIFFERENCE TEST F=19.71 DF(4)			
REFERENCIA	REFERENCIA	DIFERENCIA	P-VALUE
Silvestre	Domesticada	-17.457	0.000
Silvestre	F1	-7.188	0.002
Silvestre	F2	-5.349	0.013
Silvestre	Arqueológica	-8.187	0.004
Domesticada	F1	10.269	0.000
Domesticada	F2	12.108	0.000
Domesticada	Arqueológica	9.270	0.001
F1	F2	1.839	0.759
F1	Arqueológica	-0.999	0.991
F2	Arqueológica	-2.838	0.630

Tabla 5. Test de Tukey's

TUKEY'S HONESTLY-SIGNIFICANT-DIFFERENCE TEST		F=19.153 DF (3)	
REFERENCIA	REFERENCIA	DIFERENCIA	P-VALUE
Silvestre	Domesticada	1.075	0.131
Silvestre	F2	0.402	0.757
Silvestre	Arqueológicas	-1.312	0.002
Domesticada	F2	-0.673	0.438
Domesticada	Arqueológicas	-2.387	0.000
F2	Arqueológicas	-1.714	0.000

objeto de prácticas de erradicación sino de cultivo (en su acepción más general que refiere a cuidado), o a una combinación de ambas, y que el flujo génico habría sido deseado y controlado con miras a aumentar la heterogeneidad de los zapallos y las opciones que esa diversidad ofrecía para los cultivadores de hace dos mil años.

LITERATURA CITADA

- Ashworth, L. 1997. *Estudios sobre la biología reproductiva del zapallo amargo (Cucurbita andreana, Cucurbitaceae)*. Tesina de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas, Física y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Ashworth, L. y L. Galetto. 2001. Pollinators and reproductive success of the wild cucurbit *Cucurbita maxima* ssp. *andreana*. *Plant Biology* 3: 398-404.
- Beebe, S., Ch.O. Toro, A. González, M. Chacón, y D. Debouck. 1997. Wild-weedy-crop complexes of common bean (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae) in the Andes of Peru and Colombia, and their implications for conservation and breeding. *Genetic Resources and Crop Evolution* 44: 73-91.
- Bozarth, S. R. 1987. Diagnostic opal phytoliths from rinds of selected *Cucurbita* species *American Antiquity* 52 (3): 607- 615.
- Burkart, A. 1974. *Flora ilustrada de la provincia de Entre Ríos*. Colección Ci. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- Bruno, M. 2006. Morphological approach to documenting the domestication of *Chenopodium* in the Andes. En: Zeder M, E. Emshwiller, D. Bradley, B. Smith (eds.). *Documenting domestication: new genetic and archaeological paradigms*. University of California Press, Berkeley.
- Butler, A. 2002. Investigations of pod characters in the Viciae. *Vegetation History and Archaeobotany* 11: 127-132.
- Casas, A. 2001. Silvicultura y domesticación de plantas en Mesoamérica En: Aguilar, B; S. Domínguez, J. Caballero Nieto y M. A. Martínez Alfaro (eds.). *Plantas, cultura y sociedad. Estudio sobre la relación entre seres humanos y plantas en los albores del siglo XXI*. Universidad Autónoma Metropolitana- Unidad Iztapalapa y SEMARNAT. México.
- Clement, C., W. Denevan, M. J. Heckenberger, A. Braga Junqueira, E.G. Neves., W.G. Teixeira y W.I. Woods. 2015. The domestication of Amazonia before European conquest. *Proceeding Royal Society Biological Science* 282: 32-40. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb>.
- Cowan, C. 1997. Evolutionary changes associated with the domestication of *Cucurbita pepo* En: K. Gremillion (ed.) *People, plants and landscapes. Studies in Paleoethnobotany*. University of Alabama Press.
- Cowan, C.W. y B.D. Smith. 1993. New perspectives on a wild gourd in Eastern North America *Journal of Ethnobiology* 13 (1): 17-54.
- Cutler, H. y T. Whitaker. 1961. History and distribution of the cultivated cucurbits in the Americas. *American Antiquity* 26 (4): 469-485.
- De Wet, J. y J. Harlan. 1975. Weeds and domesticates: evolution in the man-made habitat. *Economic Botany* 29: 99-107.
- Decker Walters, D.S. y T.W. Walters. 2000. Squash. En: Kiple, K.F. y K.C. Ornelas (Eds.) *The Cambridge World History of food* Vol.1 Cambridge University Press.
- Ellstrand, N., H. Prentice y J. Hancock. 1999. Gene Flow and Introgression from Domesticated Plants into Their Wild Relatives. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 539-563.
- Essau, K. 1976. *Anatomía Vegetal*. Ed. Omega, Barcelona.
- Ford, R. 1979. Paleoethnobotany in American Archaeology. En M. Schiffer (ed.). *Advances in archaeological method and theory*. v. 2. Nueva York, Academic Press.

- Ford, R. 1985a. The processes of plant food production in prehistoric North America. *Anthropological Papers of the Museum of Anthropology* 75: 1-18.
- Ford, R. 1985b. Patterns of prehistoric food production in North America. *Anthropological Papers of the Museum of Anthropology* 75: 341-364.
- Fuller, D. 2007. Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: recent archaeobotanical insights from the Old World. *Annals of Botany* 100: 903-924.
- Fuller, D. y A. Weisskopf. 2009. The Early Rice Project: From Domestication to Global Warming. *Archaeology International* 13/14: 44-51.
- Gepts, P. 2005. Population Structure and Evolutionary Dynamics of Wild-Weedy-Domesticated Complexes of Common Bean in a Mesoamerican Region. *Crop Science* 45: 1073-1083.
- González, A. R. 1972. Descubrimientos arqueológicos en las Serranías de Las Pirguas, Pcia. de Salta. *Revista de la Universidad Nacional de La Plata* 24: 388-392.
- Gremillion, K. 1993. The evolution of seed morphology in domesticated *Chenopodium*: an archaeological case study. *Journal of Ethnobiology* 13(21): 149-169.
- Gros-Balthazard, M., C. Newton, S. Ivorra, M. Pierre, J. Pintaud y J. Terral. 2016. The domestication syndrome in *Phoenix dactylifera* seeds: Toward the identification of wild date Palm populations. *PLoS ONE* 11(3): e0152394. doi:10.1371/journal.pone.0152394.
- Harlan, J. 1992. *Crops and man*. Second Edition. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin.
- Hillman, G. and M.S. Davies. 1990. Measured domestication rates in wild wheats and barley under primitive cultivation, and their archaeological implications. *Journal of World Prehistory* 4(2): 157-222.
- Jones, M. 2009. Dormancy and the plough: Weed seed biology as an indicator of agrarian change in the first millenium AD. En: Fairbairn A. y E. Weiss (eds.). *From Forages to Farmers. Papers in Honour of Gordon Hillman*. Oxbow Books, Oxford.
- Kistler, L., L. Newsom, T. Ryan, A. Clarke, B. Smith y G. Perry. 2015. Gourds and squashes (*Cucurbita* spp.) adapted to megafaunal extinction and ecological anachronism through domestication. *Proceeding of the National Academy of Science* 112(49). 15107-15112, www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1516109112.
- Larroux, G. 2008. *Relación entre las dimensiones de semilla y fruto y las subespecies y grupos de cultivares de Cucurbita maxima Duch.* Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Rosario, Zavalla, Argentina.
- Lema, V. 2009a. *Domesticación Vegetal y grado de dependencia ser humano-planta en el desarrollo Cultural Prehispánico del Noroeste Argentino*. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Lema, V. 2009b. Criterios de selección en los procesos de manipulación vegetal: el potencial de la información etnobotánica en la interpretación de restos arqueobotánicos de *Cucurbita* sp. *Darwiniana* 47(1): 35-55.
- Lema, V. 2010. Procesos de domesticación vegetal en el pasado prehispánico del Noroeste argentino: estudio de las prácticas más allá de los orígenes. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 32: 121-142.
- Lema, V. 2011. The possible influence of post-harvest objectives on *Cucurbita maxima* ssp. *maxima* and ssp. *andrea* evolution under cultivation at the Argentinean Northwest: an archaeological example. *Journal of Anthropological and Archaeological Sciences* 3(1): 113-139.
- Lema, V. 2015. Non domestication cultivation in the Andes: plant management and nurturing in the Argentinean Northwest. *Vegetation History and Archaeobotany* 24: 143-150.
- Lema, V., A. Capparelli, y M.L. Pochettino. 2008. Taxonomic identification of *Cucurbita* species through seed coat micromorphology: implications for dry and carbonized archaeobotanical remains. *Vegetation History and Archaeobotany*. 17 (Supl. 1): 277-286.
- Lira-Saade, R. 1995. *Estudios taxonómicos y ecogeográficos de las Cucurbitaceas latinoamericanas de importancia económica*. International Plant Genetic Resources Institute - Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Roma, Italia.
- Loy, B. 2012. Breeding Squash and Pumpkin. En: Yi-Hong, Wang., T. K. Behera y C. Kole (eds.). *Genetics, Genomics and Breeding of Cucurbits*. CRC Press. Boca Raton, Florida.
- Martínez, A. 2014. La dormición como carácter diagnóstico en el proceso de domesticación: el caso de *Cucurbita maxima*. En: Castro Esnal A; M. Funes, M. Grosso, N. Kurperszmit, A. Murgó y G. Romero (Eds.). *Entre Pasados y Presente IV Estudios contemporáneos en Ciencias Antropológicas*. AINA, Buenos Aires.
- Martínez, A., S. Pérez, V. Lema y F. López Anido. 2015. Modificación de caracteres ligados a la domesticación

- en *Cucurbita maxima*. Utilización de la morfometría como herramienta para su identificación. *Acta Botánica Malacitana* 40: 95-106.
- Millán, R. 1945. Variaciones del zapallito amargo *Cucurbita andreana* y el origen de *Cucurbita maxima*. *Revista Argentina de Agronomía* 12: 86-93.
- Millán, R. 1968. Observaciones sobre cinco Cucurbitáceas cultivadas o indígenas en la Argentina *Darwiniana* 14: 664-660.
- Montes- Hernández, S. y L. Eguiarte. 2002. Genetic structure and indirect estimates of gene flow in three taxa of *Cucurbita* (Cucurbitaceae) in Western Mexico. *American Journal of Botany* 89 (7): 1156-1163.
- Nee, M. 1990. The domestication of *Cucurbita* (Cucurbitaceae). *Economic Botany* 44(3): 56-68.
- Pickersgill, B. 2007. Domestication of plants in the Americas: insights from Mendelian and molecular genetics. *Annals of Botany* 100: 925-940.
- Piperno, D. R. 2009. Identifying crop plants with phytoliths (and starch grains) in Central and South America: a review and an update of the evidence. *Quaternary International* 193 (1-2): 146-159. doi: 10.1016/j.quaint.2007.11.011.
- Piperno, D., I. Holst, L. Wessel-Beaver y T. Andres. 2002. Evidence for the control of phytolith formation in *Cucurbita* fruits by the hard rind (Hr) genetic locus: archaeological and ecological implications. *Proceeding of the National Academy of Science* 99: 10923-10928.
- R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <http://www.R-project.org/>.
- Sanjurjo, O., D. Piperno, T. Andres y L. Wessel-Beaver. 2002. Phylogenetic relationships among domesticated and wild species of *Cucurbita* (Cucurbitaceae) inferred from a mitochondrial gene: Implications for crop plant evolution and areas of origin. *Proceeding of the National Academy of Science* .USA. 99 (1): 535-540.
- Schaefer, H y S.S. Renner. 2011. Cucurbitaceae. En: K. Kubitzki(ed). *Families and Genera of Vascular Plants* vol. 10. Springer Verlag, Berlin.
- Smith, B. 1985. The role of *Chenopodium* as a domesticate in pre-maize garden systems of the eastern United States. *Southeastern Archaeology* 41(1): 51-72.
- Smith, B. 1997. The initial domestication of *Cucurbita pepo* in the Americas 10.000 years ago. *Science* 276: 865-996.
- Smith, B. 2000. Guila Naquitz .Revisited. Agricultural origins in Oaxaca, México. En: Feinman, G. y L. Manzanilla (Eds.). *Cultural evolution: contemporary viewpoints* Cap. 2. Kluwer Academic/Plenum Publishers New York.
- Smith, B. 2006a. Documenting domestication in plants in the archaeological record. En: Zeder M, E. Emshwiller, D. Bradley y B. Smith (eds.) *Documenting domestication: new genetic and archaeological paradigms*. University of California Press, Berkeley.
- Smith, B. 2006b. Seed size increase as a marker of plant domestication. En: Zeder M, E. Emshwiller, D. Bradley y B. Smith (eds.) *Documenting domestication: new genetic and archaeological paradigms*. University of California Press, Berkeley.
- Whitaker, T. 1983. Cucurbits in Andean prehistory. *American Antiquity* 48(3): 576-585.
- Whitaker, T. W. Manuscrito sin fecha. *Cucurbitaceae Pampa Grande*.
- Whitaker, T.W. y W.P. Bemis. 1964. Evolution in the genus *Cucurbita*. *Evolution* 18(4): 553-559.
- Wilson, H., R. Lira-Saade y I. Rodríguez. 1994. Cop/weed gene flow: *Cucurbita argyrosperma* Hubert and *C. fraterna* L. H. Bailey (Cucurbitaceae). *Economic Botany* 8(3): 293-300.
- Zizumbo-Villarreal, D., M. Colunga- García, E. Payró de la Cruz, P. Delgado-Valerio y P. Gepts. 2005. Population Structure and Evolutionary Dynamics of Wild-Weedy Domesticated Complexes of Common Bean in a Mesoamerican Region. *Crop Science* 45: 1073-1083.