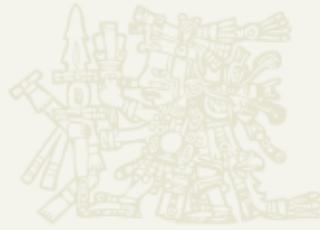


ORIGEN y DIVERSIFICACIÓN del MAÍZ

UNA REVISIÓN ANALÍTICA



Takeo Ángel Kato Yamakake
Cristina Mapes Sánchez
Luz María Mera Ovando
José Antonio Serratos Hernández
Robert Arthur Bye Boettler



ORIGEN y DIVERSIFICACIÓN del MAÍZ

UNA REVISIÓN ANALÍTICA

Takeo Ángel Kato Yamakake

Genética, Colegio de Postgraduados.

Cristina Mapes Sánchez

Jardín Botánico. Instituto de Biología, UNAM.

Luz María Mera Ovando

Jardín Botánico. Instituto de Biología, UNAM.

José Antonio Serratos Hernández

Universidad Autónoma de la Ciudad de México.

Robert Arthur Bye Boettler

Jardín Botánico. Instituto de Biología, UNAM.





COMISIÓN NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD

Felipe Calderón Hinojosa
Presidente

Juan Rafael Elvira Quesada
Secretario de Medio Ambiente
y Recursos Naturales
Secretario Técnico

Francisco Javier Mayorga Castañeda
Secretario de Agricultura, Ganadería,
Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación

Ernesto Cordero Arroyo
Secretario de Desarrollo Social

Eduardo Sojo Garza Aldape
Secretario de Economía

Alonso Lujambio Irazábal
Secretario de Educación Pública

Georgina Kessel Martínez
Secretaria de Energía

Agustín Guillermo Carstens Carstens
Secretario de Hacienda y Crédito Público

Patricia Espinosa Cantellano
Secretaria de Relaciones Exteriores

José Ángel Córdoba Villalobos
Secretario de Salud

Rodolfo Elizondo Torres
Secretario de Turismo



**COORDINACIÓN
NACIONAL DE LA
CONABIO**

José Sarukhán Kermez
Coordinador Nacional

Ana Luisa Guzmán y López Figueroa
Secretaria Ejecutiva

Patricia Koleff Osorio
Directora Técnica de Análisis
y Prioridades

Raúl Jiménez Rosenberg
Director General de Bioinformática

María del Carmen Vázquez Rojas
Directora Técnica de Evaluación
de Proyectos

Hesiquio Benítez Díaz
Director de Enlace
y Asuntos Internacionales

Pedro Carlos Álvarez-Icaza Longoria
Director General del Corredor
Biológico Mesoamericano-México

Carlos Galindo Leal
Director de Comunicación Científica

Antonio Guillermo Robles Licea
Coordinador Administrativo

**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

Dr. José Narro Robles
Rector

Dr. Carlos Arámburo de la Hoz
Coordinador de la Investigación
Científica

Dra. Tila María Pérez Ortíz
Directora

Dr. Fernando A. Cervantes Reza
Secretario Académico

Biól. Noemí Castañeda
Secretaria Técnica

Dr. Javier Caballero Nieto
Jefe del Jardín Botánico



El Gobierno Federal apoyó el proyecto “El origen y diversificación del maíz en México”, una investigación bibliográfica analítica que incluyó literatura sobre el tema publicada entre 1859 y 2009, así como la impresión de la presente obra que contiene sus resultados. Las conclusiones vertidas en esta publicación representan únicamente la opinión de los autores y son de su exclusiva responsabilidad.

Primera Edición, 2009

ISBN: 978-607-02-0684-9

D.R. © 2009, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO.
Ciudad Universitaria, Coyoacán 04510, México, D.F.
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
www.unam.mx / www.ibiologia.unam.mx

Derechos reservados de la primera edición, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).

Forma de citar:

KATO, T.A., C. MAPES, L.M. MERA, J.A. SERRATOS, R.A. BYE. 2009.

Origen y diversificación del maíz: una revisión analítica. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 116 pp. México, D.F.

Revisión editorial: Carlos Galindo Leal

Revisión de estilo: Jacinta Ramírez, Cecilio Mota Cruz

Diseño, formación y portada: Bernardo Terroba e Hilda Rosado

Reprografía de mapas, gráficas y glifos: Bernardo Terroba

Impresión: Editorial Impresora Apolo, S.A. de C.V.

Prohibida la reproducción total o parcial de este libro por cualquier medio sin la autorización escrita del titular de los derechos patrimoniales.

IMPRESO Y HECHO EN MÉXICO

PRESENTACIÓN



La observación y el estudio de las especies bajo domesticación, fue uno de los elementos inspiradores importantes, entre otros, que condujeron al gran naturalista inglés Charles Darwin a postular lo que muchos consideramos como la idea más revolucionaria en las ciencias naturales y el cimiento de la biología moderna: la teoría de la evolución por medio de la selección natural.

La selección bajo domesticación es una modalidad que mimetiza el proceso de selección natural, pero conducido por y para los fines de interés humano. Así se han creado todas las especies animales y vegetales domesticadas y cultivadas de las que dependemos para nuestra alimentación. En relación a esto, uno de los más brillantes agrónomos e investigadores de este país, Efraín Hernández Xolocotzi, mencionaba que en el proceso de generación de los cultivos, los factores más importantes que generan y mantienen su diversidad son el ambiente y la mujer.

El maíz es un ejemplo excepcional de la interacción de la humanidad con los recursos naturales disponibles a ella. Ha sido un proceso iniciado hace seguramente más de seis mil años, y operado sobre sus ancestros silvestres, centralmente el teocintle. El producto de ese proceso es una prodigiosa diversidad de formas, texturas, colores, com-

portamientos y adaptaciones geográficas de las variedades de maíz, diversidad con la que muy pocas otras especies cultivadas se le comparan.

En México, el maíz por su diversidad en formas y usos, tiene un significado e importancia histórica y presente tal, sobre todo en el medio rural, que se ha calificado a los mexicanos como “gente de maíz”. Sin embargo, además de esta enorme diversidad, el maíz ha resultado ser, por sus especiales rutas metabólicas, una verdadera fábrica de productos industriales, por lo que sobre todo en países considerados desarrollados adquiere otro sentido, más utilitario. La amplitud de los productos derivados del maíz es tal, que en países, como los Estados Unidos, la población utiliza en su dieta, en la salud y usos industriales, un nivel mucho más alto de productos derivados del maíz que lo que ocurre en México. El maíz está, de una u otra forma, presente en la vida diaria de cientos o miles de millones de personas en el mundo. Por ello, Walton C. Galinat, un agrónomo y etnobotánico de la Universidad de Harvard, estudioso del maíz por más de medio siglo, se refirió a éste como “el grano de la humanidad”.

México y la región mesoamericana son el centro de origen del maíz y de su diversificación en las más de 50 razas nativas reconocidas en nuestro territorio. Dónde precisamente, cuándo y cómo se



originó el maíz en México son preguntas que no se pueden contestar con precisión. Lo que parece ser claro es que el proceso ocurrió simultáneamente en diversas regiones y se extendió prácticamente a todo el territorio nacional, habitado por las centenas de grupos indígenas que han constituido las raíces históricas de lo que nuestro país es ahora. Estas preguntas, precisamente, se abordan en este libro, y se recopilan y discuten para ello los diferentes argumentos y evidencias científicas de los individuos más calificados sobre la materia, que nos permiten atisbar en esta temática.

A pesar de lo mucho que se ha estudiado el tema del maíz en México, no contábamos con un esfuerzo de esta envergadura, en el que un grupo multidisciplinario de especialistas emprendiese la tarea de compilar toda la información existente sobre el origen y la diversificación del maíz en México, la evaluase y finalmente produjera un documento como el presente.

Para la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) es una satisfacción haber auspiciado este trabajo y su publicación en el marco del proyecto denominado “Recopilación, generación, actualización y análisis de información acerca de la diversidad genética de maíces y sus parientes silvestres”, financiado conjuntamente por la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA), la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) y la Comisión Intersecretarial de Bioseguridad de los Organismos Genéticamente Modificados (CIBIOGEM), y coordinado conjuntamente con el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) y el Instituto Nacional de Ecología (INE).

El estudio queda a la disposición tanto de los especialistas como del público general interesado en el tema, con el propósito de reconocer y revalorar la importancia de este recurso alimenticio que hoy por hoy es el más importante del mundo. La información contenida en este documento debe considerarse como un serio aporte de elementos científicos a las autoridades a las

que compete discernir la apertura a la experimentación estrictamente regulada de maíces genéticamente modificados o transgénicos; experimentación que es importante realizar. El estudio sugiere que la mayor parte de nuestro país es centro de diversificación de razas nativas de maíz y de sus parientes silvestres. Tenemos, también, que deducir de este estudio que es importante conservar no sólo estos materiales, sino especialmente los procesos de producción que desde tiempos ancestrales han generado, mantenido y diversificado estas razas nativas; que debemos fortalecer la investigación en el tema y fomentar la utilización de esta riqueza genética, tarea que se ha descuidado en el país. También es relevante mencionar la recomendación de los autores de revisar las definiciones de algunos elementos de la Ley de Bioseguridad de los Organismos Genéticamente Modificados (LBOGM) para mejorarlas con base en la evidencia científica, de manera que se contribuya a cumplir el objetivo de proteger la diversidad de maíz en México.

Deseamos que este documento sirva para que las decisiones que correspondan a nuestras autoridades se emitan con juicio basado en la evidencia científica con la que contamos y de acuerdo a la importancia del patrimonio nacional y mundial que representa la riqueza genética que se ha generado a lo largo de milenios y aún se mantiene en este país, para beneficio de México y del mundo.

Dr. José Sarukhán Kermez



ÍNDICE



RESUMEN EJECUTIVO	9
EXECUTIVE SUMMARY	11
AGRADECIMIENTOS	13
PREFACIO	14
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN	17
CAPÍTULO II. EL MAÍZ. ASPECTOS BIOLÓGICOS	19
<i>Clasificación taxonómica del género Zea y parientes silvestres</i>	19
<i>Descripción botánica del maíz y sus parientes silvestres</i>	21
<i>Condiciones para el cultivo del maíz</i>	22
<i>Sistemas agrícolas tradicionales con maíz</i>	22
<i>La milpa</i>	23
<i>Prácticas agrícolas del cultivo del maíz</i>	25
<i>Transformaciones técnicas en los sistemas de cultivo de maíz en México</i>	28
CAPÍTULO III. ASPECTOS SOCIOECONÓMICOS Y CULTURALES	33
<i>Marco económico</i>	33
<i>Usos</i>	34
<i>Usos no alimenticios del maíz</i>	35
<i>Evidencias de la presencia del maíz en México</i>	36
<i>Evidencias históricas: Representaciones del maíz en la época prehispánica</i>	37
<i>Representación en mitos y códices</i>	37
<i>Transformaciones culturales de la época colonial</i>	39
<i>Ritos y simbolismos del maíz entre grupos indígenas actuales</i>	39
<i>Evidencias arqueológicas</i>	40



CAPÍTULO IV. TEORÍAS SOBRE EL ORIGEN DEL MAÍZ	43
<i>Teoría tripartita</i>	44
<i>El teocintle: ancestro del maíz</i>	50
<i>Teoría Tripsacum-diploperennis</i>	52
<i>Teoría de la transmutación sexual catastrófica</i>	53
<i>Teoría multicéntrica del origen del maíz</i>	54
<i>Teoría unicéntrica del origen del maíz</i>	58
<i>Análisis de fitolitos y granos de almidón</i>	65
<i>El origen multicéntrico del maíz y su diversificación en México</i>	66
CAPÍTULO V. DIVERSIFICACIÓN Y DISTRIBUCIÓN RECIENTE DEL MAÍZ EN MÉXICO	69
<i>Distribución del maíz y su pariente silvestre</i>	76
CAPÍTULO VI. MANEJO DE LA DIVERSIDAD	83
<i>La diversidad cultural</i>	83
CAPÍTULO VII. LA LEY DE BIOSEGURIDAD Y LOS CENTROS DE ORIGEN Y DIVERSIFICACIÓN	87
<i>Los artículos de la LBOGM y el origen y diversificación del maíz</i>	88
CAPÍTULO VIII. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	97
LITERATURA CITADA	100



Códice Florentino – Acervo histórico de la biblioteca IBUNAM.



RESUMEN EJECUTIVO



Introducción

1. El maíz es una especie central en la alimentación, sociedad, cultura y economía de México. Su origen, domesticación y diversificación han ocurrido en nuestro país.
2. El objetivo del presente trabajo es sintetizar la información actual sobre los centros de origen, domesticación y diversificación del maíz.

Resultados

3. Los centros de origen y diversidad del maíz están localizados en México; la magnitud de esta área geográfica implica que la dimensión de dichos centros es amplia e involucra la relación indisoluble del maíz con los grupos humanos prehistóricos y las culturas, que basaron su desarrollo en el cultivo de este cereal y que han permanecido hasta el presente en las poblaciones rurales e indígenas de nuestro país.
4. El consenso más ampliamente aceptado en la comunidad científica es que el ancestro del maíz es el teocinte, del cual en México se conoce un alto porcentaje de su distribución actual pero no hay información de su distribución en el pasado.
5. Falta por dilucidar con mayor precisión dónde y cómo se originó y domesticó el maíz para lo cual se debe continuar la investigación, en particular, de las teorías unicéntrica y multicéntrica con objeto de lograr una explicación completa de los procesos de creación y diversificación de este cereal.
6. Las aproximadamente 60 razas catalogadas en México están distribuidas a lo largo del país.
7. Es necesario continuar con la actualización de las colectas de maíz y parientes silvestres que ha venido desarrollando la CONABIO en todo el país; asimismo, se deben actualizar las colectas que han servido como base para la mayoría de los estudios de taxonomía, sistemática y de distribución de maíz y sus parientes silvestres en México.
8. Con base en la información analizada, los autores de este documento concluyen que las definiciones y los artículos relacionados con los centros de origen y diversidad, y de manera particular el régimen de protección especial del maíz, en la actual Ley de Bioseguridad de Organismos Genéticamente Modificados deberán ser reformados sustancialmente porque no se



ajustan a las evidencias científicas desarrolladas a lo largo de más de cien años de investigación, y no cumplen con el propósito de proteger y resguardar el germoplasma nativo del maíz y sus parientes silvestres en México.

9. Esta información científica permitirá un análisis más riguroso de la Ley de Bioseguridad en cuanto a las definiciones de centro de origen y diversidad contenidas en la misma, así como los artículos 86 y 87 que están directamente involucrados con estas definiciones.

Recomendaciones

10. Se recomienda reinstalar y mantener la moratoria a la introducción de maíz transgénico en el territorio mexicano hasta: 1) definir con precisión los centros de origen y diversidad; 2) contar con la infraestructura necesaria para el control del maíz transgénico; 3) determinar el grado de contaminación de transgenes en las razas de maíz en todo el país; 4) llevar a cabo la investigación pertinente al impacto del maíz transgénico en México y; 5) desarrollar programas nacionales de protección, conservación y mejoramiento de las razas de maíz.
11. La Ley de Bioseguridad de Organismos Genéticamente Modificados debe ser modificada. Los conceptos de centro de origen, centro de diversidad y los artículos relacionados con ellos deben ser modificados sustancialmente porque no se ajustan a las evidencias científicas. Adicionalmente, el artículo 2 fracción XI sobre el régimen de protección especial del maíz debe ser revisado, porque está relacionado íntimamente con los artículos y definiciones de centro de origen y centro de diversidad.
12. Se debe fomentar el mejoramiento del maíz nativo mexicano. Los centros de investigación han generado resultados que muestran la riqueza del germoplasma así como la enorme cantidad de

usos específicos que tienen las razas de maíz. Sin embargo, el apoyo gubernamental brindado ha sido muy escaso.

13. Para proteger la diversidad genética del maíz, se debe proteger a los más de dos millones de agricultores en pequeña escala o marginados que existen en el país. Ellos son los guardianes del germoplasma nativo de maíz, ya que conservan, mantienen e incluso modifican la diversidad genética presente en sus territorios mediante el intercambio, flujo genético y experimentación de nuevas semillas. Se les debe atender con subsidios, asesoría técnica y programas de desarrollo rural.
14. Es necesario continuar los trabajos de recolección, sistematización, caracterización y evaluación de la diversidad de los maíces nativos, la conservación *in situ* y *ex situ* como acciones complementarias y el desarrollo de nuevos materiales locales.
15. Se recomienda que la información de este documento y otros ya concluidos (OCDE, 2003; CEC, 2004), sea consultada por las instancias responsables para definir políticas públicas acerca de la conservación de los recursos genéticos.
16. Las instancias gubernamentales competentes deben hacer públicos los materiales que brinden información científica del tema, con la finalidad de que el público tenga una opinión más equilibrada sobre la problemática y tenga elementos que le permitan participar en la toma de decisiones.
17. El maíz, especie modelo del centro de origen, domesticación y diversificación de México, debe ser ejemplo para la protección de las demás especies de las que México es centro de origen.

EXECUTIVE SUMMARY



Introduction

1. Maize is a major crop in the nutrition, society, culture and economy of Mexico. Its origin, domestication and diversification all took place in our country.
2. The aim of the present publication is to summarize current information regarding the centres of origin, domestication, and diversification of maize.

Results

3. The centres of origin and diversity of maize are to be found in Mexico, the geographical size of which means that the range of these centres is wide and includes the vital link between maize and the prehistoric human groups and cultures whose development was based on the cultivation of maize, and who were ancestors of today's rural and indigenous.
4. The most widely accepted consensus in the scientific community is that the ancestor of maize is teocintle. The majority of the present distribution of teocintle in Mexico has been recorded, but of its past distribution there is no information.
5. Exactly where and how maize originated and was domesticated remains to be clarified and therefore the study must be continued. In particular, unicentral and multicentral theories must be explored in order to achieve a full understanding of the creation and diversification of maize.
6. Approximately 60 races are catalogued in Mexico which are distributed through out the country.
7. It is necessary to continue updating the collection of maize and its wild relatives that CONABIO has been developing throughout the country; likewise to update the collections that have formed the basis for most studies of taxonomy, systematics and distribution of maize and its wild relatives in Mexico.
8. Based on the information analyzed, the authors of this publication conclude that the definitions and articles related to the centres of origin and diversity of maize, and particularly the special protection regime in the current Law on Biosafety of Genetically Modified Organisms, requires substantial reform as it does not conform to the scientific evidence developed over more than one hundred years of research. As such, these definitions and articles do not serve



the purpose of protection and preservation of the native germplasm of maize and its wild relatives in Mexico.

9. Scientific information will allow a more rigorous analysis of the Biosafety Law in relation to the definitions of centre of origin and diversity contained therein, as well as Articles 86 and 87 which are directly involved in these definitions.

Recommendations

10. Reinstallation and maintenance of the moratorium on the introduction of transgenic maize in Mexican territory is recommended until: 1) the centers of origin and diversity are precisely identified, 2) infrastructure necessary for the control of transgenic maize is in place, 3) the degree of transgenic contamination of maize varieties throughout the country is determined; 4) research relevant to the impact of transgenic maize in Mexico is carried out, and 5) programs for the protection, conservation and improvement of maize races are developed.
11. The Law on Biosafety of Genetically Modified Organisms must be modified: current concepts of centre of origin, centre of diversity and the articles related to them must be substantially changed because they do not agree with the scientific evidence. In addition, article 2, paragraph XI of the special protection regime for maize should be revised as it is closely related to articles and definitions of centre of origin and centre of diversity.
12. The improvement of native Mexican maize must be promoted. Research centers have generated results that show the wealth of germplasm as well as the enormous number of specific uses of these maize varieties. However, governmental support in this regard has been very scarce.

13. To protect the genetic diversity of maize, it is necessary to protect more than two million small scale or marginalized farmers in the country. They are the guardians of the native germplasm of maize: they retain, maintain and even modify the genetic diversity present in their territories through exchange, gene flow, and the testing of new seeds. They must be supported through subsidies, technical assistance and rural development programs.

14. It is necessary to continue the collection, systematization, characterization and evaluation of native maize diversity, complementary *in situ* and *ex situ* conservation and the development of new local materials.

15. It is recommended that the information in this document, and the others preceding (OECD, 2003; CEC, 2004), be consulted by the agencies responsible for defining public policies on the conservation of genetic resources.

16. The relevant governmental agencies should make pertinent scientific information available to the public, so that they may have a more balanced view of the issue and to enable their participation in decision making.

17. Maize, a model species of centre of origin, domestication and diversification in Mexico, should be an example for the protection of the other species of which Mexico is the centre of origin.



AGRADECIMIENTOS



A los asesores del proyecto:

por el tiempo invertido en la revisión de la información, las sugerencias y comentarios que complementaron y confirmaron la información vertida en este documento.

Dr. Major M. Goodman
(North Carolina State University)

Dr. Bruce F. Benz
(Texas Wesleyan University)

Dr. José de Jesús Sánchez González
(Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, U. de G.)

A los revisores externos

quienes con altos niveles de exigencia fomentaron el desarrollo del proyecto con críticas que permitieron mejorar significativamente este trabajo:

Dr. Rafael Ortega Paczka
(Dirección de Centros Regionales - Universidad Autónoma Chapingo)

Dr. Hugo Perales Rivera
(Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) - San Cristobal de las Casas)

Dr. Julien Berthaud
(Institut de Recherche pour le Développement (IRD)- en Montpellier, Francia)

A las siguientes personas:

Dr. Fernando Castillo González
(Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo)
por las ideas generadas a través de la discusión durante la preparación del capítulo Teorías sobre el origen del maíz.

M. en C. Cecilio Mota Cruz
(Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad)
por su apoyo en la revisión del documento final.

Biól. María del Carmen Loyola Blanco
(Instituto de Biología, UNAM)
por su amable cooperación en la toma de fotografías para páginas interiores.

D. G. Julio César Montero Rojas
(Instituto de Biología, UNAM)
por el diseño de mapas del capítulo de diversificación y las propuestas de portada.





PREFACIO

El maíz, uno de los tres granos básicos que alimentan a la humanidad, tuvo su origen y diversificación inicial en las montañas y valles de México, por medio de la intervención de los antiguos pobladores de este territorio en un proceso coevolutivo que condujo a la formación de una de las plantas cultivadas de mayor diversidad genética, cuya riqueza aún se mantiene en este país, principalmente por los productores del medio rural. El cultivo de este cereal no solo constituyó los cimientos de las civilizaciones que florecieron en el Nuevo Mundo, y en el presente conforman la base para una agricultura diversificada en el contexto de una economía globalizada, sino que, derivado de los numerosos productos y aplicaciones que de él se obtienen, lo sitúan en una posición de gran valor económico y en consecuencia de sostenimiento económico, social, crecimiento comercial y progreso tecnológico para las futuras generaciones del planeta. No obstante esta consideración, y por tanto el compromiso inherente del país y la humanidad en la conservación de este invaluable cereal, en México sólo ha sido objeto de manipulación política y programas de desarrollo de muy corto alcance, esto producto de la complacencia, la ignorancia y la falta de atención a cuestiones críticas.

Con el objetivo de crear una plataforma de discusión productiva entre los sectores relacionados con

el presente y futuro del maíz, presentamos el siguiente documento conciso sobre el origen y la diversificación de maíz en México, el cual resume los resultados de un estudio encargado por la CONABIO (Proyecto FX004) con el fin de revisar y examinar la literatura sobre el origen y la diversificación de este importante cultivo. Se presenta la información esencial disponible en publicaciones de 1859 a principios del año 2009 y se hace énfasis en aspectos que son críticos para que el público pueda entender las características de cómo surge y se diversifica este cultivo básico en México.

Debemos tomar en cuenta que el estudio de la evolución de maíz en México, a pesar de un cúmulo importante de investigación que se ha desarrollado en torno al tema, se basa en información limitada. No obstante, lo que en la actualidad podemos tener claro es que los antiguos habitantes del territorio mexicano, en el proceso de domesticación aprovecharon el potencial genético de una especie de gramínea ramificada, el teocintle, detonando una de las más impresionantes expresiones de diversidad al interior de un cultivo, generando a su vez diversos escenarios agrícolas y culturales tanto en México como en gran parte de América. La antigüedad de la evidencia arqueológica en su conjunto y la presencia de los parientes silvestres más cercanos al maíz (los teocintles del género *Zea* y el mayor número de



especies del género *Tripsacum*) en territorio mexicano, han convencido a la comunidad científica interesada en el tema que México es el centro de origen de este cereal. El tiempo y lugar precisos en que ocurrió este proceso aún no se ha definido con suficiente claridad y seguramente son temas que requerirán de más tiempo para ser más adecuadamente comprendidos.

La ciencia ha evolucionado probando hipótesis, modificando sus teorías y estableciendo los límites de sus tecnologías. Cualquier disciplina científica presenta diferencias de opinión entre escuelas de pensamiento; este es un proceso inherente al quehacer de la ciencia. Las modificaciones de las hipótesis sobre el origen y la diversificación del maíz no son una excepción. Con el avance de nuevas tecnologías e innovados marcos conceptuales la gente tiende, por un lado, a abandonar las contribuciones básicas de los estudios iniciales que han sido afinados a lo largo del tiempo; por otro lado, acepta sin evaluar las nuevas perspectivas y tecnologías, sin considerar que en el corto plazo estas también mostrarán limitaciones.

En la actualidad prevalecen dos hipótesis en torno al origen del maíz. Una sugiere que la domesticación pudo haber ocurrido en una región específica y a partir de un limitado número de plantas (hipótesis unicéntrica); otra propone que este proceso pudo haber ocurrido en diferentes momentos y lugares (hipótesis multicéntrica). En torno a estas dos posturas consideramos que los datos recientes en la investigación en este tema a partir de herramientas moleculares se han interpretado limitadamente, generando una controversia entre expertos que apoyan una u otra hipótesis. Los autores del presente trabajo se inclinan por la hipótesis del origen multicéntrico debido a que desde el punto de vista morfológico, citológico y molecular explica mejor el origen y la diversificación del maíz. El origen unicéntrico es una explicación limitada, considerando que los procesos evolutivos son complejos y multidimensionales.

Hasta el momento la compilación de los datos publicados en esta obra resalta los huecos en el conocimiento respecto al origen y diversificación del maíz. La heterogeneidad de la información acerca de los estratos temporales y espaciales de los sitios ar-

queológicos del maíz no proporciona una imagen precisa de su pasado. A pesar de más de 60 años de apoyo y esfuerzo internacional y nacional, persiste aún la necesidad urgente de adecuar el muestreo de poblaciones de maíz contemporáneas, así como resulta necesario contar con un monitoreo sistemático. La revisión de los estudios que utilizan diferentes técnicas demuestra que buena parte de la información no es comparable y por lo tanto existe una dificultad para unificar conclusiones comunes. Hay necesidad de investigación que verifique estudios previos, usando metodologías estandarizadas, así como que incluya otras variables biológicas, ecológicas, sociales e históricas. Un ejemplo de esta situación es la heterogeneidad de las estrategias de muestreo y el tamaño de la muestra en varios de los estudios genéticos; también el reconocimiento y el apoyo a la gente del campo en la toma de decisiones relacionadas a la conservación *in situ* y al desarrollo del recurso, no han madurado en nuestro país. Aún existe una enorme reserva de conocimiento en el país que falta por estudiar y entender.

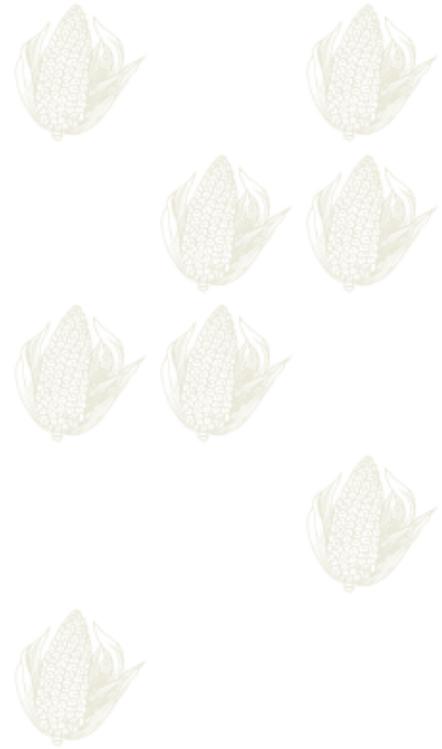
Los modelos de domesticación que forman la base para formular las definiciones de los conceptos mundialmente conocidos en torno a los recursos genéticos, se encuentran fundamentados en la selección y manejo de cultivos del Viejo Mundo y tienen muy poco en común con la domesticación del maíz en el Nuevo Mundo. La atención individual dada a la planta de maíz en la milpa durante siglos, especialmente en el momento de la cosecha y la subsecuente selección de semillas para la siembra del siguiente año, la arquitectura no convencional, muy particular de esta planta, contrastan con la siega masiva o cosecha simultánea de otros cereales, como en el caso del trigo y el arroz. Además, el punto de vista restrictivo basado en que “las nuevas o modernas tecnologías” son más aceptadas ha promovido la imposición de una visión en torno a los recursos genéticos que están contribuyendo más a su erosión que a su conservación. Este punto de vista se refleja en los conceptos definidos en la ley mexicana de biodiversidad. Por lo que en este trabajo no solo presentamos diferentes piezas o evidencias de dónde y cómo surgió el maíz, sino que también sugerimos



Prefacio

cambios en las definiciones de centros de origen y diversidad y, de manera particular acerca del régimen de protección especial del maíz en la actual Ley de Bioseguridad de Organismos Genéticamente Modificados porque no se ajustan a las evidencias científicas, y no cumplen con el propósito de proteger y resguardar el germoplasma nativo del maíz y sus parientes silvestres en México.

Finalmente, estimamos conveniente poner en perspectiva el significado e importancia del maíz. Aún no se ha aprovechado todo el potencial de esta prodigiosa planta, las modificaciones o atributos presentes y futuros que puede ofrecer tanto para la población mexicana como para la humanidad. México tiene un papel fundamental en la preservación no solo de la diversidad genética del maíz, sino también de las poblaciones de sus parientes silvestres, únicas en el mundo y actualmente muy menguadas. Este país es el único lugar que resguarda naturalmente esta enorme reserva de información genética. Todo el maíz que existe en el mundo es resultado de las selecciones prehispánicas e históricas de Mesoamérica y de sus valores culturales, de tal manera que la conservación y el uso sostenible de las razas mexicanas de maíz y sus parientes silvestres benefician a toda la humanidad. La localización geográfica y los agricultores que mantienen la diversidad de maíz favorecen esta diversidad, corresponde a las autoridades, centros de investigación e investigadores asumir este importante e impostergable compromiso.



Dr. Robert Arthur Bye Boettler



1 INTRODUCCIÓN



Mesoamérica, es una región que comprende una línea irregular desde el estado de Nayarit a la porción media de Veracruz en México, hasta Nicaragua. Es reconocida como un centro de origen de la agricultura en el contexto mundial además de ser el centro de origen y diversidad de aproximadamente 225 especies vegetales cultivadas (Vavilov, 1931; Hernández X., 1985; Ortega-Paczka, 2003; Engels *et al.* 2006). Una de las contribuciones más importantes del centro de diversidad mesoamericano al mundo (Hernández X., 1985) es el maíz (*Zea mays* L.).

El maíz es la forma cultivada del género *Zea* y los investigadores involucrados en su estudio han reconocido que el teocintle es su ancestro (Beadle, 1932a,b, 1939, 1972; Emerson y Beadle, 1932; Reeves y Mangelsdorf, 1942, 1959a; Mangelsdorf, 1961, 1974; Galinat, 1956, 1970, 1971, 1972, 1974; Darlington, 1963; Wilkes, 1967, 1972; Iltis, 1969, 1972; de Wet *et al.* 1971, 1972; de Wet y Harlan, 1972; Kato, 1976, 1984; McClintock *et al.* 1981; Doebley, 1983a,b, 1984, 1990a, 2004). Sin embargo, generar este consenso no ha sido una tarea fácil. Desde finales del siglo XIX se han postulado varias hipótesis para explicar cómo se originó el maíz. La más influyente de las teorías del origen del maíz fue la teoría tripartita en los años 30s del siglo pasado (Mangelsdorf y Reeves, 1939). Sin

embargo, fue desacreditada hacia finales de los años 80s cuando la teoría del origen del maíz con base en la evolución progresiva del teocintle ganó el acuerdo entre la comunidad científica (Beadle, 1980) y se ha ido consolidando cada vez más (Doebley, 1990; Matsuoka *et al.* 2002; Doolittle y Mabry, 2006).

Con relación a la domesticación y diversificación del maíz existen dos teorías alternativas: a) la que propone que el maíz tuvo un origen multicéntrico, es decir, que existieron varios centros de domesticación a partir de diferentes poblaciones de teocintle hace unos 8,000 años y; b) la teoría del evento único de domesticación (unicéntrica) que propone que las poblaciones del teocintle de la raza Balsas o subespecie (*ssp.*) *parviglumis* localizadas en el centro de la cuenca del Balsas (oriente de Michoacán, suroeste del estado de México y norte de Guerrero) dieron origen al maíz. Esas dos teorías están asociadas a cómo se originó y diversificó el maíz en sus diferentes formas para adaptarse a condiciones ambientales y culturas específicas.

En este documento se manejará el término de razas para describir a las variedades y poblaciones del maíz nativo. En la literatura y en los círculos académicos de México y de otros países de habla hispana se ha empleado el término criollo o razas criollas; sin embargo, esta nomenclatura es equivocada ya que el maíz no es una planta foránea a nuestro país





como el nombre criollo lo implica. En México no hay maíz criollo porque es nativo al territorio. Por lo tanto, a través de todo el documento evitaremos utilizar los nombres incorrectos como razas criollas, criollos y acriollados.

Actualmente se considera que existen en el continente americano entre 220 y 300 razas de maíz (Brown y Goodman, 1977; Vigouroux *et al.* 2008); en México, según diferentes autores e instituciones se salvaguardan entre 41 (Ortega-Paczka *et al.* 1991), 59 (Sánchez *et al.* 2000) o 65 (LAMP, 1991) razas.

El objetivo del presente trabajo es presentar un panorama amplio de la información generada por científicos de distintas disciplinas dedicados al estudio de los centros de origen, domesticación y diversidad del maíz. Es resultado de una extensa revisión bibliográfica y algunas opiniones de los autores con relación a los temas analizados. El tema no se agota en esta revisión, pero es un primer intento por sintetizar y exponer las evidencias científicas que han sido analizadas y discutidas a lo largo de más de un siglo de investigaciones acerca del origen del maíz. En este documento se señalan los factores involucrados en el establecimiento y mantenimiento de la gran diversidad de maíces en México, en la que se analiza la compleja historia biológica y cultural que le dió origen.

Sin embargo, además de entender los procesos de diversificación pasados y presentes, también es importante proteger la diversidad actual de maíz en México la cual se mantiene de forma continua entre los agricultores tradicionales del país. El resguardo de las especies silvestres y las diversas formas cultivadas del género *Zea* en México, considerado como su centro de origen, debe ser un concepto científicamente validado y para el cual en este documento proponemos una definición alternativa a la existente en la ley de bioseguridad. Esta definición puede servir como base para una discusión amplia en los ámbitos académicos y legislativos que aseguren la conservación de los recursos genéticos presentes en México.



2 EL MAÍZ. ASPECTOS BIOLÓGICOS

Luz María Mera Ovando y Cristina Mapes Sánchez



Clasificación taxonómica del género *Zea* y parientes silvestres

Luz María Mera Ovando

El género *Zea* pertenece a la familia Poaceae que comprende más de 600 géneros. Los dos géneros del Nuevo Mundo más emparentados con el maíz son *Tripsacum* y *Zea* (Galinat, 1977; Rzedowski, 2001).

El género *Tripsacum* relacionado con *Zea*, es nativo del Nuevo Mundo con 20 especies distribuidas desde la región noreste de Estados Unidos de Norteamérica, hasta Paraguay, su número cromosómico básico es $x = 18$ y puede ser diploide, triploide y aún con mayores niveles de ploidía dentro del género. Existen híbridos naturales entre maíz y *Tripsacum*, una de las especies *T. andersonii* es considerada un híbrido estéril de éstas. Son plantas perennes, herbáceas y robustas de uno y hasta cuatro metros de alto. Las características morfológicas que separan al *Tripsacum* del maíz y del teocintle son: 1) Cada una de las ramas de las inflorescencias poseen en su parte basal las flores femeninas y en la terminal las masculinas (Weatherwax, 1955b; de Wet *et al.* 1971, 1981; Mangelsdorf, 1974); y 2) la forma y consistencia del fruto (Doebley, 1983b).

El género *Zea* contiene cinco especies de México y Centroamérica: *Zea diploperennis* Iltis, Doebley y Guzmán; *Zea perennis* (Hitchcock) Reeves & Mangelsdorf; *Zea luxurians* (Durieu y Ascherson) Bird; *Zea mays* Linnaeus y la descrita recientemente *Zea nicaraguensis* Iltis & Benz. *Zea mays* L., es la especie a la que corresponde el maíz (forma cultivada del género), la cual debido a su estrecha relación biológica ha sido agrupada con los teocintles de las subespecies *parviglumis* y *mexicana* (Doebley e Iltis 1980; Iltis y Doebley 1980).

La clasificación del género *Zea* ha cambiado con el tiempo. En un inicio los primeros ordenamientos emplearon aspectos morfológicos resultantes de la selección humana durante el proceso de domesticación (Harshberger, 1896; Mangelsdorf *et al.* 1964; Wilkes, 1967). Este ordenamiento permitió la diferenciación de dos secciones: la sección *Euchlaena* que incluía todos los teocintles en este grupo; y por la otra parte la sección *Zea*, y que sólo incluía al maíz. Posteriormente Doebley e Iltis (1980), elaboraron una clasificación para *Zea* con base en



estructuras morfológicas neutrales, aunque un elemento clave fue la descripción de las glumas de las espiguillas en las dos especies, considerada como una estructura en la que el humano no interviene en su modificación. El resultado fue una nueva división que produjo dos secciones: *Luxuriantes* y *Zea* (Doebly e Iltis, 1980; Doebley, 2003).

En la sección *Luxuriantes* se incluyen cuatro especies silvestres: *Z. diploperennis*, *Z. perennis*, *Z. luxurians* y *Z. nicaraguensis*. Las características comunes de hábitos perennes (las dos primeras), inflo-

Los teocintles anuales de la sección *Zea* tienen cápsulas de los frutos de forma triangular en su arreglo exterior.

***Zea mays* agrupa cuatro subespecies:**

Zea mays L. ssp. *huehuetenangensis* (Iltis & Doebley) Doebley; distribuida en la zona de San Antonio Huista, Buxup, Lupina y Tzibaj en altitudes de 900-1650 m en Guatemala.

Zea mays L. ssp. *mexicana* (Schrader) Iltis, comprende las Razas Chalco del Valle de México, Mesa

Cuadro 1. Nomenclatura usada en la clasificación de teocintle y maíz.

Wilkes (1967)	Iltis & Doebley (1980)	Doebley (1990a)	Doebley (2003)
Sección ZEA	Sección ZEA	Sección ZEA	Sección ZEA
<i>Zea mays</i> L.	<i>Zea mays</i> L.	<i>Zea mays</i> L.	<i>Zea mays</i> L.
Sección EUCHLAENA	spp. <i>mexicana</i>	spp. <i>mexicana</i>	spp. <i>mexicana</i>
<i>Euchlaena mexicana</i>	Raza Chalco	Raza Chalco	
Sin. <i>Zea mexicana</i>	Raza Mesa Central	Raza Mesa Central	
Raza Chalco	Raza Nobogame	Raza Nobogame	Raza Nobogame
Raza Mesa Central	spp. <i>parviglumis</i>	Raza Balsas	spp. <i>parviglumis</i>
Raza Nobogame	var. <i>huehuetenangensis</i>	spp. <i>huehuetenangensis</i>	spp. <i>huehuetenangensis</i>
Raza Balsas	spp. <i>mays</i>		spp. <i>mays</i>
Raza Huehuetenango	Sección LUXURIANTES	Sección LUXURIANTES	Sección LUXURIANTES
Raza Guatemala	<i>Zea luxurians</i>	<i>Zea luxurians</i>	<i>Zea luxurians</i>
<i>Zea perennis</i>	<i>Zea perennis</i>	<i>Zea perennis</i>	<i>Zea perennis</i>
	<i>Zea diploperennis</i>	<i>Zea diploperennis</i>	<i>Zea diploperennis</i>
			<i>Zea nicaraguensis</i>

Nota: *Zea mexicana* (Schrader) Kuntze tiene las siguientes razas de acuerdo con Wilkes (1970); Chalco, Mesa Central, Nobogame, Balsas, Huehuetenango. Iltis y Doebley (1980) no consideraron razas sino subespecies. Recientemente, Doebley (2003) mantiene el uso de subespecies para enfatizar su cercanía con el maíz.

rescencias menos ramificadas, pedicelos más cortos en las espigas masculinas y frutos de forma trapezoidales en arreglo exterior, las relacionan con el género *Tripsacum*.

La sección *Zea*, contiene solamente la especie *Z. mays* con cuatro subespecies (Doebley e Iltis, 1980; Iltis y Doebley, 1980), caracterizadas por poseer cromosomas con estructuras heterocromáticas en posiciones intercalares y algunas terminales, con pedicelos más largos que los de la sección *Luxuriantes*.

Central en el Bajío y Nobogame en la región sur de Chihuahua (Wilkes, 1967). Este último es el más precoz de las tres razas mencionadas.

Zea mays L. ssp. *parviglumis* Iltis & Doebley o raza Balsas según Wilkes (1967), la cual se distribuye desde la Sierra Madre del Sur, Cuenca del Balsas y Oaxaca hasta Nayarit.

Zea mays L. ssp. *mays*, el maíz cultivado propiamente, la cual se distribuye en casi todo el territorio nacional.



Descripción botánica del maíz y sus parientes silvestres

El maíz es una planta de porte robusto y de hábito anual; el tallo es simple, erecto, de elevada longitud alcanzando alturas de uno a cinco m, con pocos macollos o ramificaciones, su aspecto recuerda al de una caña de azúcar por la presencia de nudos y entrenudos y su médula esponjosa. Las hojas nacen en los nudos de manera alterna a lo largo del tallo; se encuentran abrazadas al tallo mediante la vaina que envuelve el entrenudo y cubre la yema floral, de tamaño y ancho variable. Las raíces primarias son fibrosas presentando además raíces adventicias, que nacen en los primeros nudos por encima de la superficie del suelo, ambas tienen la misión de mantener a la planta erecta (Jugenheimer, 1988).

Es una planta monoica de flores unisexuales, que presenta flores masculinas y femeninas bien diferenciadas en la misma planta: la inflorescencia masculina es terminal, se conoce como panícula (o espiga) consta de un eje central o raquis y ramas laterales; a lo largo del eje central se distribuyen los pares de espiguillas de forma polística y en las ramas con arreglo dístico y cada espiguilla está protegida por dos brácteas o glumas, que a su vez contienen en forma apareada las flores estaminadas; en cada florecilla componente de la panícula hay tres estambres donde se desarrollan los granos de polen. La coloración de la panícula está en función de la tonalidad de las glumas y anteras, que pueden ser de coloración verde, amarilla, rojiza o morada. Las inflorescencias femeninas (mazorcas) se localizan en las yemas axilares de las hojas, son espigas de forma cilíndrica que consisten de un raquis central u olote donde se insertan las espiguillas por pares, cada espiguilla con dos flores pistiladas una fértil y otra abortiva, estas flores se arreglan en hileras paralelas, las flores pistiladas tienen un ovario único con un pedicelo unido al raquis, un estilo muy largo con propiedades estigmáticas donde germina el polen. La inflorescencia femenina (mazorca) puede formar alrededor de 400 a 1000 granos arreglados en promedio de ocho a 24 hileras por mazorca; todo esto encerrado en numerosas brácteas o vainas de las ho-

jas (totomoxtle), los estilos largos saliendo de la punta del raquis como una masa de hilo sedoso se conocen como pelo de elote; el jilote es el elote tierno. Por las características mencionadas, el maíz es una planta de polinización abierta (anemófila) propensa al cruzamiento, la gran mayoría de los granos de polen viajan de 100 a 1000 m (Reyes, 1990; Jugenheimer, 1988).

En la mazorca cada grano o semilla es un fruto independiente llamado cariósipide que está insertado en el raquis cilíndrico u olote; la cantidad de grano producido por mazorca está limitada por el número de granos por hilera y de hileras por mazorca. Como cualquier otro cereal, las estructuras que constituyen el grano del maíz (pericarpio, endospermo y embrión) le confieren propiedades físicas y químicas (color, textura, tamaño, etc.) que han sido importantes en la selección del grano como alimento.

Teocintle

El teocintle agrupa plantas herbáceas con hábitos perennes y anuales, de tallos erectos ramificados, de elevada longitud alcanzando alturas de dos a seis metros, presenta entrenudos sólidos con tejido parenquimatoso. Los teocintles más abundantes en la naturaleza son las formas anuales diploides encontradas como poblaciones silvestres o semisilvestres. Estas plantas presentan un aspecto exterior similar al del maíz (tallos, hojas, y espiga terminal) que en ocasiones los confunde. El carácter que en realidad los diferencia es la inflorescencia femenina que en maíz es una mazorca polística (varias hileras de granos) con la semilla desnuda, en cambio el teocintle presenta mazorcas dísticas (dos hileras) con la semilla protegida por un segmento duro del raquis. Las semillas del teocintle son dispersadas como segmentos del raquis (cápsulas del fruto) debido al desarrollo de un tejido de abscisión entre esos segmentos. La espiga o inflorescencia masculina también se desarticula por el desarrollo de un tejido de abscisión. Ésta es una capacidad de dispersión de las semillas que el maíz perdió durante el proceso de domesticación y que distingue al teocintle como pariente silvestre. Otros rasgos que separan al teocintle y al maíz son el pequeño



número de semillas producidas en cada espiga femenina (5 a 11) y el gran número de espigas agrupadas en un fascículo. Estos racimos emergen de las ramas laterales de modo que en las plantas robustas del teocintle estas ramificaciones les dan un aspecto similar a un candelabro en comparación con el tallo erguido y único de la planta de maíz (caña). Sin embargo, en las poblaciones de teocintle se forman una proporción variable de plantas no ramificadas. En el teocintle, en cada rama lateral se desarrolla una espiga masculina en su extremo (Doebly, 1983a; Benz e Il-tis, 1990). La cantidad total de semilla producida por una planta de teocintle es generalmente de 500 a 800 semillas en 100 mazorcas (Wilkes, 2004).

Condiciones para el cultivo del maíz

El maíz se siembra en una gran variedad de regiones agroecológicas que van de altitudes de 0 m hasta cerca de los 4,000 metros (Roberts *et al.* 1957; Ortega-Paczka, 2003), se cultiva desde el ecuador hasta altas latitudes en los dos hemisferios, se siembra en regiones de precipitación pluvial desde menos de 400 mm hasta los 3,000 mm, en suelos y climas muy variables. De acuerdo a la literatura revisada la mejor producción se logra en climas en donde las temperaturas medias en los meses calurosos varían entre 21 y 27°C, con un periodo libre de heladas en el ciclo agrícola variable de 120 a 180 días (Reyes, 1990).

El maíz es un cultivo exigente en agua donde las necesidades hídricas van variando a lo largo del cultivo; cuando la semilla germina se requiere menos cantidad de agua manteniendo una humedad constante. En la fase del crecimiento vegetativo es cuando se requiere una mayor cantidad de agua, siendo la fase de floración el periodo más crítico porque de ella depende el desarrollo, la polinización y el llenado de los granos influyendo así en el rendimiento de granos de las plantas. Se adapta muy bien a todo tipo de suelo (Reyes, 1990).

En México, la alta diversidad ambiental exhibe zonas con condiciones climáticas inestables, tanto en el régimen de lluvia (temporal) como, en el de tem-

peratura (principalmente heladas tempranas) y escasa capa de suelo.

Una característica fisiológica particular del maíz que favorece su adaptación a zonas tropicales en donde en ocasiones la evapotranspiración es alta, es la estructura anatómica de sus hojas, en ellas existen dos tipos de células (epidérmicas y estomáticas) con diferente organización bioquímica y estructural, que durante el proceso fotosintético les permite fijar el CO₂ en diferentes compuestos intermedios que contienen cuatro átomos de carbono, con un gasto menor de energía y menor pérdida de agua en la evapotranspiración, por esta característica se les denomina plantas C₄. El resultado final es una mayor eficiencia fotosintética neta, al lograr la síntesis de la hexosa más rápidamente por unidad de superficie de hoja, crecen más de prisa y funcionan eficazmente con intensidades lumínicas más altas, que las plantas C₃ (compuestos de tres carbonos). Las plantas C₄ crecen bien en condiciones de escasez de agua, perdiendo solamente 250-400 g de agua (Lehninger, 1978).

Bajo estas condiciones, la cantidad y distribución de la lluvia son fundamentales para la producción de este cereal (Aragón *et al.* 2006). Su fácil adaptación a variadas condiciones ambientales abre la pauta para el despliegue de una amplia gama de tecnologías tradicionales que han sido experimentadas y enriquecidas por milenios (Olivo *et al.* 2001).

Sistemas agrícolas tradicionales con maíz

Cristina Mapes Sánchez

Los grupos étnicos de México son guardianes de la enorme riqueza de germoplasma de maíces nativos del país y los preservan mediante la agricultura tradicional.

El concepto “tradicional” implica que se trata de actividades que se han practicado y mejorado con la experiencia durante muchas generaciones en las comunidades, hasta llegar a los actuales procesos de producción (Tuxill y Nabhan, 2001).

En este tipo de agricultura predomina el trabajo humano y animal sobre el trabajo mecanizado y



existe una mayor dependencia de las lluvias, lo que nos indica que existe un íntimo conocimiento físico-biótico del medio por parte de los productores.

En los lugares donde los agricultores siembran en pequeñas parcelas situados en terrenos escarpados o accidentados, la herramienta de cultivo más eficiente es la “coa” (palo cavador) o un arado de mano. En los lugares donde las parcelas son más grandes, se rotura con bueyes u otros animales de tiro.

Las especies y variedades cultivadas en la agricultura tradicional comprenden medicinales, especias, ornamentales, materiales de construcción, leña y cultivos comerciales, además de frutos, cereales y hortalizas para la alimentación (Clawson, 1985). La diversidad de variedades de cultivos en los campos agrícolas tradicionales puede ser espectacular, por ejemplo, un pequeño terreno de milpa en el Totonacapan, Veracruz puede llegar a tener hasta 65 productos diferentes, dominando las plantas anuales y bianuales, herbáceas, arbustivas y algunas trepadoras. Las especies cultivadas, protegidas o toleradas en la milpa que son mayormente aprovechadas son las medicinales y las comestibles (Medellín, 1988).

Cuando los agricultores cultivan diferentes plantas suelen alternarlas en un mismo campo o parcela. Muchas especies crecen juntas en el mismo campo y al mismo tiempo. El cultivo intercalado llamado también multicultivo a menudo da una apariencia desordenada a las parcelas agrícolas tradicionales. Sin embargo, los agricultores hacen un manejo sistemático de los diferentes cultivos.

Los cultivos en pequeñas parcelas separadas e intercaladas y por lo tanto labradas en forma tradicional, reducen al mínimo las infestaciones por plagas y malezas. Se agrega estiércol o materia vegetal como abono, todo esto reduce el uso de herbicidas, plaguicidas y fertilizantes sintéticos (Tuxill y Nabhan, 2001).

Wright *et al.* (1995) calculan que por lo menos el 70% de todos los cultivos que se siembran en el mundo provienen de semillas que guardaron los propios agricultores. Si bien, las variedades adaptadas localmente no igualan la productividad de variedades mejoradas bajo condiciones ideales de cultivo, suelen presentar otras cualidades como son una

alta resistencia a enfermedades y plagas, tolerancia a la sequía, al frío o al calor. Se encuentran adaptadas a suelos pobres en nutrientes, presentan un mejor sabor y bajo condiciones de almacenamiento suelen durar más tiempo, todas estas características son muy apreciadas por los agricultores (Brush, 1991).

La agricultura tradicional, transmitida oralmente y por demostración de agricultor a agricultor, familiar y/o comunitario se enriquece con la experimentación, modificación de prácticas, implementos, semillas, y calendarios, conservando aquellas que tienen éxito. El uso de los multicultivos, y de heterogeneidad genética en lugar de materiales genéticos uniformes es preferido en este tipo de agricultura. Los procesos agrícolas en estos sistemas tienen una racionalidad ecológica y muestran estrecha liga con la superestructura emanada de la cosmovisión particular de las sociedades. Además estos sistemas se adaptan a diferentes formas de organización y pueden incorporar “innovaciones modernas” según sus propios razonamientos (Hernández X., 1980 a).

El conocimiento de los principios y prácticas de manejo se transmite oralmente (educación no formal) o por demostración de agricultor a agricultor en el ámbito familiar y comunitario. La transmisión de conocimientos se ve afectada por muerte o exilio de los más experimentados, en busca de trabajos mejor remunerados que los obliga a emigrar perdiéndose el conocimiento y la continuidad (Hernández X., 1980 a).

Sin embargo, las mujeres poseen abundantes conocimientos sobre los usos y el manejo de las variedades de cultivos y a menudo tienen la gran responsabilidad de almacenar semillas entre las cosechas y seleccionarlas para la siembra.

Por lo anteriormente expuesto se considera necesario implementar investigación en agricultura tradicional con el objeto de conocer su papel en la conservación de plasma germinal regional.

La milpa

Milpa es una palabra de origen náhuatl, que se deriva de *milli* “heredad”, y *pan*, “en, sobre”, que es un terreno dedicado al cultivo del maíz y a





La milpa data de tiempos prehispánicos y mantiene su vigencia hasta nuestros días. (Foto: Cristina Mapes)

veces otras semillas (Diccionario de la Lengua Española, 2008).

La milpa data de tiempos prehispánicos y mantiene su vigencia hasta nuestros días. Es la base de la alimentación e incluye a la planta del maíz con diversas especies de frijoles, calabazas y arvenses. Dentro de la estrategia tradicional de muchos grupos indígenas la milpa es el principal sostén de la economía campesina y ha enriquecido nuestra biodiversidad agrícola.

En muchas regiones de México se siembran varios tipos de frijoles y calabazas entre las plantas del maíz antes, durante y después de la siembra. La asociación maíz- frijol-calabaza se encuentra en las milpas de casi todas las zonas ecológicas, aunque cambian las razas y variedades, y aún especies de estas plantas según las características ambientales, las cos-

tumbres y los gustos culinarios de cada grupo humano. Así como hay muchas razas de maíz, existen cinco especies de frijol, cuatro de calabaza que se siembran en diferentes arreglos dentro de la milpa, para satisfacer las necesidades de la alimentación cotidiana, rituales y festejos especiales (Aguilar *et al.* 2003). La milpa propicia la obtención de productos a lo largo de casi todo el año, sean o no cultivados, en los términos que más convienen a la familia campesina. Mujeres y hombres del campo seleccionan los granos que mejor sabor dan a los guisos especiales: las mazorcas con el mejor totomoxtle para los tamales, las semillas que mejor resisten las adversidades climáticas; los granos con los colores más bonitos o los que protegen de los malos espíritus (Aguilar *et al.* 2003).

En una milpa, se hace un uso eficiente de la luz, agua y de los nutrientes del suelo debido a la



estructura de los múltiples estratos del multicultivo en donde funcionan principios ecológicos de un ecosistema. En primer lugar porque existe diversidad de especies, razas y variedades, que constituyen elementos fundamentales del agroecosistema para las interacciones simbióticas o “cooperativas” entre plantas. En primer lugar la caña del maíz en la parte del dosel aporta sostén al frijol que se enreda en ella para apoyarse y crecer. El frijol en un estrato medio, intercalado con el maíz produce más nódulos de raíces por planta, lo que indica un aumento de la capacidad de fijar nitrógeno, el cual puede ser tomado por las plantas del maíz y calabaza. Las plantas de calabaza parecen beneficiar al maíz y al frijol en la lucha contra las malezas: las hojas anchas, gruesas y horizontales de las calabazas forman una densa capa sobre el suelo, lo que reduce el establecimiento y crecimiento de las malezas y ayudan a mantener la humedad del suelo. Además las hojas de calabaza producen compuestos alelopáticos (las cucurbitacinas) que la lluvia extrae por lixiviación y estas sustancias pueden inhibir el crecimiento de malezas y alejar a los insectos (Altieri, 1987, 1995; Gliessman, 1983, 1990). Lo anterior enfatiza el papel del maíz como la especie pilar de la milpa en el agroecosistema mexicano.

Una característica particular de las milpas es el manejo campesino de las “malas hierbas”. En la milpa no todas son perjudiciales pues hay quelites, plantas medicinales y forrajeras. Aunque estas plantas aparecen espontáneamente, el campesino puede manejar aquellas que tienen características deseables, modificándolas paulatinamente hasta el punto en que ya no se parecen a sus parientes silvestres. En las últimas décadas han empezado a cultivarse quelites que antes eran espontáneos como el papaloquelite (*Porophyllum macrocephalum*) y la verdolaga (*Portulaca oleracea*). La milpa es por lo tanto un hábitat en el cual evolucionan las especies incrementando la biodiversidad de los ecosistemas en los cuales se dan y de las plantas útiles para el ser humano (Aguilar *et al.* 2003).

Finalmente la variedad de productos obtenidos de un multicultivo proveen los nutrientes necesarios para una buena dieta. A manera de ejemplo el

consumo de semillas, guías, flores y frutos tiernos o maduros de la calabaza aportan carbohidratos, proteínas, grasas, vitaminas y fibra. Por otra parte el papel nutricional de los quelites es absolutamente vital ya que aportan riboflavina (vitamina B2), niacina (vitamina B3) y ácido ascórbico (vitamina C), nutrientes que son deficientes en la dieta del maíz y que son usados como una fuente de proteína vegetal en una dieta que es pobre en proteínas (González, 2001).

Los agricultores intercalan cultivos porque les interesa reducir la monotonía de la dieta y no tanto la estabilidad del rendimiento (Setyawati, 1996).

La introducción de herbicidas durante la modernización de la agricultura ha impedido continuar con los cultivos asociados y ha acelerado la desaparición de las distintas especies y variedades locales de frijol y calabaza.

Prácticas agrícolas del cultivo del maíz

En la actualidad en cualquier mes del año se siembra maíz en algunas partes del país. La preparación del terreno puede ser de a) la roza-tumba-quema, especialmente en la península de Yucatán, en las zonas tropicales del Golfo y en las zonas montañosas del sureste; b) movimiento del suelo a mano o con azadón; c) la roturación con tracción mecánica o animal y d) el “arroyo de humedad”. Hay aplicación generalizada de fertilizantes químicos y en algunos casos se sigue aplicando estiércol. Más del 70 % de las siembras se hacen con semilla del mismo agricultor y el resto con semilla de variedades mejoradas por diferentes procesos genéticos. La forma de siembra y la cantidad de semilla utilizada por hectárea, es la resultante de una conjugación de variedad, periodo de crecimiento, humedad disponible y fertilidad del suelo.

En México se siembran poblaciones desde 25 000 a 80 000 plantas por hectárea: En Puebla en tierras con arroyo de humedad se siembra cuando aún hay peligro de heladas; el maíz “cajete” en Oaxaca se deposita en hoyos hasta 40 cm de profundidad de la superficie; la siembra de “pul-já” en la ciénaga de



Comitán, Chiapas, se hace con semilla remojada 24 horas, en suelos con arropo de humedad y con la adición de un poco de agua en cada piquete (Hernández X., 1985a).

La semilla se puede escoger por uniformidad de color, tamaño y forma; bajo condiciones de precipitación limitante, a veces mezclando varios tipos de semillas. Entre los huicholes, en medio de la milpa se siembra la “mamá maíz” y sus cuatro hijas, una en cada punto cardinal, cada una de diferente color de grano de la raza nativa Bofó; de Sonora a Yucatán se ha encontrado la costumbre de sembrar unos granos de maíz rojo, “maíz eclipsa” para proteger la milpa de siniestros (Hernández X., 1985a).

De acuerdo con este mismo autor, en el arropo de humedad, una vez germinada la semilla, viene la “descamaronada” para liberar plántulas de una costra dura que se forma en los suelos arenos limosos de la Mesa Central. La resiembra se hace de los 15 a 30 días de la germinación cuando los depredadores no han permitido lograr la población deseada y las escardas o deshierbes cuando las arvenses amenazan competir con el maíz por agua, minerales y luz. Cada proceso está guiado por su ciencia y arte o conocimiento empírico. Para proteger a la semilla se pueden usar venenos químicos; los zapotecos de los valles centrales para proteger sus siembras contra la hormiga distribuyen brotes tiernos de “pájaro bobo” (*Ipomoea intrapilosa*) muy preferida por dicha hormiga de tal forma que mientras ésta come los brotes, el maíz crece. Por lo que se refiere a las arvenses, se comen (*Amaranthus*, *Chenopodium*); cuando son eliminadas, esto se hace por medios físicos (a mano, con azadón, con arado egipcio, con implementos arrastrados por tractor) o se matan con herbicidas.

Durante varias semanas, dependiendo del periodo de crecimiento de la variedad de maíz, las plantas presentan únicamente vainas y láminas de las hojas. Luego, en un periodo corto, los entrenudos se alargan, la inflorescencia terminal masculina emerge y las inflorescencias femeninas (el jilote) salen de las axilas de las hojas medias superiores con su mechón de estigmas (pelos). En varias de las zonas elevadas de México, ésta es la fase en que se da la “aterrada”, práctica de apilar tierra en la base de

las tres a cinco plantas sembradas juntas a lo largo de las hileras, con el objeto de evitar que el viento derribe (acame) las plantas y aportar humedad y nutrientes a las raíces adventicias.

La lluvia amarilla de polen señala el periodo de fertilización y el principio del llenado de grano. Cuando el grano está en camagua, que es el estado masoso-lechoso de desarrollo, se efectúan algunas de las siguientes prácticas para proteger la mazorca, apresurar el secado de grano y aprovechar residuos agrícolas para forraje: a) despunte, corte del tallo arriba de la mazorca superior; b) deshoje; c) doblado, quiebre del tallo debajo de la mazorca; d) “abrir carril”, agobio de hileras contiguas para facilitar la “pizca” y evitar robo y e) en la Mesa Central, corte de las plantas para hacer mogotes y despejar la mayor parte del terreno para roturar en octubre, con el fin de arropar la humedad, de las lluvias invernales para las siembras a fines de febrero. Si no se han usado herbicidas (desde agosto en la Mesa Central), empieza la cosecha de arvenses forrajeras (*Simsia*, *Amaranthus*, *Brassica*, *Tithonia*, *Bidens*, *Cosmos*) que son de importancia para las unidades pecuarias familiares.

La cosecha de la mazorca es el momento de prueba. Para el agricultor de subsistencia una buena cosecha significa otro año de supervivencia, atención a sus ceremonias, agradecimiento a sus dioses; una mala cosecha, inicia un periodo de pobreza, migración a otras zonas agrícolas o a las ciudades.

En la actualidad el maíz cubre más de la mitad de la superficie cultivada del país. Del total cultivado, sólo el 14% se realiza bajo riego, en las áreas de mejores tierras, alta utilización de insumos industriales, altos rendimientos y destino comercial. El resto, 86% corresponde a áreas de temporal, fundamentalmente a cargo de pequeños agricultores campesinos, que cultivan sobre todo para el autoconsumo, en sistemas donde se combinan técnicas prehispánicas, coloniales y modernas, aplicando algunos insumos industriales. Las mayores superficies sembradas con maíz se encuentran en la zona sub-húmeda tropical y en la templada húmeda y subhúmeda.

A continuación se presentan en el Cuadro 2 la región ecológica, las razas de maíz y los grupos étnicos de cada región mencionada. La información para



Prácticas agrícolas del cultivo del maíz

Cuadro 2. Distribución de razas de maíz en las zonas ecológicas relacionada a los grupos étnico presentes.

Región ecológica: Clima y vegetación		Razas de maíz	Grupos étnicos
Selva húmeda	Lacandona	Tuxpeños (criollos y mejorados) Nal-Tel	Lacandonos y migraciones recientes de varios grupos
	Soconusco	Vandeño, Zapalote Grande, Tepecintle, Tuxpeño	Mames y otros grupos
	Golfo de México, Oaxaca, S.L.P.	Tuxpeño (criollos y mejorados) Dzit-Bacal, Nal-Tel	Mayas, huastecos, totonacas, tepehuas, chontales, nahuas, popolucas, mixes, mazatecos, tzeltales, choles, tzotziles, zoques, zapotecos, motozintecos
Árida y semiárida	Llanuras de la Altiplanicie, Sierra Madre Occidental	Cónico Norteño, Cristalino de Chihuahua, Elotes Occidentales, Dulce, Mushito, Chalqueño	Otomíes, pames, nahuas, kikapú, pima, mazahuas
	Declive oriental de la Sierra Madre Occidental: 1800-2400msnm. Chih., Coah., Zac., S.L.P., Ags., noroeste de Jalisco, norte de Gto.	Cónico Norteño, Cristalino de Chihuahua, Gordo, Bofo, Azul, Tablilla, Elotes Occidentales, Dulce	Tarahumaras, coras, huicholes
	Declives inferiores al oeste de la Sierra Madre Occidental; clima semiárido. Llanuras onduladas, vegas de ríos y declives con bosques, Sonora, Sinaloa	Onaveño, Dulcillo del Noroeste, Blando de Sonora, Tabloncillo Perla, Elotes Occidentales, Reventador, Chapalote, Tuxpeño y Tuxpeño Norteño	Mayos, yaquis
	Costas del centro y norte de Tamaulipas	Tuxpeño Norteño, Ratón	Mestizos
	Valle de Tehuacán, Apatzingán	Tuxpeño, Tuxpeño Norteño	Nahuas
Tropical, subhúmeda, Selva mediana subcaducifolia, Selva caducifolia, Selva espinosa	Península de Yucatán: 0-300 msnm; zona de afloramientos calizos con paisaje cárstico. Campeche y Quintana Roo	Tuxpeños (criollos), Dzit bakal, Nal-Tel	Mayas peninsulares
	Depresión Central de Chiapas de 500-1500 msnm	Olotillo, Zapalote Grande, Tepecintle, Nal-Tel, Vandeño	Tojolabales, tzeltales, tzotziles, chinantecos, zoques
	El Istmo de Tehuantepec; 0-500 msnm; prevalencia de fuertes vientos; llanura aluvial de Oaxaca	Zapalote Chico	Huaves y zapotecos
	Valles Centrales de Oaxaca; 1500-1800 msnm; clima subcálido, húmedo y semiárido	Bolita, Vandeño, Celaya (mejorado)	Zapotecos
(Continúa)	La Mixteca; 1800-2400 msnm; clima templado húmedo; declives pequeñas planicies vegas muy estrechas Oaxaca	Cónico, Chalqueño, Bolita	Mixtecos, chochos, popolocas, cuicatecos, chatinos, mazatecos

Región ecológica: Clima y vegetación		Razas de maíz	Grupos étnicos
(Continuación)	Cuenca del río Balsas; 0-1500 msnm. Clima cálido húmedo. Sur de Mich., Edo. de Méx., Mor., Pue., y Gro.	Pepitilla, Tabloncillo, Ancho Pozolero, Vandeño, Olotillo, Conejo, Nal-Tel, Tuxpeño	Nahuas, tlapanecos, mixtecos amuzgos
Tropical, subhúmeda, Selva mediana subcaducifolia, Selva caducifolia, Selva espinosa	Llanura de Jal., y el Bajío 1000-2000 msnm. Clima templado húmedo, y subcálido húmedo. Col., Jal., Gto., y Mich.	Tabloncillo, Celaya (mejorados), Elotes Occidentales, Dulces, Cónico Norteño, Zamorano	Sin información
Tropical subhúmeda. Selva mediana subcaducifolia, Selva baja caducifolia, Selva espinosa	Declives inferiores al Oeste de la Sierra Madre Occidental y Llanura Costera, Nayarit; clima cálido húmedo subhúmedo; en llanuras, vegas de ríos y declives con bosques y vegetación secundaria. Sonora, Sinaloa, Nayarit	Tabloncillo, Tabloncillo Perla, Tuxpeño, Tuxpeño Norteño, Jala, Reventador, Elotes Occidentales, Tablilla de Ocho	Mayos , tepehuanos, coras, guarijijos, huicholes
Templada húmeda	Chiapas	Olotón	Zoques
Bosque mesófilo de montaña	Veracruz, Puebla, Oaxaca	Olotón, Chiquito	Nahuas, totonacos, mazatecos, zapotecos
Templada subhúmeda	Sierra sur de Chiapas	Salpor, Olotón, Negro de Chimaltenango	
Bosque de pino encino	Mesa Central; 1800-2700 msnm; clima templado húmedo; valles intermontanos, vegas declives, Michoacán, Guanajuato, Hidalgo, México, Queretaro, Tlaxcala, norte de Morelos, Puebla y occidente de Veracruz	Cónicos, Chalqueño, Elotes Cónicos, Cacahuacintle, Palomero, Toluqueño, Arrocillo, Cónico Norteño	Purhépechas, mazahuas, nahuas, otomíes

Fuente: Aguilar *et al.*, (2003); Hernández X., (1985 a); Challenger, (1988); Ortega Paczka, (Com Pers.).

elaborar este cuadro es tomada íntegramente del trabajo de Aguilar *et al.* (2003) quienes a su vez se basaron en Hernández X. (1985), Challenger (1998) y Ortega-Paczka (2003) quien actualizó la información de las razas de maíz. Sin embargo, es necesario enfatizar que mucha de esta información, valiosa por sí misma, debe ser cotejada, catalogada y publicada para tener un panorama real de las razas y su relación con los grupos étnicos. También es necesario homogeneizar las metodologías empleadas en cada uno de los trabajos para poder hacer un análisis comparativo adecuado.

Transformaciones técnicas en los sistemas de cultivo de maíz en México

El sistema de producción de maíz ha mostrado cambios a lo largo del tiempo. A partir de la revisión hecha por Aguilar *et al.* (2003), se presenta una síntesis de este trabajo haciendo referencia a las transformaciones técnicas en los sistemas de cultivo de maíz en México en seis etapas de la historia del país.



Introducción de técnicas europeas durante la colonia

La llegada de los españoles a América y su dominación sobre los indígenas provocaron cambios drásticos en la cultura y en el ambiente. La conquista española tuvo marcados efectos en los quehaceres agrícolas de nuestro actual territorio enfrentando toda una cultura agropecuaria de origen árabe-ibérico a la cultura mesoamericana (Hernández X., 1985). El intenso intercambio de especies útiles, instrumentos y técnicas, estuvo acompañado del traslado de grandes grupos para diversas actividades, la imposición de nuevas labores agrícolas, la destrucción de los sistemas de irrigación, la sobreexplotación de suelos y hombres y la proliferación de epidemias.

El ambiente se transformó, el arado permitió cultivar el fondo arcilloso de algunos valles, hasta entonces vedados a las coas. Con la merma de la población se abandonaron muchos sistemas intensivos, como los campos elevados y las terrazas, sobre todo en las selvas húmedas y se regeneró la vegetación en áreas que habían sido agrícolas. No se sabe cuántas especies y saberes se perdieron en este proceso.

Junto con nuevas especies de plantas (trigo, arroz, cebada, avena, plátano, hortalizas, cítricos) y animales (gusano de seda, abeja italiana, reses, caballos, borregos, cerdos, gallinas y cabras entre otros) llegaron también nuevas técnicas de cultivo. En América se sembraba cada semilla de manera individual, lo que redundó en mayor atención a la planta y no a la población cultivada como en el caso de los cereales menores (Hernández X., 1985), en un sistema de multicultivo parecido a la horticultura con instrumentos muy sencillos propios de una labranza mínima. Los europeos en cambio, labraban la tierra con sus arados y sembraban al voleo grandes extensiones de un solo cultivo que cosechaban con guadañas. A la llegada de los españoles se introdujo la preparación del terreno, removiendo el suelo antes de introducir la semilla con los animales de tiro traídos de Europa. Se introdujeron nuevos instrumentos, la mayor parte de metal como la

hoz, la guadaña, el azadón, el garabato, el almocafre, así como algunos métodos de abono con estiércol de diferentes animales. El almocafre es una azada pequeña con dos dientes curvos que se utiliza para escardar, limpiar la tierra y para trasplantar.

La introducción de la ganadería tuvo gran impacto en el ambiente. Se multiplicaron rápidamente reses, cabras y borregos, hasta que el sobrepastoreo transformó regiones fértiles e irrigadas, como el Valle del Mezquital en el estado de Hidalgo en zonas desertificadas por la erosión y la pérdida de la cubierta vegetal. La introducción de nuevos cultivos y el ganado abrió paso a malezas traídas de forma no intencional por los españoles, que se extendieron aceleradamente en muchas partes, transformando el paisaje.

En los sistemas de riego los españoles introdujeron la rueda, que se conocía pero no se aplicaba como tal. Aunque los europeos contribuyeron a aumentar la biodiversidad agrícola, pocas de las especies que introdujeron se incorporaron al sistema de asociación de la milpa. Entre ellas se encuentra el haba y en algunas partes árboles frutales.

Con la llegada de los españoles se inició un largo proceso que continúa hasta nuestros días: el cambio del uso del suelo de la milpa a otros cultivos más comerciales, según la época y la zona ecológica. A través de la encomiendas, ocuparon una parte de la tierra de los pobladores originales y los obligaron a tributar maíz y otros productos, así como aportar mano de obra.

La milpa tradicional fue quedando en las zonas de refugio indígena.

La minería requirió grandes cantidades de alimento para sus trabajadores. Las haciendas que sustituyeron a las encomiendas se concentraron sobre todo en el norte y centro del país. Las del norte se dedicaron a la ganadería y al maíz; las del centro al trigo, al maíz y posteriormente al pulque. El mercado del maíz, controlado por los dueños de las haciendas, permitió su expansión económica y geográfica, mientras la población indígena se quedaba paulatinamente sin tierras y se veía cada vez más obligada a trabajar para el hacendado en terrenos que habían sido suyos.



El México Independiente

En general, no hubo grandes cambios tecnológicos en los sistemas de producción de maíz en el primer siglo del México independiente, durante el cual continuó la tendencia a restar tierras a su producción, en favor de nuevos productos comerciales como el henequén y el hule en el sureste, el inicio del cultivo del algodón en la Comarca Lagunera o los cañaverales o cafetales en partes cálidas. Las comunidades indígenas sufrieron despojos adicionales de sus tierras y sólo sobrevivieron como tales las que se encontraban en áreas aisladas de producción marginal.

Porfiriato

Durante el Porfiriato se establecieron enormes latifundios y se promovieron intensivamente las exportaciones de productos tropicales, a costa de la extracción indiscriminada de las especies útiles y la deforestación de la selva para sustituirla por plantaciones, así como la indiscriminada explotación de mano de obra indígena. El desarrollo de las comunicaciones, el ferrocarril y los caminos propiciaron la integración paulatina de las regiones apartadas a los sistemas de mercado nacionales e internacionales.

Revolución

La revolución de 1910 y la reforma agraria, realizada sobre todo a partir de los años treinta, puso en manos de los campesinos la mitad de la tierra laborable, a la que en general regresó la milpa. A partir de la década de 1940, sin embargo, la agricultura quedó claramente al servicio del proyecto de urbanización e industrialización del país. Se intensificó por ello el monocultivo en zonas de riego, para abastecer de maíz barato a las ciudades. En muchas áreas se abandonó la milpa para establecer cultivos destinados a los mercados nacionales e internacionales. En las zonas tropicales se intensificó la ganadería, que devastó miles de hectáreas de selva sustraídas a la milpa en todo el sureste.

La Revolución Verde

A mediados del siglo XX surgió un gran movimiento de cambio tecnológico conocido posteriormente como Revolución Verde, que consistió en la introducción de variedades susceptibles de cultivarse en forma mecanizada y rendir más que las variedades tradicionales, con base en el uso de agroquímicos.

La utilización del maíz híbrido revolucionó la producción de ese grano en Estados Unidos desde los años treinta. Sin embargo, su introducción a México no logró al principio los mismos resultados. Con apoyo de la Fundación Rockefeller se inició el programa de investigación que daría lugar a la Revolución Verde. La Oficina de Estudios Especiales de la Secretaría de Agricultura, responsable de ese programa, sólo empezó a distribuir materiales híbridos en 1948.

El mejoramiento del maíz en la época de la Revolución Verde estuvo acompañado por una serie de medidas y programas, como la producción oficial de semillas, a través de la Comisión Nacional de Maíz, el establecimiento y desarrollo del Servicio de Extensión Agrícola; el otorgamiento de créditos blandos gubernamentales de corto y mediano plazo a la producción de maíz con los nuevos paquetes tecnológicos; la producción nacional de fertilizantes; el sistema de acopio CEIMSA-ANDSA-CONASUPO con sus precios de garantía, el control a las importaciones de maíz etcétera. A fines de los años sesenta se instaló en México la sede del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), que fue el bastión para la experimentación en el mejoramiento de semillas asociado con técnicas de alto uso de insumos.

Inicialmente, estas técnicas se orientaron a los cultivos de riego para obtener altos rendimientos. El maíz se empezó a sembrar como cultivo intensivo con riego, sobre todo en Tamaulipas, El Bajío (Michoacán, Querétaro y Guanajuato) y los valles irrigados de Sonora, Sinaloa y Guerrero, o bajo temporal favorable en Jalisco y Veracruz. Pero algunas de esas prácticas, junto con los apoyos oficiales otorgados, se extendieron, principalmente a partir

de la década de los sesenta, también a la milpa en tierras de temporal.

El resultado inmediato fue un aumento notable de los rendimientos, pero con el tiempo empezaron a menguar. De acuerdo con las cifras oficiales, los rendimientos promedio de grano fueron mayores bajo riego (3.2 ton/ha) que en tierras de temporal (1.63 ton/ha), pero se quedaron muy por debajo de su potencial. En Estados Unidos, por ejemplo se logran 15 o más ton/ha.

La tendencia a la intensificación de todos los sistemas maiceros, incluso los temporaleros indígenas más remotos, contribuyó inicialmente a incrementar la producción, pero pronto condujo al deterioro de los recursos naturales, particularmente en las zonas agrícolas más intensivas.

Las políticas instrumentadas para desalentar la rotación, los descansos cortos y la asociación de cultivos contribuyeron al agotamiento progresivo de los suelos. Durante la revolución verde se privilegió el incremento de fertilidad mediante la aplicación de químicos que a corto plazo aumentaron los rendimientos, en detrimento de otras prácticas. A largo plazo la productividad empezó a disminuir por erosión, pérdida de fertilidad particularmente en algunas zonas como es el caso del estado de Guanajuato y el noroeste de México. El uso intensivo de la maquinaria generó la compactación de suelos, reduciendo las oportunidades de la planta desde el desarrollo de su raíz. Los suelos resultaron doblemente afectados por la mecanización: además de la compactación, surgió la necesidad de eliminar la vegetación que estorbaba para las labores mecanizadas, incrementando la erosión. El uso intensivo de agroquímicos redujo al mínimo las condiciones de vida de los diversos organismos y microorganismos que habitan en el suelo. Con el tiempo, el resultado en muchas regiones con suelos desestructurados, inertes, agotados, contaminados e incapaces de sostener los rendimientos de los cultivos.

Una parte considerable del aumento de la superficie de riego se hizo con base en bombeo de mantos freáticos, muchas veces fósiles, lo cual, aunado al mal manejo de riego, provocó el ensalitramiento de amplias superficies de las mejores tierras.



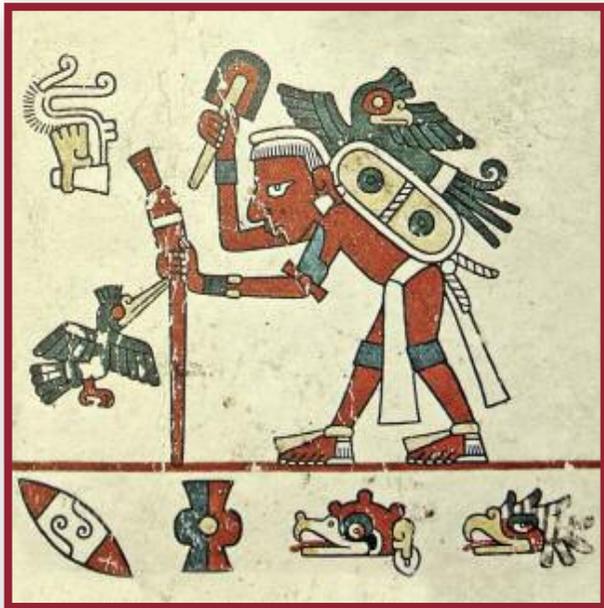
(Fotografía: Carmen Loyola)

El tratado de Libre Comercio de América del Norte (TLCAN)

México ha sufrido profundos cambios desde que se inició a mediados de los noventa el Tratado de Libre Comercio de América del Norte (TLCAN). Las implicaciones de este tratado para la agricultura mexicana han consistido en: a) el retiro de subsidios directos para el sector agrícola, b) la modificación del artículo 27 de la Constitución, el cual regulaba la tenencia de la tierra y c) la desaparición de instituciones públicas de servicio que antes ofrecían asistencia técnica para el cultivo del maíz. Para México el TLCAN ha significado un cambio estructural en su economía (Schwedel, 1992).

A partir de la entrada en vigor del TLCAN (1994) lo más notable en el caso de la agricultura ha sido el impetuoso crecimiento de las importaciones, particularmente los granos. Mientras en 1987 y 1993 llegaron a 52 millones de toneladas, entre 1994 y 1999 ascendieron a 90 millones, un incremento de casi el 40 %. Las importaciones de maíz pasaron de 17 a 30 millones de toneladas en ese lapso, con un incremento cercano al 70% (Bartra, 2003). El maíz que se importa es de baja calidad para consumo humano y está contaminado con aflatoxinas. Esta tendencia indica que el productor marginal de maíz tendrá cada vez más problemas para sostener su producción y consecuentemente la diversidad del maíz.





Sembrador
Códice Fejérváry Mayer - BMNAH
Fotografía: Carmen Loyola

3 ASPECTOS SOCIOECONÓMICOS Y CULTURALES

Luz María Mera Ovando



Marco económico

En México, la conservación de las razas nativas del maíz al interior de las parcelas de cultivo de los propios agricultores, tiene un valor económico especial como base de la repro-

ducción del cultivo (Nadal y Wise, 2004). El maíz abarca la mitad del total de la superficie destinada a los demás cultivos juntos, 7.4 millones de hectáreas (Cuadro 3). Tomando en cuenta la información del Atlas Nacional de México (UNAM, 2007), los espacios dedicados al cultivo del maíz son los espacios

Cuadro 3. Superficie cosechada de maíz en ciclos PV-OI considerando tierras de riego y temporal.

Destino de producción	2004 (Ha)	2005 (Ha)	2006 (Ha)
Grano semilla	66	10	64
Grano blanco	7,393,742.56	6,214,093.50	6,821,775.99
Grano amarillo	258,627.27	364,075.33	425,684.85
Grano de color	445	20,523.50	37,355.40
Grano pozolero	4,995.00	6,247.00	10,025.80
Palomero	NR	787.7	425
Forraje achicalado	21,500.00	2,610.00	65,522.00
Forraje en verde	279,394.76	286,823.90	267,085.51
Forraje seco	10,066.71	24,439.25	18,623.50
Subtotal	7,968,835.83	6,919,360.88	7,646,562.05
Superficie total cosechada con otros cultivos	14,806,134.51	13,132,248.35	14,471,579.07

(Fuente: SAGARPA, 2008. Anuario Estadístico de la Producción Agrícola)



Cuadro 4. Producción agrícola del maíz (toneladas) por estado cada cinco años, de 1990, 1995, 2000 y 2005. Se enlistan los estados por orden de producción.

1990		1995		2000		2005	
Estado	Producción	Estado	Producción	Estado	Producción	Estado	Producción
México	2,397,144.00	Jalisco	2,231,290.00	Sinaloa	2,319,475.00	Sinaloa	4,192,845.65
Jalisco	2,226,388.00	México	2,146,471.00	Jalisco	2,158,926.00	Jalisco	2,620,009.94
Puebla	1,077,138.00	Sinaloa	2,027,474.00	Chiapas	1,887,369.74	Chiapas	1,402,833.28
Chiapas	1,075,348.00	Chiapas	1,696,001.00	México	1,757,710.33	Michoacán	1,309,695.48
Michoacán	904,757.00	Michoacán	1,293,058.00	Veracruz	1,242,283.61	México	1,211,436.01
Veracruz	846,122.00	Guerrero	1,112,254.00	Guerrero	1,181,463.19	Guerrero	1,195,169.25
Guerrero	828,356.00	Veracruz	1,104,281.00	Michoacán	1,103,374.11	Guanajuato	1,037,034.72
Guanajuato	666,431.00	Puebla	1,063,857.00	Puebla	925,136.39	Veracruz	888,843.45
Tamaulipas	658,631.00	Guanajuato	824,005.00	Oaxaca	817,497.00	Puebla	777,757.33
Zacatecas	458,416.00	Tamaulipas	818,609.00	Guanajuato	652,660.55	Tamaulipas	711,304.44

Fuente: SAGARPA 2008. Anuario Estadístico de la Producción Agrícola

de la economía campesina. Prácticamente tres millones de personas trabajan en el cultivo del maíz, equivalente a más del 40% de la fuerza de trabajo del sector agrícola o cerca de un ocho por ciento del total de la fuerza laboral de México. (Nadal y Wise, 2004; UNAM, 2007; SAGARPA, 2008).

Las instituciones gubernamentales mexicanas registran dos objetivos para la producción de este cereal (grano y forraje) ver Cuadro 3.

En relación a los estados del país con mayor producción la información obtenida en los últimos diez años, muestra que a partir de la entrada en acción del TLC, los estados no maiceros tradicionales obtuvieron mayores niveles de producción, alcanzando los primeros lugares y, desplazando a estados que destinan gran parte de su producción al autoconsumo, llamados típicamente maiceros, como Oaxaca, Guerrero, Yucatán, Michoacán, Chiapas y San Luis Potosí (Cuadro 4).

Usos

Desde la época precolombina los antiguos pobladores hacían uso del teocintle y el maíz de los que

tal vez se bebía el jugo dulce de la caña. Por selección humana, se llegó a producir un maíz primitivo, que se consumía de diversas maneras. Una de ellas era sencillamente calentarlo hasta que la semilla explotara en la forma que hoy conocemos como “palomita de maíz” es probable que también se moliera hasta producir harina. Sin duda, el proceso de nixtamalización para la elaboración de la masa para tortillas y tamales es uno de los grandes logros de las culturas mesoamericanas, al favorecer la biodisposición del calcio, aminoácidos y la niacina (Iltis, 2000; Vargas, 2007).

Para la época anterior a la conquista española ya los habitantes de Mesoamérica efectuaban un aprovechamiento integral del maíz. Martín del Campo (1945; 1954-1955), hace comentarios sobre las principales plantas que empleaban los indígenas precortesianos en su alimentación, entre dichas plantas menciona al maíz o *centli*, como el cultivo fundamental de América. Los granos, las hojas, los tallos, las espigas del maíz, se utilizan con diferentes propósitos. Todas las partes de la planta, incluyendo raíces y horcones, sirven como abono o combustible. La caña se utiliza en la construcción como también



en el tallado de bellas figuras (incluyendo algunos Cristos presentes en iglesias), se le utiliza como medicina, ha servido de envoltura, abono, combustible, bebida refrescante o embriagante. La hoja sirve como envoltura de tamales, para fabricar objetos rituales o artesanales como recipientes y para amarrar manojos de hierbas y especias, por muchos años los cigarros venían envueltos en hojas de tomoxtle. El olote, corazón de la mazorca se emplea como combustible y alimento para animales, como herramienta para desgranar las mazorcas, pulir madera y piezas de alfarería, o como tapón de recipientes. El maíz también se emplea con propósitos medicinales, para curar diversos males del cuerpo y del alma. En fin, sus usos tradicionales parecerían infinitos (Esteva, 2003).

Siendo el cultivo básico de la dieta mesoamericana la diversidad de platillos es muy amplia. En 1982, el Museo de Culturas Populares, editó un recetario que contiene 605 recetas provenientes de todos los estados. Posteriormente Alarcón *et al.* (2001), revisaron las publicaciones sobre la gastronomía indígena y popular de México editadas por el Consejo Nacional para la Cultura y las Artes de 23 pueblos indios, unificaron la información, agrupando las recetas en los siguientes temas: tamales, tortillas y atoles, los cuales en total agrupan 250 platillos.

Aún cuando, el agrupamiento parece sencillo cada uno a su vez se puede fragmentar en varias categorías, por ejemplo: tortillas por su maíz y color, por su forma y tamaño, por la manera de elaboración, por el modo de cocción. Un ejemplo de esta diversidad se presenta en Oaxaca, donde existen maíces con usos específicos (Figuras 1a y 1b, Aragón, 2006).

Usos no alimenticios del maíz

Industriales

Actualmente la industria utiliza el maíz como forraje en la alimentación de grandes hatos, y en la obtención de compuestos químicos que son comercializados en alimentos, medicinas y cosméticos: miel de maíz, azúcar de maíz, dextrosa, almidón o fécula,



Figura 1a. Indígena zapoteca mostrando totopos elaborados con maíz Zapalote Chico y Coco en San Pedro Comitancillo, Oaxaca. (Foto: Flavio Aragón)



Figura 1b. Empanadas de amarillo elaboradas con maíz Bolita en la comunidad de San Isidro Zegache, Ocotlán, Oaxaca. (Foto: Flavio Aragón)

aceite, color caramelo, dextrina, malto dextrina, ácido láctico, sorbitol, y etanol. Por otro lado, se le considera un recurso energético renovable, ya que de él se obtiene el etanol, un alcohol derivado de la fermentación del almidón del maíz que se utiliza principalmente como combustible de automóviles y camiones (Esteva, 2003).





Figura 2. Artesanías elaboradas con totomoxtle en la Ciudad de Oaxaca, Oaxaca. (Foto: Luz María Mera)

Remunerativos

En diferentes estados del país las vainas de las hojas que envuelven a las mazorcas, recientemente han adquirido importancia económica para tamales y artesanías, conocidas desde tiempos precolombinos como totomoxtle (Esteva, 2003).

El estudio de Villarreal (2002) muestra que en las calles de Tonalá uno de los centros artesanales más importantes de Jalisco se revisten los días de tianguis-jueves y domingos-con puestos de flores multicolores de diversos tamaños fabricados con hojas de maíz: girasoles, rosas, azucenas, alcatraces, nardos, orquídeas, tulipanes, margaritas, flores de cempasúchil, bugambilias, hortensias y otras variedades fruto del trabajo de artesanas y artesanos, en su mayoría del pueblo de San Cristóbal Zapotitlán, localizado en la ribera de la Laguna de Chapala. Además, podemos encontrar muñecas de distintos tipos y tamaños, unas bautizadas como marías, inditas,

jalisquillas, lupitas o chalupas, y otras semejan bailarinas, payasos, mariachis u otras figuritas. También se venden diversas frutas hechas con hojas de maíz y arreglos florales, algunos enmarcados en sopladores de palma, otros instalados en bases de madera y entretrejidos en pequeños troncos de árbol barnizados, otros más en canastas. En época navideña se multiplica la venta, por lo que se incluyen nacimientos, angelitos para colgar en los árboles de Navidad, esferas de distintos colores y coronas fabricadas con hoja de maíz trenzada adornada con moños coloridos, todo del mismo material (Figura 2).

Evidencias de la presencia del maíz en México

Los estudios arqueológicos e históricos demuestran la dinámica del maíz utilizado en la historia humana. La historia de la presencia de maíz en México

ha sido mejor comprendida por la gran cantidad de representaciones de la planta encontrados en los medios de comunicación de la época (esculturas, pinturas, mitos, festividades, ceremonias, etc.). Las excavaciones arqueológicas de los primeros asentamientos agrícolas, han permitido estructurar una historia evolutiva del maíz, al identificar los materiales botánicos presentes en ellos.

Evidencias históricas: Representaciones del maíz en la época prehispánica

Una de las primeras representaciones que recorrió el territorio de Mesoamérica fue la del dios olmeca del maíz, cuya cultura estaba fundada en el cultivo del maíz y floreció entre 1500 y 3000 años a.C. (Joralemon 1971; Florescano, 2003).

Las representaciones del dios del maíz son antropomorfas, incluyen en su cuerpo rasgos vegetales o zoomorfos. Ésta es una manera de significar que el dios posee las virtudes reproductivas, fertilizadoras o alimentarias de la planta; o la fuerza, la agresividad y el valor de un animal. En los campos de cultivo, en los templos y palacios de sus poblados, en sus grandes estelas y en los utensilios de barro cotidiano, proliferaron las representaciones del dios del maíz que significaban la fertilidad, el renacimiento, la abundancia, la riqueza y la vitalidad cósmicas (Florescano, 2003). (Figura 3).

Representación en mitos y códices

Los mitos configuran el pensamiento y el comportamiento que guían a los pueblos indios en su vida cotidiana, en su actividad intelectual, política, en sus creaciones artísticas. Hay múltiples formas de



*Figura 3. Códice Fejervary Mayer.
Ehécatl el hombre sentado representa la planta de maíz doblada. BMNAH. C. L.*



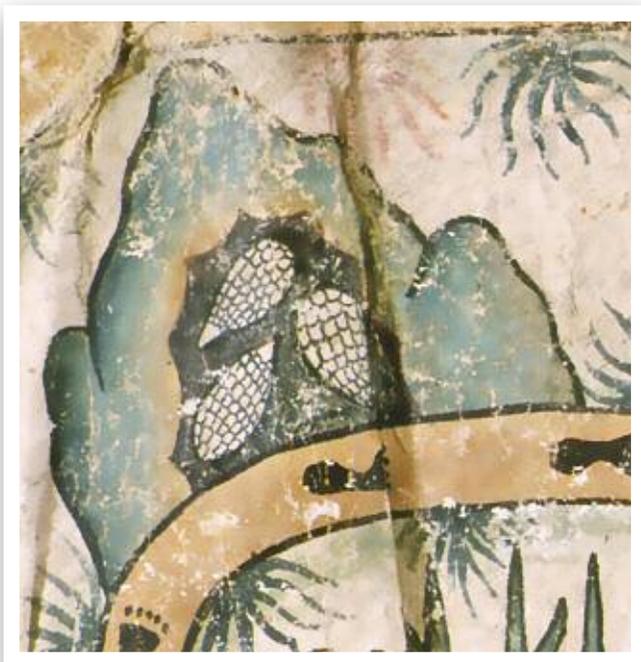


Figura 4. Códice Cuautinchan. (Foto: Robert Bye)

expresión del mito; pero la más acabada es el relato oral (López Austin, 2003).

El hombre otorgó al maíz el papel de protagonista en un buen número de relatos míticos, proporcionando una explicación adecuada a las preguntas fundamentales de su relación actual con la planta: *Sobre el origen del maíz; Sobre el origen del hombre; Sobre la inclusión del maíz en el ciclo de la vida y la muerte. Sobre la administración del maíz por los señores de la lluvia.*

Sobre el origen del hombre: En el Popol Vuh, documento correspondiente a los Mayas Quiché de Guatemala, y recopilado hacia finales del siglo XVI por Fray Francisco Ximénez (Saravia, 1965), legaron uno de los más bellos relatos registrados, en donde se cuenta que una vez que los dioses creadores poblaron el mundo con los animales del cielo y de la tierra, pidieron a sus criaturas que los reconocieran invocando sus nombres; pero sólo recibieron por respuesta graznidos y gorjeos. En castigo, los dioses enviaron a los animales a las barrancas y a los bosques, convirtiendo sus carnes en alimento. Tras su fracaso los dioses decidieron formar seres humanos. Después de varios intentos fallidos, hombres hechos de barro y después de

madera, no tuvieron éxito. Decidieron enviar al gato montés, al coyote a la cotorra *chocoyo* y al cuervo a traer las mazorcas amarillas y blancas de Paxil y Cayalá. Molieron el maíz, hicieron con la masa nueve bebidas, y con ellas crearon la carne y la sangre del primer varón y la primera mujer, su fuerza y su vigor. Las maravillosas criaturas fueron la primera madre y el primer padre, quienes pudieron reproducirse para llenar el mundo de seres que reconocen, alaban y alimentan con sus ofrendas a los dioses.

Códices

En el México prehispánico la palabra oral adquiría la trascendencia de lo perdurable al ser registrada en lo que llamamos códices. Estos manuscritos pictográficos representan una de las creaciones culturales más desarrolladas de las civilizaciones mesoamericanas, al registrar acontecimientos religiosos, históricos, administrativos y cartográficos.

La existencia de un dios mesoamericano del maíz es constante. Sus características se encuentran en la cabeza y consistían de elementos tales como representaciones de mazorcas, granos u hojas de dicha planta, ya sea mostrada en forma naturalista, esquematizada o idealizada. Muchas veces, como es de esperarse, ese ser se relaciona íntimamente con deidades de la tierra o del agua.

En el Códice cartográfico de Cuauhtinchan (MC2) del sureste de Puebla, México; se han descifrado datos sobre plantas y animales, utilizados por las culturas nómadas Chichimecas durante su migración de la porción correspondiente a Aridoamérica hacia la porción central de México (Mesoamérica). Cuando estos recursos aparecen en el MC2 en ambas porciones se habla de un plano de simetría; cuando por el contrario la unidad taxonómica sólo está presente en una de las porciones se sugiere un plano de asimetría. En el caso particular del maíz sólo se encuentra en la porción de Mesoamérica (asimetría), lo que corrobora la presencia de una agricultura ya establecida para el cultivo de la planta y se han relacionado los colores de las mazorcas pintadas en cuevas (Figura 4), con las mazorcas actuales cultivadas en la zona, cuyo significado ha sido como



reservorio de los bienes, a lo largo de una ruta de traslado entre las culturas del centro y del sur de México (de Cholula, Puebla a Oaxaca) (Yóneda, 1997; Bye y Linares, 2007).

Transformaciones culturales de la época colonial

Durante la época colonial, los Tlacuilos, maestros en el arte de escribir, continuaron pintando los aspectos de la cultura y el desarrollo histórico de los pueblos mesoamericanos (Valle, 1997). Los códices presentaban un lenguaje glífico-literario (iconos y texto), además de algunas representaciones pictóricas todavía dentro de la tradición autóctona mesoamericana. Los documentos se escribieron en caracteres latinos que permiten, a través de las tradiciones registradas en ellos, conocer la importancia que dicha planta tuvo no sólo como alimento sino también en las cosmogonías y en otros aspectos de las religiones prehispánicas.

Las representaciones y descripciones que Sahagún (1970) presenta en el Códice Florentino son los más conocidos respecto a las tradiciones del modo de vida de la población prehispánica de la cuenca de México al inicio del siglo XVI. Las cocinas y utensilios descritas por los informantes de Sahagún se parecen mucho a los espacios y objetos tradicionalmente empleados para estos menesteres en la actualidad en las zonas rurales del país: el tlecuil con su comal; el metate y metlapil y las actividades llevadas a cabo para la preparación del maíz para su consumo en diversas formas.

Como se mencionó en la descripción de las modificaciones técnicas del cultivo de maíz, durante un periodo relativamente corto, de aproximadamente tres siglos, los pueblos mesoamericanos se transformaron en núcleos con nuevas características socioculturales, económicas y políticas. Sin embargo, los cultivos principales, incluyendo maíz, frijol, chile y calabaza entre muchos otros, no dejaron de ser importantes para la población indígena. El cultivo del maíz, poco a poco se fue concentrando en las zonas de más densa población nativa, como los valles de Atlixco, Puebla, Tlaxcala, México y

parte de Morelos. El maíz en particular nunca dejó de ser el producto básico en la alimentación indígena, y los españoles se vieron obligados a destinar parte de las tierras para la producción del maíz y parte para la del trigo. Incluso, en algunos casos de escasez grave se llegó a requerir el cultivo del maíz, exigiendo el tributo en maíz en lugar de dinero (Lira y Muro, 1976).

A partir de 1575, la hacienda comenzaba a adquirir fuerza como sistema productor y concentrador de bienes, tanto para el consumo regional como la exportación. A mediados del Siglo XVII, la producción agrícola ya no se concentraba en manos de la población indígena. La agricultura indígena se veía forzada a ceder ante la superioridad técnica, organizativa y económica de la hacienda. Sin embargo, el maíz nunca dejó de ser el cultivo obligado para la población indígena y mestiza, además de ser el ingrediente básico de diversas tradiciones culinarias regionales en desarrollo (McClung, 1997).

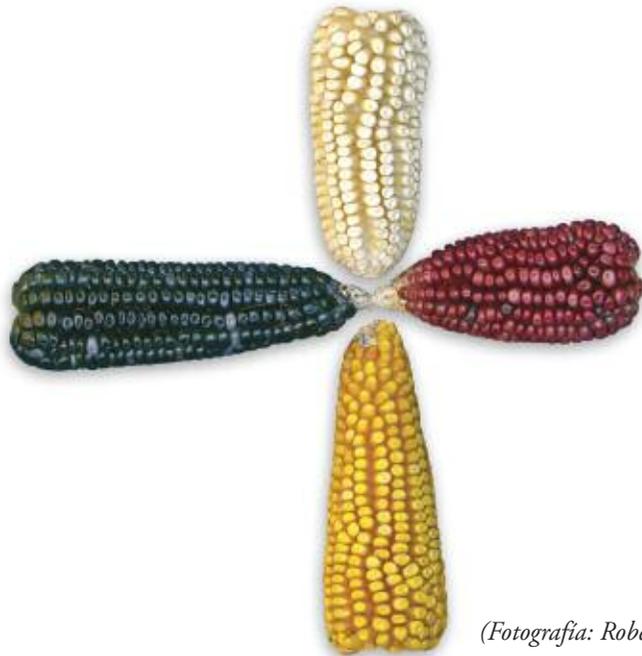
Ritos y simbolismos del maíz entre grupos indígenas actuales

El cultivo del maíz proporciona el contexto cultural dentro del cual se transmiten los valores familiares, del grupo y del trabajo. El ritual es un acto de poder en lo simbólico, en donde el grupo social participante reitera y afirma su identidad y su existencia. Reitera la dependencia de los humanos hacia lo sagrado, pero favorablemente bajo el principio de



(Fotografía: Robert Bye)





(Fotografía: Robert Bye)

dar para recibir entre iguales. En algunos rituales se construye una visión unitaria entre el hombre-trabajo-naturaleza y lo sagrado. Se percibe la naturaleza de una visión social que integra al hombre dentro de su lógica. Con frecuencia los investigadores preguntan a sus informantes indígenas el ¿por qué? de sus acciones en el contexto ritual; la respuesta también con frecuencia, es: porque es la costumbre (Galinier, 1990) o somos gente de costumbre (Boege, 1987).

¿Por qué enfatizar las creencias y costumbres milenarias de grupos étnicos en un México en vías de modernización como lo hace Galinier (1990)?:

1) Los grupos étnicos son los guardianes del germoplasma *in situ* de las razas de maíz el cual contiene el potencial para diversificar aún más la especie.

2) A pesar del impacto del cambio cultural los mexicanos mantienen las tradiciones, especialmente las alimenticias, de la cual el maíz proporciona una base fundamental para platillos regionales y estacionales, que se ven reflejadas en las fiestas patronales en las épocas de cosecha del cereal.

En suma, el maíz y sus múltiples manifestaciones son símbolos de las sociedades que se han desarrollado en el territorio americano desde hace más de 10,000 años.

Evidencias arqueológicas

Las investigaciones arqueológicas en América han centrado su atención en conocer cómo ha sido el proceso de desarrollo o proceso evolutivo asociado con la domesticación de plantas y en particular con la agricultura del maíz (Staller, 2006).

Los avances y resultados de estas investigaciones son sintetizadas por Staller (2006) ellos compilan trabajos de varios autores donde se menciona que:

1) la importancia de maíz en el periodo paleolítico estaba más relacionado con el desarrollo del proceso sociocultural que como fuente alimenticia. Registros arqueo-botánicos sugieren que en Mesoamérica el cereal cultivado más antiguo fue una especie de *Setaria*, un tipo de mijo que fue una fuente de alimento muy importante. Se reporta por Callen (1965, 1967) que fue reemplazado por el maíz en 5000 AC., pero continuó invadiendo los campos de cultivo y que fue utilizado como cereal en el noroeste de México, donde fue sembrado por los habitantes de la cueva de Ocampo hace 6000 años. Los primeros cultivos que predominaron por mucho tiempo en la dieta prehispánica fueron calabaza, frijol y chile. El maíz fue ganando terreno poco a poco. La calabaza fue



domesticada primero en Oaxaca por grupos recolectores y cazadores hace 10,000 años. El maíz se domesticó 3,000 años más tarde (Harlan, 1975; Smith, 2001; Piperno y Flannery, 2001; Pickersgill, 2007).

2) Las evidencias botánicas han influenciado históricamente la interpretación arqueológica presentada en diferentes teorías generadas sobre el origen del maíz. Los restos más antiguos encontrados en las excavaciones han sido estudiados por diversas investigaciones que han hecho uso de nuevos métodos y técnicas; tales como el análisis de ADN, el isótopo estable del Carbono 14 y el acelerador espectrofotométrico de masas, los cuales han permitido avalar o rechazar estas teorías. De acuerdo a lo anterior, actualmente prevalecen dos teorías alternativas: a) la que propone que el maíz tuvo un origen multicéntrico, es decir, que existieron varios centros de domesticación a partir de diferentes poblaciones de teocintle hace unos 8,000 años y; b) la teoría del evento único de domesticación (unicéntrica) que propone que las poblaciones del teocintle de la raza Balsas o subespecie (*ssp.*) *parviglumis* localizadas en el centro de la cuenca del Balsas (oriente de Michoacán, suroeste del estado de México y norte de Guerrero) dieron origen al maíz. Esas dos teorías están asociadas a cómo se originó y diversificó el maíz en sus diferentes formas para adaptarse a condiciones ambientales y culturas específicas.

El Capítulo 4 presenta una síntesis de ¿cómo fue? el desarrollo de las teorías que anteceden la concepción de estas teorías alternativas. Al mencionar los elementos de cada una de ellas se hará referencia a la información botánica y arqueológica que las sustentaron en su momento. Aquí sólo se nombrarán las excavaciones que han sido consideradas muy relevantes, debido a sus valiosas aportaciones que son: la Cueva del Murciélago en Nuevo México (Mangelsdorf y Smith, (1949); Mangelsdorf *et al.* 1967); la Cueva de la Perra al noreste de Tamaulipas (Mangelsdorf *et al.* 1956, 1964, 1967); la de Romero y Valenzuela, cerca de Ocampo en Tamaulipas estudiadas por Richard MacNeish en los años cincuenta y sesenta (Mangelsdorf *et al.*, 1967)

Dos excavaciones han sido consideradas muy relevantes, éstas son las desarrolladas por: Richard

MacNeish (1967) en Tehuacán, Puebla y por K. V. Flannery (1986) en Mitla, Oaxaca.

Los estudios de MacNeish (1967) proveen la secuencia arqueológica más antigua y completa de maíz, como de la prehistoria e historia humana en Mesoamérica, debido al periodo de tiempo que reportan (7,000 años) por su aparente integridad estratigráfica ya que nos muestran una secuencia completa de los registros más antiguos de maíz silvestre hasta las razas contemporáneas que actualmente se cultivan en la región (Benz, 2006; Beadle, 1980). Las cuevas donde MacNeish y colaboradores realizaron sus excavaciones se encuentran en Coxcatlán, en el valle semiárido de Tehuacán. Sus colaboradores localizaron, excavaron y analizaron restos macro-arqueológicos de diferentes grupos biológicos estableciendo una cronología de 7,000 AP (antes del presente) a 1,500 AP al datar los inicios de la agricultura y del origen del maíz. En el caso particular del maíz los colaboradores fueron Paul Mangelsdorf y Walton Galinat. Las aportaciones de sus estudios se resumen en la identificación de materiales ya domesticados de maíz correspondientes a aproximadamente 15 razas, las cuales se piensa continuaron hasta el momento de la conquista española. Una fuerte crítica a estos estudios, referentes al origen del maíz, fue la ausencia de teocintle considerado el pariente silvestre más cercano al maíz. Por lo que, la explicación es que el maíz encontrado en esta área es resultado de una domesticación temprana a partir de teocintle pero que tuvo lugar fuera de la zona del propio Valle (Galinat, 1985b).

Los estudios de Flannery (1986) en los Valles Centrales de Oaxaca (Guila Naquitz), se llevaron a cabo en una zona semiárida con abundantes registros de plantas comestibles. Los periodos fechados en esta zona son de 5,420 AP. En el caso del maíz Piperno y Flannery (2001) los fechan de 6,250 a 5400 AP. La morfología de los registros de maíz permiten sostener que la domesticación inicial ocurrió alguna vez durante la mitad y término del periodo Arcaico, antes de que el maíz apareciera en Guila Naquitz (Benz, 2006).

Los resultados que se obtuvieron de estos trabajos arqueológicos han sido considerados como referencia para la primera descripción de razas de México preparado por Wellhausen *et al.* (1951).





Cénteotl
Códice Rios o Vaticano - BMNAH
Fotografía: Carmen Loyola

4 TEORÍAS SOBRE EL ORIGEN DEL MAÍZ

Takeo Angel Kato Yamakake



El controvertido tema del origen del maíz empezó a finales del siglo XIX cuando Ascherson en 1895 (Mangelsdorf y Reeves, 1939) propuso la hipótesis de que el teocintle era el ancestro del maíz (Figura 5). Posteriormente, varias teorías fueron propuestas sobre este tópico. La idea de un ancestro común para el maíz, teocintle y *Tripsacum* fue promovida al principio del siglo XX (Weatherwax, 1918). La hipótesis de que el maíz fue domesticado de un maíz silvestre es parte de la teoría tripartita (Mangelsdorf y Reeves, 1939). La teoría del “anfidiplóide” propuesta por Anderson (1945) postula que un maíz primitivo se originó en el sureste de Asia mediante la hibridación y duplicación genómica de dos especies cada una con cinco pares de cromosomas, tales como *Coix* y *Sorghum*. Andres (1950), después de que descubrió en Argentina una forma débil de un maíz tunicado llamado “semivestidos”, sugirió que este tipo de maíz fue el ancestro del maíz moderno. Finalmente Singleton (1951) sugirió que el mutante denominado “corn grass” puede mostrar algunos de los caracteres primitivos de tipo ancestral.

Goodman (1965), después de haber revisado ampliamente las teorías en curso sobre el origen del maíz, concluyó que “hasta que se conozca más acerca de las relaciones de la genética y morfología entre las Maydeae americanas y orientales, y las

Andropogoneae, escribir una historia de la evolución del maíz y/o sus parientes continuará siendo semejante a un intento por completar un rompecabezas con las tres cuartas partes de sus piezas ausentes”. Parece que desde cuando se escribió esta conclusión, muchas piezas del rompecabezas han sido encontradas, aunque no significa que el panorama final ha sido completado. Sin embargo, después de dos décadas Goodman (1988) hace una nueva revisión de la literatura sobre la historia y evolución del maíz y aún encuentra que a pesar de muchos estudios hechos y propuestas de teorías hasta entonces, todavía no existe consenso acerca de cómo y dónde ocurrió el origen y evolución temprana del maíz. El único avance real que ha ocurrido en ese lapso de tiempo ha sido el llegar a un gran consenso de que el teocintle y, en especial el teocintle anual mexicano, es el ancestro del maíz cultivado.

Actualmente la mayoría del pensamiento concerniente al origen del maíz considera únicamente tres de las teorías antes mencionadas (Galinat, 1971). La teoría más antigua del teocintle de Ascherson es apoyada por Beadle (1972), Galinat (1971, 1972, 1973, 1992, 1994, 1995), Goodman, (1988), Iltis (1972), de Wet y Harlan (1972), Kato (1976, 1984), McClintock (1978), Doebley *et al.* (1983, 1985, 1990), Matsuoka *et al.*





Figura 5. La planta del teocintle. A. Vista general de la planta. B. Inflorescencia femenina "mazorca" inmadura descubierta. C. Inflorescencia femenina "mazorca" madura. D. Cápsulas de fruto "granos" dispersos. (Fotografías: Takeo Angel Kato Yamakake)

(2002); la teoría tripartita en su forma modificada ha sido mantenida por Mangelsdorf *et al.* (1981) y Wilkes (1979); y la teoría del ancestro común ha sido mantenida viva por Weatherwax (1918, 1955) y Randolph (1952, 1955, 1959, 1976).

Teoría tripartita

La teoría tripartita postula: 1) que el maíz cultivado fue domesticado de un maíz silvestre palomero-tunicado sin nudos cromosómicos; 2) que el maíz sin nudos cromosómicos se hibridó con el *Tripsacum* que tiene muchos nudos cromosómicos terminales dando origen a un nuevo tipo de planta, el teocintle; 3) que la hibridación directa de maíz con *Tripsacum* o la introgresión de germoplasma de *Tripsacum* vía teocintle a maíz dio origen a la mayoría de

los tipos modernos de maíz que existen en América (Mangelsdorf y Reeves, 1939, 1959 a,b,c; Mangelsdorf, 1947, 1958, 1961, 1974; Reeves y Mangelsdorf, 1959 a,b).

Que el maíz tunicado es monstruoso y estéril han sido dados por Weatherwax (1955b) y Randolph (1955, 1959) como evidencia de que no podría existir el maíz silvestre postulado por la teoría tripartita, porque un maíz con esas características no sería capaz de sobrevivir en la naturaleza. Esta objeción contra la postulación del maíz tunicado ha sido explicada por el descubrimiento de que el *locus Tu* es complejo y que hay varios alelos y genes modificadores que hacen al carácter tunicado menos monstruoso y más fértil (Mangelsdorf, 1947, 1958, 1974; Mangelsdorf y Reeves, 1959 a; Mangelsdorf y Galinat, 1964). Estos descubrimientos demuestran el



hecho de que la expresión fenotípica del *locus* de un gene puede ser modificado de una manera dada mediante la estructuración de un fondo genético apropiado. Brieger *et al.* (1958) también han objetado que como no se ha encontrado el tunicado dominante en un tipo racial especial, sino que puede ocurrir en un campo de maíz ordinario, parece probable que sea una mutación reciente.

La mayor dificultad de la teoría tripartita, sin embargo, parece residir en su segundo postulado, de que el teocintle fue originado de la hibridación entre un maíz silvestre, sin nudos cromosómicos, con *Tripsacum*, con cromosomas con muchos nudos terminales, y que esta parte ahora ha sido rechazada por uno de sus autores (Mangelsdorf, 1974). A continuación se dan algunas de las objeciones históricas para este postulado moribundo. Los híbridos maíz-*Tripsacum* conocidos han sido obtenidos artificialmente y sólo con la ayuda de técnicas especiales que hacen la ocurrencia natural de la hibridación improbable. Los híbridos obtenidos generalmente son muy estériles. De hecho, no se han encontrado híbridos maíz-*Tripsacum* naturales que pudieran evidenciar que el *Tripsacum* pudo haber participado en el origen del maíz; sin embargo, existe el caso de *T. andersonii* en que se ha encontrado que consta de 64 cromosomas de los cuales 54 forman bivalentes y 10 se presentan en forma de univalentes (Levings, Timothy y Hu, 1976; Dewald y Kindiger, 1998); además, los estudios morfológicos y taxonómicos de de Wet *et al.* (1976, 1983) y moleculares de Talbert *et al.* (1990) y Larson y Doebley (1994) han proporcionado evidencias que indujeron a la interpretación de que esta especie es un híbrido intergenérico entre *Tripsacum* y maíz, aunque todavía no está claro qué especie del primero y qué tipo del segundo fueron los progenitores. Entonces, *T. andersonii* no pudo haber estado involucrado en el origen del maíz por dos razones: a) si el maíz fue uno de sus progenitores, el origen de esta especie debe haber ocurrido posterior a la domesticación del maíz cultivado; y b) *T. andersonii* es poliploide, macho estéril y se propaga vegetativamente. Por otro lado, los híbridos artificiales entre maíz y *Tripsacum* no han mostrado que producen una progenie de tipos de plantas semejantes al teo-

cintle (Weatherwax, 1955; Randolph, 1952, 1955, 1959; de Wet y Harlan, 1972). También la cápsula de los frutos de teocintle es mucho más especializada y difiere de la de *Tripsacum* respecto a su grado de endurecimiento, el desarrollo de los poros de la raíz y la plúmula y en el método de la desarticulación del raquis, caracteres que han sido importantes en la supervivencia evolutiva del teocintle en la naturaleza. Por lo tanto, si el teocintle es producto híbrido del maíz y el *Tripsacum*, como alguna vez lo postuló la teoría tripartita, es difícil explicar, satisfactoriamente, por qué las cápsulas de los frutos del teocintle y *Tripsacum* no muestran similitud en su morfología (Galinat, 1970, 1971).

Ha sido establecido por de Wet *et al.* (1972) que “aun cuando la transferencia de genes de *Tripsacum* a maíz es posible, sería extremadamente difícil que se logre en la naturaleza. Las semillas híbridas tienen un endospermo poco desarrollado y la probabilidad de que produzcan descendencia viable en competencia natural es realmente pequeña. Además, tanto la selección gametofítica como la esporofítica contra la introgresión operan siempre que quedan trazas de contaminación de *Tripsacum*”.

Otra evidencia que debilita el concepto de un origen híbrido del teocintle está relacionada con los hallazgos controvertidos respecto de la asignación del grano de polen fósil al maíz o al teocintle. Barghoorn *et al.* (1954) e Irwin y Barghoorn (1965), examinando polen fósil del suelo en las barrenas de perforaciones profundas en el Palacio de Bellas Artes en la ciudad de México, han encontrado granos grandes de polen que ellos interpretaron como granos de polen de un maíz antiguo que estuvo creciendo ahí mucho antes de la domesticación de esta planta. Sin embargo, hay algunos estudios que contradicen esta conclusión. Kurtz *et al.* (1960) encontraron que los factores ambientales influyen tanto en la longitud del eje como en el diámetro del poro de los granos de polen, concluyendo que la diferenciación entre polen de maíz, teocintle y *Tripsacum* con base en estas características no siempre es confiable. También Galinat (1973) ha ofrecido datos sobre tamaño de granos de polen mostrando que el polen de teocintle tiene una gran amplitud en variación y que tres muestras





de polen (un teocintle mexicano y dos guatemaltecos) tuvieron un diámetro promedio más grande que el polen del nivel más bajo de la Cueva del Murciélago (Bat Cave, Nuevo México). Estos descubrimientos claramente muestran que el polen fósil de la ciudad de México no pertenece necesariamente a plantas de maíz, pero que igualmente pudo ser asignado al teocintle.

Muchos restos arqueológicos de maíz han sido encontrados en diferentes lugares en América, y entre los más numerosos y completamente estudiados probablemente son aquellos de Mangelsdorf y Smith (1949) y Mangelsdorf *et al.* (1967) en la Cueva del Murciélago (Bat Cave) en Nuevo México; aquellos de Mangelsdorf y Lister (1956) en Swallow y otras cuevas en el noroeste de México; y aquellos de Mangelsdorf *et al.* (1956, 1964, 1967) en la Cueva de la Perra en el oriente de Tamaulipas, y varias cuevas en el Valle de Tehuacán en México. En todos estos casos, se ha observado que los restos más antiguos en cada localidad invariablemente no muestran señales de características morfológicas llamadas “tripsacoides” en forma de raquis y glumas endurecidos de los olotes. Este hecho ha sido interpretado en el sentido de que el maíz domesticado temprano no estaba contaminado con germoplasma de *Tripsacum*, y que posteriormente esta introgresión ocurrió directamente de *Tripsacum* o indirectamente mediante el teocintle. La naturaleza de las especies de *Tripsacum* actuales se ha interpretado de dos maneras. Weatherwax (1917, 1918, 1935, 1955), con base en aspectos morfológicos, ha propuesto que el maíz, teocintle y *Tripsacum* fueron originados por algún ancestro común mediante una “evolución divergente ordinaria” que produjo las diferencias entre ellos por “aborción diferencial de órganos durante el desarrollo”.

Esta hipótesis de Weatherwax (1917, 1918, 1935, 1955) también sugiere que las especies de *Tripsacum* actuales forman series poliploides con un número cromosómico ancestral de $x=9$ el que, a su vez, se originó de alguna manera de una fuente ancestral de las Maydeae americanas con $x=10$. La segunda interpretación, más ampliamente aceptada y mejor apoyada mediante evidencia experimental,

considera que el $n=18$ de las especies de *Tripsacum* son de origen aloploiploide antiguo. La primera versión de esta hipótesis considera que los progenitores de *Tripsacum* son dos especies de una planta andropogonácea, que incluye al género *Manisuris* (Anderson, 1944; Stebbins, 1950). Después de las comparaciones citogenéticas de los genomas de maíz y *Tripsacum*, Galinat *et al.* (1964), y de nuevo modificado por Galinat (1974), sugieren que *Tripsacum* se originó como un anfidiplóide de una cruce amplia entre una especie parecida a *Manisuris* y una especie parecida a *Zea*. Esta hipótesis es apoyada por estudios de mapeo intergenómico como sigue: 1) hay varios cromosomas de *Tripsacum* que parecen ser completamente ajenos a maíz (o teocintle) en un cruzamiento de mapeo comparativo, y 2) aunque hay una reorganización entre los genomas de maíz y *Tripsacum* comparten grupos de ligamiento cortos en común (Galinat, 1974). Si alguna especie del género *Zea* es un progenitor del género *Tripsacum*, entonces obviamente *Zea* es más viejo que *Tripsacum*.

Está claro, sin embargo, que *Tripsacum* es también un género muy antiguo, como se evidencia adicionalmente por su muy desarrollada serie poliploide con una amplia distribución geográfica desde Norteamérica, Centroamérica y luego Brasil, Bolivia y Paraguay en Sudamérica (Cutler y Anderson, 1941; Tantravahi, 1968; Randolph, 1970; de Wet *et al.* 1976, 1981; Dewald y Kindiger, 1998). Consecuentemente, las posibilidades de introgresión de germoplasma de *Tripsacum* a maíz pudieron haber existido por largos periodos en el pasado. Sin embargo, los restos arqueológicos de maíz muestran que los denominados caracteres “tripsacoides” aparecen más tarde, después de que ocurrió la domesticación del maíz de un ancestro silvestre. Por lo tanto, parece improbable que esas características de las plantas de maíz vengan del *Tripsacum* mediante la hibridación introgresiva y, por ende, se debería encontrar alguna otra explicación.

Se ha contendido por Mangelsdorf y Cameron (1942), Reeves y Mangelsdorf (1959a), y Mangelsdorf (1961, 1974), que la introgresión de *Tripsacum* a maíz ha implicado no un simple gene independiente, sino segmentos cromosómicos llevando



nudos y complejos de genes ligados. Uno de los segmentos cromosómicos de importancia conteniendo un complejo génico esencial para el desarrollo de la cápsula del fruto del teocintle, un carácter morfológico que no solamente distingue al teocintle del maíz, sino que también ha tenido un papel evolutivo importante relacionado con la supervivencia del teocintle en el campo, está localizado en el cromosoma 4 (Reeves y Mangelsdorf, 1959b)

Galinat (1971, 1973) ha encontrado que “comparaciones citogenéticas entre cromosomas de maíz y de *Tripsacum* no pudieron revelar un solo ensamblaje de loci en *Tripsacum* que correspondiera al cromosoma 4 del maíz que pudo contribuir a esta introgresión vital. Los varios loci del cromosoma 4 del maíz están presentes en *Tripsacum* pero dispersos en diferentes cromosomas”. Este descubrimiento lo condujo a concluir que “el complejo del cromosoma 4 hace que la hipótesis de que el *Tripsacum* es un progenitor del teocintle no solamente sea improbable, sino insostenible”.

Otra de las dificultades que limitan la aceptación del origen de los nudos cromosómicos a partir del *Tripsacum* es que, de acuerdo a Cooper y Brink (1937) y Rhoades y Dempsey (1953), no hay evidencia de que una cantidad significativa de cambios estructurales exista en los cromosomas del maíz que pudiera explicar el desplazamiento de los nudos terminales de *Tripsacum* a posiciones intercalares.

Mangelsdorf (1974) ha manifestado que “debido a que la hibridación entre los dos géneros es rara en el mejor de los casos, puede pasar mucho tiempo antes de que un híbrido natural sea encontrado. Entre tanto, la evidencia para tal hibridación debe continuar como circunstancial”. Además, Mangelsdorf (1974) ha abandonado la parte de la teoría tripartita que propone un origen híbrido del teocintle. En este aspecto dice que la principal causa de este cambio, en su opinión, viene de los resultados de estudios con el microscopio electrónico de los granos de polen de Barghoorn *et al.* (1954) e Irwin y Barghoorn (1965). Estos estudios revelaron que las “espínulas” están uniformemente distribuidas sobre la superficie de la exina del polen en las razas de maíz y teocintles estudiados, mientras que en el polen de *Tripsacum*

y derivados experimentales de híbridos maíz *Tripsacum*, estas “espínulas” tienden a aparecer en grupos, mostrando que ni teocintle ni derivados de *Tripsacum* en maíz tienen una condición intermedia como se esperaría si el teocintle es un derivado híbrido de maíz y *Tripsacum*. Mangelsdorf (1974, p. 49) concluyó que “los estudios de Barghoorn y Banerjee, trabajando con Galinat, han demostrado más allá de una duda razonable que el teocintle no es híbrido de maíz y *Tripsacum*”. Como un substituto, Mangelsdorf (1974, p. 52) ahora sugiere que “el teocintle es esencialmente un mutante del maíz”. Como evidencia de apoyo para esta hipótesis, Mangelsdorf (1974) dice que “en varias características morfológicas el maíz es más primitivo y el teocintle el más evolucionado de los dos”. Esta hipótesis implica que hasta el momento de la domesticación del maíz tanto el maíz silvestre como su presunta especie derivada, el teocintle, estuvieron existiendo pero después el maíz silvestre, que supuestamente estuvo ampliamente distribuido, se extinguió porque fue empantanado por el maíz cultivado. Pareciera que esta extinción del maíz silvestre es contradictoria con la mención anterior de Reeves y Mangelsdorf (1959) de que “la teoría tripartita... no requiere de tipos ancestrales además de formas aún en existencia”. Esto es, no puede estar extinta, pero aún en existencia.

Después del descubrimiento por Guzmán (1978) e Iltis *et al.* (1979) de *Z. diploperennis* en la Sierra de Manantlán, Jalisco y, con base en la propuesta de Wilkes (1979), Mangelsdorf *et al.* (1981) hacen cruzamientos de este teocintle diploide perenne con una población de la raza Palomero Toluqueño (según ellos una de las razas representantes del maíz silvestre hipotético) y, con los resultados de la generación F2, ahora concluyen que el teocintle anual mexicano fue originado por cruzamiento del maíz silvestre, que Mangelsdorf siempre ha sostenido que existió, con el *Z. diploperennis*.

Este fue el último cambio que Mangelsdorf hizo a la Teoría Tripartita sobre el origen del maíz y del teocintle anual.

El hecho de que desde que Mangelsdorf y Reeves (1939) propusieron que existió en el pasado un maíz silvestre distinto al teocintle y hayan mantenido esa



Teorías sobre el origen del maíz

idea hasta en épocas muy recientes (Mangelsdorf, 1981), sin haber logrado ni una evidencia acerca del origen de este maíz silvestre hipotético, parece indicar claramente que la Hipótesis Tripartita nunca ha sido una teoría sobre el origen del maíz. Más bien ha sido una teoría sobre el origen del teocintle, aceptando siempre como un hecho la existencia de ese maíz silvestre hipotético, y el *Tripsacum*.

Como Galinat (1971, 1972, 1974) ha apuntado claramente, el teocintle y el maíz tienen especializaciones propias que son muy adecuadas para su adaptación y supervivencia a diferentes clases de presiones de selección, una impuesta por la selección natural en estado salvaje, y la otra efectuada por la selección artificial. Sobre esta base, pareciera que las comparaciones entre las especializaciones de estas dos plantas no siempre son válidas. Galinat (1971) también ha mostrado que “con niveles superiores de heterocigosidad, no hay necesidad para suponer que la introgresión de los parientes silvestres pudo ser la única fuente adecuada de variación para explicar las respuestas adaptativas de la población original de

Zea, tanto para la domesticación como para la supervivencia continuada en la naturaleza. Así, no hay necesidad, desde el punto de vista genético, suponer una extinción del progenitor silvestre del maíz cultivado”. Esta conclusión es apoyada y reforzada por el hecho de que el teocintle muestra un rango de variación más amplio de nudos cromosómicos que el maíz (Longley, 1937, 1938, 1939, 1941; Rhoades, 1955; Ting, 1958, 1964, 1965; McClintock, 1959, 1960, 1978; Ramírez *et al.* 1960; Timothy *et al.* 1961, 1963; Kato, 1961, 1964, 1965, 1976; Bianchi *et al.* 1963; Ghatnekar, 1965; Longley y Kato, 1965; Kato y Blumenschein, 1967; McClintock *et al.* 1981) (Figura 6).

Todas las autoridades ahora están de acuerdo en que las evidencias que se acumulan hacen el origen híbrido del teocintle no solamente improbable, sino casi imposible. Por lo tanto, considerar al teocintle o una planta parecida al teocintle como el ancestro del maíz es un área activa de investigación. Este punto de vista es lógico porque el teocintle es una planta silvestre exitosa que existe especialmente debido al

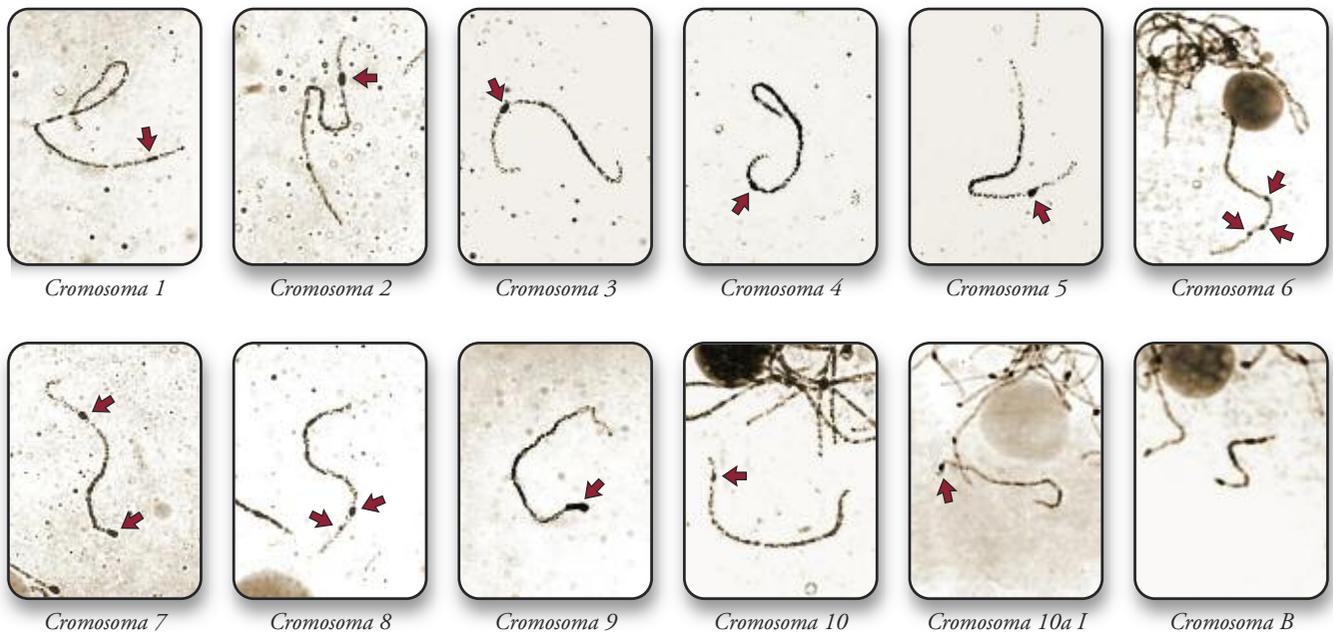


Figura 6. Los diez cromosomas paquiténicos del maíz más los cromosomas especiales 10 anormal y B (supernumerario). Las flechas señalan las posiciones de algunos nudos cromosómicos y la variación en tamaño. La esfera oscura es el organizador nucleolar.



innegable y ampliamente aceptado hecho de que es el pariente más cercano del maíz desde el punto de vista taxonómico, morfológico, citológico, y genético (Beadle, 1932a, b, 1939, 1972; Emerson y Beadle, 1932; Reeves y Mangelsdorf, 1942, 1959a; Mangelsdorf, 1961, 1974; Galinat, 1956, 1970, 1971, 1972, 1974; Darlington, 1963; Wilkes, 1967, 1972; Iltis, 1969, 1972; de Wet et al. 1971, 1972; de Wet y Harlan, 1972; Kato, 1976, 1984; McClintock *et al.* 1981). Una de las evidencias más claras que apoya a la teoría del teocintle como ancestro del maíz es que los cromosomas paquiténicos de maíz y teocintle muestran una similitud muy estrecha debido a que tienen la misma longitud, la misma relación de brazos, y segmentos con patrones cromoméricos semejantes, las mismas posiciones de nudos cromosómicos y variación en tamaño de estas estructuras heterocromáticas, etc. hechos que hacen improbable que estos genomas tan similares hayan sido el producto de origen y evolución diferentes. Además, las posiciones de nudos encontrados en los cromosomas de maíz también tienen sus contrapartes en los cromosomas del teocintle, aunque este último muestra una mayor variación en cuanto a presencia de ellos en posiciones no presentes en el maíz (Kato, 1976).

Ha sido mostrado por Bonnet (1948, 1953, 1954) y Galinat (1956, 1959, 1970) que los órganos morfológicos distintos y partes de ellos pueden diferenciarse de primordios similares dependiendo de la clase del complejo genético de control que se activa durante las diferentes partes del fitómero y estados de desarrollo del individuo. Obviamente, estos sistemas de control son el resultado de las selecciones natural y artificial que han operado sobre las poblaciones de maíz y teocintle por largos periodos de tiempo. La variación necesaria para que la selección sea efectiva básicamente debería resultar mediante la mutación y la recombinación. Por lo tanto, clases similares de complejos genéticos de control deberían ser estructurados por la selección apropiada actuando al nivel de población en tiempo y espacio para diferenciar dos especies distintas de un solo ancestro.

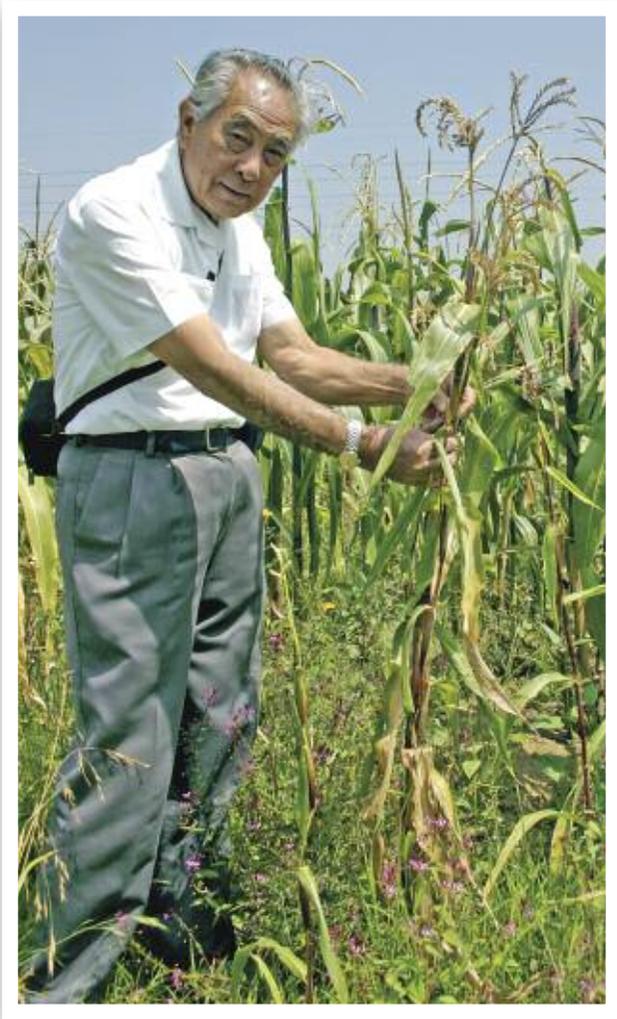
Los mecanismos generales para estructurar estos sistemas de control son conocidos (Dobzhansky,

1970; Ford, 1971; Grant, 1971). Para el caso específico del teocintle y el maíz, Galinat (1972, 1974) ha propuesto un mecanismo plausible mediante una selección inconsciente durante la práctica de la recolección por el hombre primitivo. El proceso de la recolección automáticamente favorecería a las plantas de teocintle que tienen caracteres que involucran cosecha más fácil derivada de espigas más condensadas con segmentos de raquis menos desarticulables. Este tipo de selección disruptiva entre el hombre y la naturaleza canalizarían el potencial de variación genética previamente presente en las poblaciones silvestres ancestrales hacia su separación en dos tipos de plantas diferentes, una más útil para las necesidades del hombre y otra que permanece más adaptada para sobrevivir en la naturaleza.

Este mecanismo de especiación artificial (domesticación) también hace más entendible cómo diferentes gentes pudieron desarrollar tipos de plantas similares en diferentes regiones y tiempos distintos de una especie vegetal silvestre ancestral probablemente ya bien diferenciada en varios tipos raciales, y con una distribución geográfica amplia. De hecho, la idea de una domesticación multicéntrica del maíz se está haciendo más prevalente en la actualidad (Mangelsdorf y Reeves, 1959c; McClintock, 1959, 1960; Randolph, 1959; Grobman *et al.* 1961; Mangelsdorf y Galinat, 1964; McClintock, 1978; Kato, 1984; Kato y Blumenschein, 1967; Brandolini, 1970; Mangelsdorf, 1974).

La teoría tripartita considera: a) que existió un maíz silvestre tunicado y reventador; b) que el teocintle se originó del híbrido entre ese maíz silvestre y el *Tripsacum*; y c) que el maíz cultivado actualmente es el producto de la introgresión de genes de *Tripsacum* al maíz silvestre mediante cruzamientos frecuentes con el teocintle (Mangelsdorf y Reeves, 1939; Mangelsdorf, 1974); después de sufrir varios cambios y a partir de que se descubrió el teocintle perenne diploide (*Z. diploperennis*) en Jalisco (Guzmán, 1978; Iltis *et al.* 1979) ahora se postula que los teocintles anuales se originaron de cruzamientos entre el maíz silvestre y *Z. diploperennis* y de estos híbridos también se originaron los maíces cultivados actuales (Wilkes, 1979; Mangelsdorf *et al.* 1981).





Takeo Ángel Kato muestra la planta de teocintle. (Fotos: Carmen Loyola)

El teocintle: ancestro del maíz

La teoría que postula que el teocintle anual mexicano, y solamente esta planta, fue el ancestro del maíz cultivado, el cual fue originado mediante el proceso de domesticación llevada a cabo por la intervención humana, actualmente es la teoría general más aceptada (Beadle, 1939, 1972, 1977, 1978, 1980; Galinat 1971, 1977, 1978, 1992, 1995; de Wet y Harlan, 1972, 1976; Iltis 1972, 1983, 1988; Kato 1976, 1984; Doebley 1983a, 2004; Doebley *et al.* 1984, 1987; Dorweiler y Doebley. 1997; Sundberg y Orr, 1986, 1990; Matsuoka *et al.* 2002).

Sin embargo, aun cuando todos aceptan que el maíz fue originado a partir del teocintle, ha habido diversas maneras de visualizar el cómo una planta con inflorescencias femeninas pequeñas, con pocos “granos” dispuestos de forma dística que se desarticulan a su madurez, pudo haber dado origen a otra planta cuyas inflorescencias femeninas son mucho mayores, polísticas, es decir con numerosas hileras de muchos granos en cada una, sobre un raquis masivo (olote) que no se desarticula a su madurez. Este problema ha quedado resuelto, parcialmente, por los estudios de Beadle (1972, 1980), Doebley *et al.* (1990), Doebley y Stec (1991), y Dorweiler y Doebley (1997)



que mostraron que las diferencias morfológicas entre las inflorescencias femeninas del maíz y teocintle son debidas a unos cinco genes. Sin embargo, Randolph (1976), en un trabajo inconcluso (solamente logró publicar la primera sección de una serie tripartita), considerando las revisiones previas de Mangelsdorf (1947), Mangelsdorf y Reeves (1939) y Galinat (1970, 1971), indican que la genética de las diferencias entre maíz y teocintle es mucho más compleja que la conclusión a la que llegó Beadle (1972): de forma tabular presenta 32 diferencias heredables entre maíz y teocintle de caracteres, modernos y arqueológicos, de planta y de estructuras reproductivas. Además, considera que muchas de esas diferencias son de índole poligénica. En esta situación también deberían ser considerados muchos genes modificadores diversos como el gene *tga1* estudiado por Dorweiler y Doebley (1997).

El estudio de desarrollo ontogenético de las inflorescencias de *Zea diploperennis* hecho por Sundberg

y Orr (1986) encuentra que el desarrollo temprano de ellas es muy similar al del maíz tanto en el de las espiguillas como de las florecillas. Sin embargo, hay algunas diferencias en cuanto a la secuencia de iniciación de las partes, lo que hace que no quede definido si *Z. diploperennis* ha tenido participación en el origen del maíz, como proponen Wilkes (1979) y Mangelsdorf *et al.* (1981), de que el cultivo fue iniciado por el cruzamiento entre el maíz silvestre hipotético y la especie perenne diploide del teocintle o como Eubanks (1995, 2001) pretende que el maíz cultivado se desarrolló por el cruzamiento entre *Tripsacum dactyloides* y *Z. diploperennis*. Esta situación aparentemente problemática, queda claramente resuelta si se toma en consideración el hecho documentado por Kato (1976) y Kato y López (1990): citológicamente *Z. diploperennis* posee solamente nudos terminales en los cromosomas paquiténicos al igual que los teocintles guatemaltecos y *Z. perennis*, el único teocintle perenne tetraploide. Iltis y Doebley (1980)

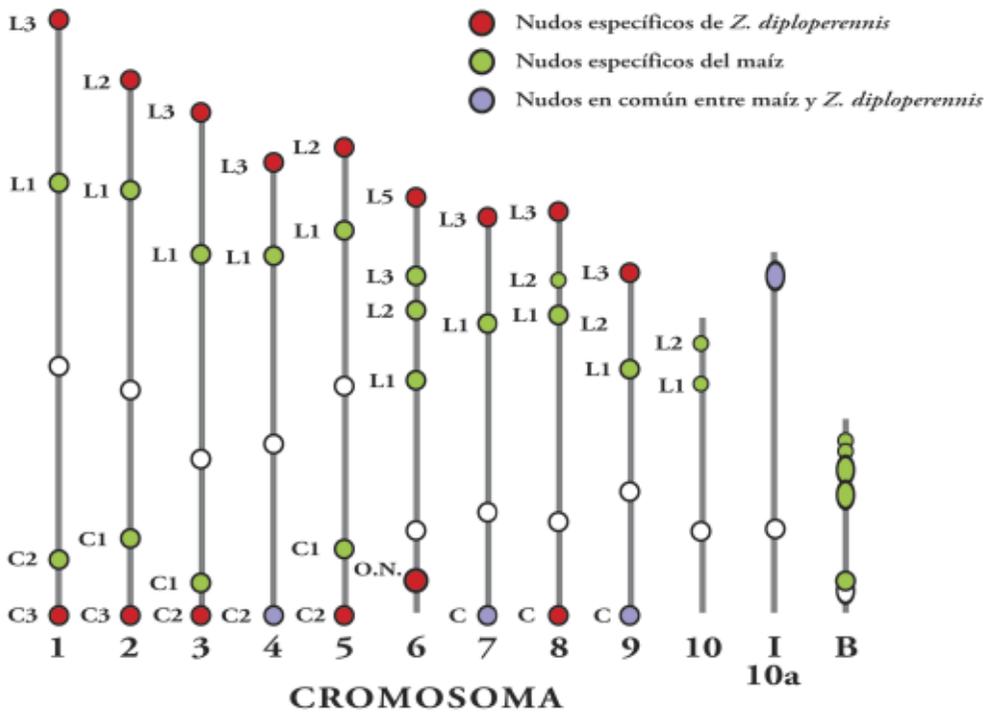


Figura 7. Idiograma paquiténico compuesto entre los de maíz y *Z. diploperennis* mostrando la gran diferencia entre ellos lo que indica que este teocintle no pudo ser el ancestro del maíz.



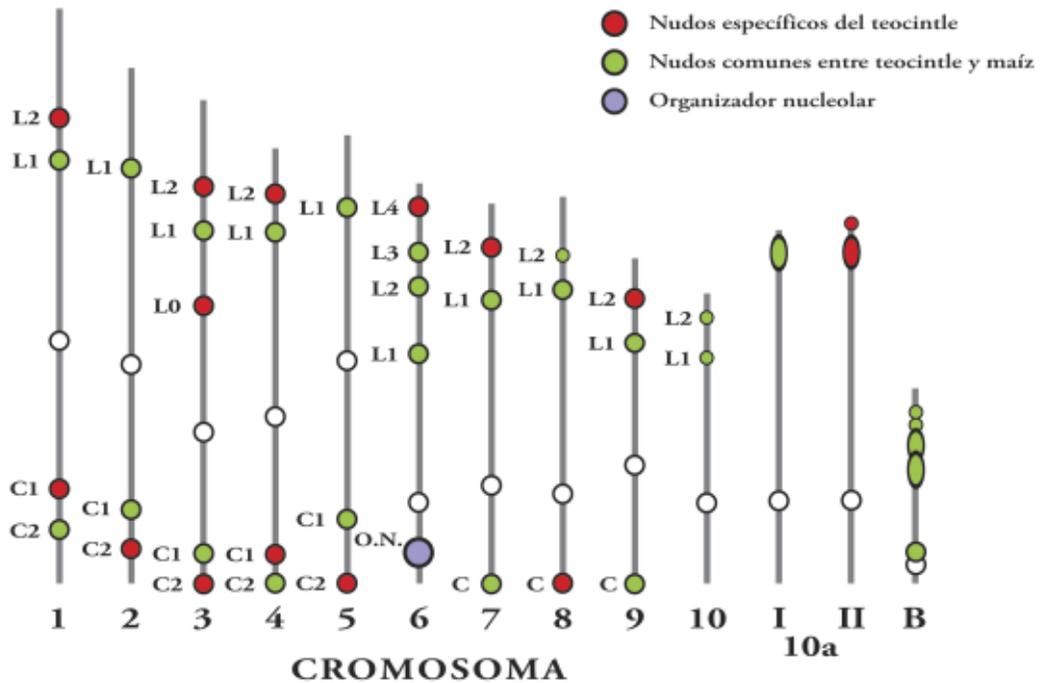


Figura 8. Idiograma paquiténico compuesto de los teocintles anuales mexicanos y maíz mostrando las posiciones de nudos encontrados en ambas especies indicando que todas las posiciones de nudo del maíz se encuentran en el teocintle y éste posee trece posiciones adicionales.

y Doebley e Iltis (1980) separan morfológicamente a los teocintles en dos secciones, *Luxuriantes* y *Zea*; citológicamente la diferencia entre las dos secciones es precisamente la de que la primera, conformada por las especies *Z. luxurians* (del sur de Guatemala), los teocintles anuales del noroeste de Guatemala (la ssp. *huehuetenanguensis* de Doebley, 1983a) y los perennes de Jalisco, México, poseen solamente nudos terminales en sus cromosomas paquiténicos, y la segunda sección, formada por los teocintles anuales mexicanos y el maíz, preponderantemente poseen nudos intercalares en los mismos tipos de cromosomas, con algunos terminales. Por ende, ninguna de las dos propuestas mencionadas está en lo cierto: *Z. diploperennis* ni es ancestro del maíz ni tampoco forma de la línea evolutiva que dio origen a esta planta cultivada. Esta conclusión está ampliamente sustentada por las evidencias citológicas (Kato, 1976) (Figuras 7 y 8), morfológicas (Doebley, 1983a), moleculares (Doebley *et al.* 1984, 1987), y los de ontogenia de las inflorescencias (Sundberg y Orr, 1990).

Teoría *Tripsacum-diploperennis*

A pesar de lo anterior, aún hay quienes sostienen que el maíz ha sido el resultado de la hibridación del *Tripsacum* con el *Zea diploperennis* (Eubanks, 1995, 2001). Ambos taxones son perennes y no existe ningún maíz con esta característica, con la sola excepción del obtenido artificialmente mediante el cruzamiento y selección entre el maíz y *Zea perennis* (Rhoades y Dempsey, 1966). Por otro lado, el número y morfología cromosómicas son completamente diferentes lo que hace improbable que de esa manera se pueda formar el maíz: en todo caso resultaría en la introgresión de genes de *Tripsacum* a *Z. diploperennis* después de varios ciclos de retrocruzamiento del híbrido a este teocintle, pero difícilmente se obtendría maíz tal como lo conocemos. No solamente el número de cromosomas que forman el genoma tanto de maíz como de los *Tripsacum* spp., sino que también el hecho de que en el maíz predominan los nudos intercalares y tanto en *Tripsacum*



spp. como en *Z. diploperennis* solamente se encuentran nudos terminales en todos sus cromosomas. En estas circunstancias ¿cómo es posible que la cruza de $n=10 \times n=18$ puedan convertirse en $n=10$ en unas pocas generaciones con el contenido de genes del maíz en lugar de las de *Zea diploperennis*? y ¿cómo es posible que los nudos terminales de *Tripsacum* spp. y *Z. diploperennis* se transfieran a posiciones intercalares del maíz? Las dudas empiezan a fluir desde el principio cuando Eubanks (2001, página 497) dice “Aunque el número cromosómico de este nuevo teocintle perenne (*Zea diploperennis* Iltis, Doebley y Guzmán) es el mismo del maíz y los teocintles anuales ($2n=20$), sus cromosomas son similares a los de *Tripsacum* en tamaño y estructura más estrechamente que los de los *Zeas*” sin mostrar ninguna evidencia citológica (por ejemplo, fotos de cromosomas paquiténicos mostrando las similitudes mencionadas). Existe una amplia información que contradice las aseveraciones anteriores de Eubanks (Rhoades y Dempsey, 1953; Tantravahi, 1968; Galinat, 1970, 1971, 1973; de Wet *et al.* 1972; Kato, 1976; Kato y López, 1990; Bennetzen *et al.* 2001).

Teoría de la transmutación sexual catastrófica

Tomando como base que el teocintle es el ancestro del maíz, Iltis (1983) desarrolló la teoría que denominó “Transmutación Sexual Catastrófica” que propone que el maíz evolucionó mediante una transmutación sexual epigenética que consistió en la condensación de las ramas laterales de las plantas de teocintle de manera que las inflorescencias masculinas (espigas) entran en la zona hormonal de expresión femenina que indujo la feminización de sus espiguillas; conforme la condensación continúa la feminización de las flores masculinas y por la dominancia apical de la espiga feminizada las inflorescencias femeninas laterales desaparecen; a la vez que ocurre lo anterior, la rama terminal (apical) de la espiga es la que se feminiza y las ramas primarias y secundarias tienden a desaparecer; todas estas modificaciones, iniciadas por factores ambientales (en este caso se supone la presencia de hormonas balanceadas entre citocininas

y giberelinas), posteriormente son “asimiladas genéticamente” de acuerdo a Waddington (1953). El principio fundamental en que Iltis (1983) basa todas estas modificaciones estructurales de la espiguilla es lo que se conoce como “Efecto Baldwin” que inicialmente fue propuesto y llamado “selección orgánica” por Baldwin en 1896 (Simpson, 1953). También se sabe que Baldwin desarrolló este principio con el fin de reconciliar el neo-darwinismo con el neo-lamarckismo, en boga en esa época. En años más recientes, Mayr (1963, p. 610) argumenta que “Si el efecto Baldwin ocurre y si hay un efecto directo de la modificación fenotípica sobre la inducción de los factores genéticos reforzando el fenotipo favorecido, entonces tendríamos un lamarckismo puro y simple”. Además, existe un problema desde un principio para que estas series de eventos propuestas por Iltis (1983) puedan ocurrir. El hecho de que las ramas laterales terminadas en una inflorescencia masculina, la espiga, reduzca su longitud no indica que dicha inflorescencia masculina pueda invadir la zona hormonal, esto es así porque en cada rama esta zona siempre estaría debajo de la espiga, no importa cuánto se reduzca la rama. En otras palabras, lo que se reduce es el tamaño de la zona hormonal en cada rama lateral pero la relación de la inflorescencia masculina con esta zona se mantiene intacta. Entonces, ¿cómo puede influir la zona hormonal sobre la espiga y feminizar sus espiguillas? Por otro lado, se ha encontrado el gene *tga1* que afecta varias características de la cápsula de grano del teocintle (longitud del segmento de raquis que forma la cúpula y sus alas laterales, la longitud y endurecimiento de la gluma que cierra la cúpula, longitud del pedicelo de la espiguilla); este gene en el maíz (*Tga1*) se ha modificado formando cúpulas más cortas y menos invaginadas, de tal manera que el grano no cabe en la cúpula y queda expuesto a la madurez. La textura de la gluma ahora es coriácea y flexible en lugar de estar endurecida y lignificada como en el teocintle. Este descubrimiento proporciona evidencia de que la mazorca del maíz fue derivada de la mazorca del teocintle por una serie de modificaciones, y no de la inflorescencia terminal de las ramas del teocintle (Dorweiller *et al.* 1993, 1997).



Teoría multicéntrica del origen del maíz

Con base en los resultados de un amplio estudio de la morfología de los cromosomas paquiténicos (especialmente la constitución de nudos cromosómicos) de los maíces y teocintles de América se desarrolló una teoría que propone que el maíz fue originado y domesticado en varias regiones entre México y Guatemala (Mesoamérica) es decir, que este cultivo tuvo un inicio multicéntrico habiéndose determinado cinco centros de domesticación, con base en patrones de distribución muy particulares de algunos nudos específicos localizados en varios cromosomas: 1) Mesa Central de México (Figura 9-1), que dio origen al maíz primigenio que se le ha dado el nombre de Complejo Mesa Central; 2) región de altura media en los estados de Morelos, México, Guerrero y

sus alrededores, que desarrolló el Complejo Pepitilla (Figura 9-2); 3) la región centro-norte de Oaxaca que originó el Complejo Tuxpeño (Figura 9-3); 4) el territorio comprendido entre los estados de Oaxaca y Chiapas, del cual resultó el germoplasma denominado Complejo Zapalote (Figura 9-4) y 5) la región alta de Guatemala, del cual surgió el germoplasma que se denominó Complejo Altos de Guatemala (Figura 9-5) (McClintock, 1978; McClintock *et al.* 1981; Kato, 1984, 2005). Se propone que estos complejos de nudos cromosómicos migraron a lo largo de rutas diferentes y definidas conforme se incrementó su cultivo en su lugar de origen y domesticación. De esta forma hubo regiones en que convergieron las rutas de migración de dos o más complejos de nudos cromosómicos de cuya hibridación y selección posterior surgieron nuevas razas de maíz. Se supone que entre mayor fue el número de



Figura 9. Mapa de México con las localizaciones de los centros de origen-domesticación y los centros de diversificación primaria del maíz.



complejos que originalmente se juntaron en una región dada, mayor fue el número de razas que emergieron (Figura 9). Aquí es conveniente dejar claro los conceptos de origen y domesticación según se concibe en este capítulo: a) se entiende como sitio de origen al lugar geográfico en que se desarrollaron plantas incipientes de maíz, mediante selección natural, en las poblaciones de teocintle durante el periodo de predomesticación. Cuando el hombre encuentra estas plantas de maíz y las empieza a cultivar en aislamiento, entonces se considera que se inicia el proceso de domesticación. En otras palabras, el final del proceso de predomesticación es el inicio del de domesticación; en este momento coinciden origen y domesticación.

Con esta interpretación de la distribución geográfica de los nudos específicos de cada complejo, Kato (1984) encuentra que el territorio costero del Golfo de México fue una de las rutas que siguió prácticamente sólo el complejo Tuxpeño y actualmente la raza de maíz que predomina en esos lugares es el Tuxpeño. Por el contrario en el occidente de México convergieron cuatro de los complejos y también se encuentra que es una de las regiones de mayor variación racial, de acuerdo con la clasificación del maíz en razas iniciado por Wellhausen *et al.* (1951) y continuado por Hernández y Alanís (1970), Ortega-Paczka *et al.* (1991), Benz (1986) y Sánchez *et al.* (2000). De esta forma en este territorio occidental mexicano se debería encontrar la mayor variación genética del maíz en la actualidad asociado a los nudos cromosómicos. Si se considera que la raza Balsas (*ssp. parviglumis*) es también la de mayor variación genética (Smith *et al.* 1981, 1982; Doebley, 1990; Doebley *et al.* 1987), entonces la mayor variación racial del maíz encontrada en el territorio de distribución de este teocintle sería la causa de la gran similitud entre las poblaciones de maíz en general y la raza Balsas (Matsuoka *et al.* 2002) con base en un análisis de microsatélites. Si esto es aceptable, entonces, el hecho de que entre el maíz y las poblaciones de la raza Balsas de teocintle de determinada región muestren el mayor grado de similitud no necesariamente indicaría que el maíz tuvo su origen en esa región; puede haber una interpretación alternativa.

Existe evidencia de que los nudos cromosómicos, aun cuando son estructuras heterocromáticas y que por este hecho generalmente se les considera como elementos genéticamente neutros o inactivos, no son tales y muestran que indirectamente tienen la capacidad de controlar la actividad o expresión de los genes. Desde hace muchos años se sabe que los nudos participan en múltiples funciones: tienen efectos en la frecuencia de la recombinación genética (Rhoades, 1968), controla el comportamiento cromosómico en la división de las microsporas (Rhoades y Dempsey, 1973), son reactivos a la presencia del cromosoma 10 anormal induciendo la segregación preferente de los cromosomas con nudos mediante la formación de neocentromeros (Rhoades, 1942, 1952; Rhoades y Vilkomerson, 1942; Longley, 1945; Emmerling, 1958, 1959; Rhoades y Dempsey, 1966, 1973; Arroyo y Kato, 1989). Peacock *et al.* (1981) encuentran que el ADN de los nudos está compuesto fundamentalmente por secuencias cortas de 180 pb (pares de bases) repetidas cientos o miles de veces o más, número que depende del tamaño del nudo. La secuencia repetida de 180 pb ha sido la única conocida y asociada con la heterocromatina de los nudos. Posteriormente, Ananiev *et al.* (1998a) encuentran otra secuencia repetitiva de alrededor de 350 pb en el cromosoma 9 que la denominó elemento Tr-1. Series de esta secuencia se encuentran entremezcladas con las series de la secuencia 180 pb en diferentes proporciones en distintos nudos. Por ejemplo, el nudo del cromosoma 4 está compuesto predominantemente de Tr-1 mientras que otros nudos están estructurados principalmente con la secuencia 180 pb, y en otros casos ambas secuencias repetitivas están mezcladas en proporciones variables. Aún más, Ananiev *et al.* (1998b) descubren que los nudos poseen otros elementos en su estructura, los retrotransposones de la familia de los elementos móviles (transposones) descubiertos por McClintock (1951). Actualmente se les considera como repositorios de retrotransposones que de diversa manera controlan la expresión génica mediante la transposición de ellos a los *loci* de diferentes genes, inhibiendo su transcripción o modificando su tiempo de acción o el modo o grado de expresión por la mutación del



gene causado por el propio transposón (McClintock, 1951; Ananiev *et al.* 1998 a y b; Dimitri y Junacovic, 1999). Otra manera de control génico de los nudos cromosómicos es mediante la reducción o eliminación de la recombinación dentro de complejos de genes en diferentes cromosomas que favorecen la estructuración de supergenes (grupo de genes que no recombinan entre sí y tienden a heredarse como una unidad) (Kato, 1976; 1991). Como consecuencia de lo mencionado los nudos no pueden ser considerados como elementos genéticamente neutros, sino, todo lo contrario, deben estar sujetos a la acción de la selección tanto natural como artificial y, por lo tanto, adquieren valores adaptativos variables y se convierten en elementos muy importantes en la evolución de las poblaciones de *Zea*, tanto del maíz como del teocintle y sus relaciones genéticas. Ahora, los mismos segmentos cromosómicos en algunos casos están asociados con nudos, en otros casos no existe esta asociación y por ende estos segmentos, sin nudos y en condición homocigótica, tendrían la capacidad de recombinar libremente sus genes con los de sus homólogos. Todo lo mencionado permite que el maíz sea un taxón genéticamente muy flexible y sería la causa por la que sus poblaciones muestren una gran variación genética y amplia adaptación: solamente en México se han identificado hasta la fecha 59 razas de maíz (Sánchez *et al.* 2000 y Ortega-Paczka, 2003, incluidas las registradas por Wellhausen *et al.* 1951, Hernández y Alanís, 1970, Ortega-Paczka *et al.* 1991; y Benz, 1986) y en toda América más de 250 razas (Brown y Goodman, 1977). Además, es cultivado desde el ecuador hasta altas latitudes en los dos hemisferios y de altitudes de 0 m hasta cerca de los 4,000 m. (Roberts *et al.* 1957; Brieger *et al.* 1958; Ramírez E. *et al.* 1960; Timothy *et al.* 1961; Grobman *et al.* 1961; Timothy *et al.* 1963; Grant *et al.* 1963).

Por otro lado, los datos citológicos obtenidos en las razas de maíz y teocintle por Kato (1976), McClintock *et al.* (1981) y Kato y Sánchez (2002) muestran claras evidencias de que muchos nudos no se intercambian de teocintle a maíz y viceversa, es decir, no hay introgresión entre ellos. Esto demuestra que existen mecanismos de aislamiento entre las

poblaciones de estas plantas que se desarrollaron durante y después de la domesticación del maíz. Mediante la formación de supergenes por los nudos cromosómicos y las inversiones, como se explicó anteriormente, estas estructuras deben haber contribuido de forma importante en el desarrollo de esos mecanismos de aislamiento. Así, los nudos en las posiciones 4C, 5C y 7C, que se encuentran en relativa alta frecuencia en el teocintle de la región Chalco-Ameameca en el sureste del Estado de México, están totalmente ausentes en el maíz de la misma región, y que estos mismos nudos se encuentren en alta frecuencia en el maíz pero ausentes en el teocintle en la región de Oaxaca-Chiapas, sugieren la no introgresión entre maíz y teocintle. Se conoce la existencia actual de dos poblaciones en Oaxaca: a) San Cristóbal Honduras, Municipio de Juchatengo, tipo ssp. *parviglumis* o raza Balsas (Sánchez *et al.* 1998; Wilkes, 1986); b) San Felipe Usila, Municipio de San Felipe Usila, con cápsulas del fruto similares al teocintle de Guatemala; aún no se ha analizado citológicamente (Aragón C., 2006). En este sentido es interesante el hecho de que en el brazo corto del cromosoma 4 del teocintle se encuentren genes que favorecen el desarrollo del segmento de raquis que contiene al cariósido, la formación del tejido de abscisión de este segmento (*Ph* y *Ri*) (Galinat, 1992; Rogers, 1950); y el gene *Ga* de incompatibilidad entre maíz y teocintle (Kermicle y Allen, 1990). Es posible que los segmentos 5C y 7C también contengan genes que hacen distinguir el teocintle del maíz o modificadores del complejo del cromosoma 4. Tentativamente este sistema nudo-complejo génico (posible supergene) puede explicar lo encontrado en el sureste del Estado de México y en Oaxaca-Chiapas. Esta interpretación de los datos de nudos cromosómicos parece ser aceptada por Wilkes (2004, página 13) cuando dice que "...si el maíz fue originado de diferentes plantas del teocintle como conocemos ahora a los taxa, posiblemente pudo haber tenido domesticaciones múltiples o domesticaciones geográficamente aisladas de teocintles 'alterados', los que fueron formados 'predomesticación' por selección natural. Aquí la clave no es ver las poblaciones de teocintle del presente y trabajar retrospectivamente



hacia el origen del maíz sino imaginar un teocintle ancestral tanto del maíz como del teocintle como los conocemos ahora (Galinat, 2001)”.

Para poder decir con certeza que ha ocurrido introgresión entre poblaciones de dos especies es necesario demostrar, primero, que en una de las partes no existía el elemento que se supone pasa de una población a otra y, segundo, que las poblaciones de las dos especies no tienen la misma capacidad de mutar un determinado elemento en el mismo sentido. Por otro lado, es posible que el elemento que se supone está sujeto a la introgresión, debido a la Ley de las Series Homólogas en la Herencia de la Variación de Vavilov (1951), que establece que especies o poblaciones genéticamente semejantes pueden dar origen a características semejantes o iguales, por lo que, cuando especies o poblaciones poseen la misma característica pero en frecuencias diferentes, no es información suficiente para decir, categóricamente, que ha habido introgresión de esa característica de la especie o población con mayor frecuencia a la de menor frecuencia; primero debería demostrarse que las dos partes no tienen la capacidad de crear la misma característica y, segundo, que antes de que ocurriera la introgresión la parte con menor frecuencia no poseía dicha característica. La diferencia en frecuencia solamente indica que la característica en cuestión puede tener distintos valores adaptativos dependiendo de los complejos genéticos y del ambiente en que se desarrollan. Otro aspecto que es muy frecuente encontrar en la literatura es que se considera que si dos especies o poblaciones de distintas especies se cruzan es posible concluir que ocurre la introgresión entre ellas; es un error. Doebley (1984) ha demostrado que los genes que producen pigmento y pubescencia en hojas y tallos, tanto de teocintle como de maíz de altura, son mutaciones de los mismos genes que se han originado en poblaciones de ambas especies que se desarrollan en ambientes similares, es decir, son producto de evolución paralela. Esto demuestra que ambas especies tienen la capacidad de mutar un *locus* dado en la misma dirección y de que las frecuencias en que se encuentren en poblaciones de ambas plantas dependen del valor adaptativo que adquiera un mu-

tante dado y no necesariamente sería resultado de la introgresión. En estudios de isoenzimas se encontró que el maíz de altura de México posee ciertas isoenzimas en mayor frecuencia que en los teocintles del mismo territorio con lo que Doebley y Stec (1991) concluyen que ha habido introgresión del maíz al teocintle. Sin embargo, esta conclusión no puede ser definitiva porque no hay evidencia de que las mutaciones ocurrieron primero en maíz y después pasaron a teocintle por introgresión y tampoco se conoce que las poblaciones de teocintle no tenían estos mutantes enzimáticos antes de la ocurrencia de la introgresión (Vavilov, 1951; Doebley, 1984).

Muy recientemente, se han publicado dos trabajos que no descartan la posibilidad de que el origen del maíz pudo haber sido multicéntrico (Allaby *et al.* 2008; Olsen y Gross, 2008). Allaby *et al.* (2008) desarrollan un modelo de simulación del proceso de domesticación (modelo ampliado) cuyo objetivo es explorar los efectos que se producirían por el ligamiento de los marcadores moleculares en un periodo amplio de escenarios de cultivo bajo domesticación simple y múltiple. Concluyen que en sistemas multiloci, los cultivos de origen múltiple tienen una alta probabilidad de asignárseles un origen monofilético en contraste con los de origen simple. El razonamiento de esta conclusión reside en que los cultivos originados de una población silvestre son similares a la población progenitora y no a la población cultivada y amalgamada que tendría contribuciones genéticas adicionales de otras fuentes silvestres: los cultivos de orígenes múltiples son, desde el principio, más diferenciadas de sus fuentes silvestres que cultivos de un origen simple. Con base en esta conclusión (Allaby *et al.* 2008), Olsen y Gross (2008) adicionan la deriva genética en el modelo y argumentan que ésta no sólo actúa durante un cuello de botella de domesticación, sino también por muchos más escenarios en el tiempo y espacio. Además, si incluyen el aspecto del flujo genético el resultado es que el análisis de agrupamiento de multiloci puede generar un agrupamiento monofilético para una especie híbrida, aun cuando ésta haya sido originada independientemente varias veces. Sin embargo, estas estimaciones están derivadas de conceptos teóricos



de la genética de poblaciones y evolución por lo que se pueden considerar como hipótesis que tendrían que ser comprobadas o rechazadas con evidencias genéticas y arqueológicas.

Teoría unicéntrica del origen del maíz

Mediante un análisis genotípico de 99 *loci* de microsatélites en muestras de maíz provenientes del continente americano y de teocintle mexicano y guatemalteco, Matsuoka *et al.* (2002) concluyen que el maíz tuvo un origen unicéntrico, surgió en la parte central de la cuenca del río Balsas, en Michoacán, Guerrero, y México, siendo, por lo tanto, monofilético a partir del teocintle raza Balsas, o *Z. mays* ssp. *parviglumis*. Sin embargo, Matsuoka *et al.* (2002) en su estudio utilizaron una muestra muy pequeña de una planta por población de maíz y de teocintle, por lo que no se conoce tanto la variación existente dentro de cada población y entre poblaciones de origen geográfico distinto. ¿Con muestras más grandes se hubieran obtenidos resultados y conclusiones diferentes? En este sentido Fukunaga *et al.* (2005) hacen un estudio similar al de Matsuoka *et al.* (2002) utilizando 93 microsatélites de 172 muestras de diferentes teocintles entre México y Nicaragua. Incluyeron dos plantas de *Tripsacum*, una de *T. zopilotense* y una de *T. peruvianum*, como un grupo externo en los análisis filogenéticos. En este caso, utilizaron muestras mayores de una a cinco plantas por población. Haciendo un análisis de estructura poblacional encuentran que el 48% de las plantas de ssp. *parviglumis* estudiadas tienen un contenido de un 25% o más de germoplasma de maíz; esto último lo interpretan como una consecuencia del origen reciente del maíz a partir de este teocintle. En cambio el maíz y la ssp. *mexicana* (razas Chalco y Mesa Central) tienen germoplasmas muy distintos y solamente el 8% del germoplasma de ssp. *mexicana* es derivado del maíz. Las observaciones de campo indican que, morfológicamente, el teocintle raza Chalco (ssp. *mexicana*) es el que tiene mayor similitud al maíz y que la raza Balsas (ssp. *parviglumis*) es el que muestra menos parecido

al maíz (Wilkes, 1967). ¿Cómo explicar que el teocintle que contiene menor cantidad de germoplasma de maíz sea más parecido a este último y que, por el contrario, el teocintle que contiene una mayor proporción de germoplasma ancestral de maíz muestre la menor similitud a éste?

Por otro lado, Fukunaga *et al.* (2005) obtienen resultados que interpretan en el sentido de que ssp. *huehuetenanguensis* dio origen a los teocintles anuales de México, raza Balsas (ssp. *parviglumis*) y razas Nobogame, Mesa Central, y Chalco (ssp. *mexicana*), olvidando que la raza Huehuetenango posee solamente nudos cromosómicos terminales y en los teocintles anuales de México predominan los nudos intercalares con unos pocos terminales; hasta la fecha no se ha encontrado una explicación sobre si existe algún mecanismo que intercambie nudos cromosómicos terminales a intercalares y viceversa, lo cual dificulta aceptar el origen de los teocintles mexicanos de los guatemaltecos (Kato, 1976; Kato y López, 1990, Longley 1937, 1941; McClintock *et al.* 1981; Rhoades (1955) y Randolph (1952, 1955, 1959). Más bien Kato y López (1990) han postulado que debe haber existido un ancestro común de los teocintles actuales que poseía tanto nudos terminales como intercalares en sus cromosomas y que, por razones aún desconocidas, se subdividió en dos grandes grupos, los que quedaron solamente con nudos cromosómicos terminales (los anuales guatemaltecos y los perennes de México, *Z. diploperennis* y *Z. perennis* que constituyen la Sección LUXURIANTES) y aquellos que continuaron con estas estructuras heterocromáticas en posiciones intercalares y algunas terminales (los teocintles anuales mexicanos o Sección ZEA) (Iltis y Doebley, 1980; y Doebley e Iltis, 1980).

Con la hipótesis de origen unicéntrico Matsuoka *et al.* (2002) establecen que “Lo más importante, los datos de nudos cromosómicos pueden no ser apropiados para estudios filogenéticos porque las frecuencias de nudos cromosómicos pueden cambiar de forma concertada y no neutral como resultado de la dirección meiótica”, conforme a los resultados de Buckler *et al.* (1999) quienes consideran que las frecuencias de los nudos dependen del



efecto del cromosoma 10 anormal en la segregación preferente de los nudos (dirección meiótica). Este fenómeno consiste en que los nudos en condición heterocigótica y en presencia del cromosoma 10 anormal se transmiten preferentemente los nudos de mayor tamaño en la inflorescencia femenina (mazorca) en un 70% en lugar del 50% esperado; esta segregación preferente tiende a favorecer a los nudos grandes sobre los de menor tamaño (Rhoades y Dempsey, 1966). Sin embargo, como fue mostrado en páginas anteriores, los nudos tienen una estructura compleja y participan en varias funciones por lo que son sujetos de selección. Entre las premisas que Buckler et. al. (1999) consideran en sus modelos se encuentra que hacen la suposición errónea de que en las poblaciones, tanto de teocintle como de maíz, la frecuencia del cromosoma 10 anormal (Ab10) es uniforme; si se observa la Figura 10

hecha con datos de McClintock *et al.* (1981), claramente destaca el hecho de que la frecuencia de este cromosoma es bastante baja entre las poblaciones del maíz analizadas lo que causa que grandes regiones de México muestran ausencia del cromosoma Ab10. Entonces, ¿cómo se puede suponer que la frecuencia de Ab10 en las poblaciones es constante? Una cosa similar se puede decir de los nudos en cada posición: muchas poblaciones en cada raza pueden no tener nudo alguno en ciertas posiciones y en otras su frecuencia puede ser moderada o alta; esto puede suceder también entre razas. Por esta razón, es imposible explicar con el mecanismo de dirección meiótica cómo, en diferentes regiones de Mesoamérica, pudieron formarse germoplasmas primigenios con constituciones de nudos diferentes que, además, se distribuyeron siguiendo rutas muy específicas entre ellas, como las



Figura 10. Distribución de las colecciones de maíz de México analizadas indicando aquellas que poseían al cromosoma 10a. Mapa preparado con datos de Kato (1976) y McClintock et al. (1981).



mostradas por McClintock (1978), McClintock *et al.* (1981), y Kato (1984). Por otro lado, Kato (1984) siguiendo la manera en que se distribuyen geográficamente los nudos de cada una de las posiciones de nudo en comparación de los nudos característicos de los diferentes complejos arriba descritos, estimó la constitución de nudos originales de cada uno de los germoplasmas primigenios de maíz. Esto no significa que se está negando la existencia de la dirección meiótica, lo que se sugiere es que este mecanismo no parece explicar todas las situaciones de constituciones de nudos cromosómicos y su distribución racial y geográfica. Por lo tanto, los resultados de Buckler *et al.* (1999) no son aceptables para negar la validez de la teoría multicéntrica del origen del maíz con base en la distribución geográfica y racial de los nudos cromosómicos, debido a que las premisas con que analizan e interpretan sus modelos no son las adecuadas.

Otra premisa que Matsuoka *et al.* (2002) consideraron para la interpretación de sus resultados es que las poblaciones de teocintle no han cambiado desde el tiempo de la domesticación del maíz hasta el presente (más de 5,000 años), tanto en su comportamiento genético como en su distribución geográfica, es decir, que el teocintle no ha evolucionado desde la época en que ocurrió la domesticación del maíz y que solamente éste ha tenido cambios evolutivos. Esto no parece muy razonable ya que existen evidencias sobre la posibilidad de que necesariamente las poblaciones de ambas especies han tenido que cambiar con el paso del tiempo desde que ocurrió el proceso que dio origen al maíz. Dos ejemplos que pueden visualizarse para estos cambios con la información existente son: a) el desarrollo de los mecanismos de aislamiento posterior a la domesticación del maíz cuando las poblaciones de éste empezaron a ser cultivadas en presencia de las del teocintle, debe haber cambiado de muchas maneras al teocintle; de otra manera se esperarían que habría dificultades para mantenerse distinguibles el maíz del teocintle, ya que se cruzan con relativa facilidad produciendo híbridos fértiles (Kato y Sánchez, 2002; Kermicle, 2006); b) un cambio más reciente ocurrió cuando llegaron los españoles al continente

americano y trajeron consigo diferentes animales domésticos (caprinos, vacunos, etc.). Crosby (1972) menciona hechos que indican que los vacunos se escapaban del control humano y adaptándose a las nuevas condiciones con rapidez se distribuyeron ampliamente a nuevos territorios antes que los colonizadores españoles. Así, relata que cuando los españoles llegaron a colonizar Texas encontraron que la región previamente ya había sido colonizada por vacunos. Si esto sucedió en los territorios donde crecía el teocintle muy probablemente redujo la existencia de sus poblaciones a los lugares protegidos, naturalmente por accidentes geográficos o por el control humano dentro de los campos de maíz. Benz (2006) hace una revisión de literatura sobre este tópico y encuentra que, aun cuando hay opiniones muy variadas, en general hay evidencias de que hubo cambios climáticos considerables durante la prehistoria de Mesoamérica.

También hay otros argumentos que apoyan la idea de que la distribución del teocintle en el pasado fue diferente a lo que se conoce en el presente. Así Holst *et al.* (2007) indican que la biogeografía y la abundancia del presente pueden no asegurar que en el pasado haya sido de igual manera, y que prácticamente no se conoce nada sobre la intensidad con que el hombre modificó el ambiente durante la era precolombina que pudo alterar la abundancia y distribución del teocintle.

Los datos presentados por Matsuoka *et al.* (2002) no indican que la domesticación del maíz haya sido un evento único, es decir, que el maíz se originó a partir de un solo individuo de teocintle transformado a maíz. Lo que sí sugieren es que un grupo de poblaciones, de una región definida de la cuenca del Balsas de lo que ahora se denomina *Zea mays*, ssp. *parviglumis*, posiblemente fue el precursor del maíz cultivado. Hay dos situaciones que habrían hecho casi imposible que un solo individuo haya sido el ancestro de todo el maíz: 1) es muy improbable que un individuo mutante del teocintle haya llamado la atención del hombre y que éste lo haya recolectado e iniciado el proceso de domesticación; 2) este individuo mutante del teocintle habría tenido muchas limitaciones para que sus descendientes



tuvieran la capacidad de prosperar y reproducirse debido a que estaría rodeado de cientos de plantas de teocintle que, por ser alógama, la habrían fecundado produciendo una progenie de retrocruzamiento a teocintle desde un principio y no habría tenido oportunidad de desarrollar plantas tendientes a tener un fenotipo cada vez más cercano al maíz; la idea de que ocurra un nuevo evento único de formación de un mutante sería remoto, y en el caso de que ocurriera volvería a retrocruzarse al teocintle y así sucesivamente. Seguramente, en el caso de que se formaran no un solo individuo mutante sino muchos durante un periodo de tiempo, aún así, el problema persistiría porque cada uno de ellos tan pronto se hubieran formado habrían sido polinizados por teocintle y conduciría a la misma situación que en el caso de un solo individuo mutante. Así, en este escenario, las posibilidades de que ocurriera la domesticación del maíz serían prácticamente nulas.

En relación con el punto anterior, ciertamente se conoce que existen muchos genes que diferencian al maíz del teocintle: *Pd:pd* espiguillas apareadas *vs* no apareadas; *Tr:tr*, espiga central dística *vs* polística; *Ab:ab*, segmentos de raquis con abscisión y sin abscisión (Galinat, 1985); *tga1*, arquitectura de gluma en teocintle que libera al grano de la cápsula endurecida que lo contiene (Dorweiler y Doebley, 1997); *tb1*, teocintle ramificado, que controla la dominancia apical en el maíz relativo al teocintle (Clark *et al.* 2004) y *te1*, mazorca terminal (White y Doebley, 1999); estos genes y posiblemente otros más y sus alelos, han sido estudiados por Doebley y Stec (1991, 1993) que por su acción conjunta hacen al maíz; sin embargo, es claro que uno sólo de esos genes, aun cuando sea el correcto, no tendría la expresión fenotípica del maíz como se conoce a esta planta. Aquí son pertinentes las observaciones hechas por Randolph (1976) de que las diferencias entre teocintle y maíz son genéticamente más complejas que lo arriba señalado, principalmente porque existen muchas diferencias de carácter poligénico. De esta manera, mediante un evento simple (mutación) no es posible que se forme una planta de maíz como lo postulan Matsuoka *et al.* (2002), por lo tanto, el origen de éste debe haber sido gradual,

de tal modo que paso a paso los diferentes alelos de los genes necesarios fueron creándose e integrándose en las poblaciones de teocintle, primero, para lograr los tipos precursores (variación genotípica) y, después, los intermedios (diferentes combinaciones de los mutantes, la materia prima del proceso de domesticación), que, una vez aislados de la influencia del teocintle, pudieron someterse al proceso de domesticación propiamente dicha. Un posible mecanismo por el cual los mutantes que definen características del maíz fueron mantenidas y dispersadas en las poblaciones del teocintle es el hecho que encuentran Lauter y Doebley (2002) mediante la técnica de los QTL: a) evidencias de que en las poblaciones naturales de teocintle existe variación genética críptica en caracteres que son invariables, es decir, que fenotípicamente no son afectadas por el cambio genético; b) que esta variación críptica puede contribuir en el desarrollo evolutivo de novedades que dan nueva forma a una expresión fenotípica al cruzar un umbral determinado. El otro mecanismo que se conoce es el que mantiene las mutaciones recesivas, que en forma homocigótica son letales o subletales, y consiste en la heterocigosis dominante/recesivo en que generalmente el recesivo no se expresa y, por lo tanto, no se expone a la selección y así puede no sólo mantenerse en la población sino que también se dispersa en ella y a otras poblaciones (Stebbins, 1950; Dobzhansky, 1970). De esta forma, los tipos intermedios deben haber llegado a estar ampliamente distribuidos en las poblaciones del teocintle de tal manera que al hombre de hace 7-8 mil años fue relativamente más fácil encontrarlas para someterlas a la domesticación mediante su cultivo en lugares aislados del teocintle. En este punto puede decirse que el hombre pudo iniciar el proceso de domesticación para originar al maíz, propiamente dicho, y a su vez continuar la domesticación con el fin de consolidar la nueva planta bajo su protección y multiplicación, y así crear la agricultura (Figura 11).

Bajo esta argumentación, la hipótesis multicéntrica de Kato (1984), McClintock (1978) y McClintock *et al.* (1981) se robustece, ya que propone que en las poblaciones de teocintle constantemente se estuvieron formando mutantes tipo maíz que pudieron



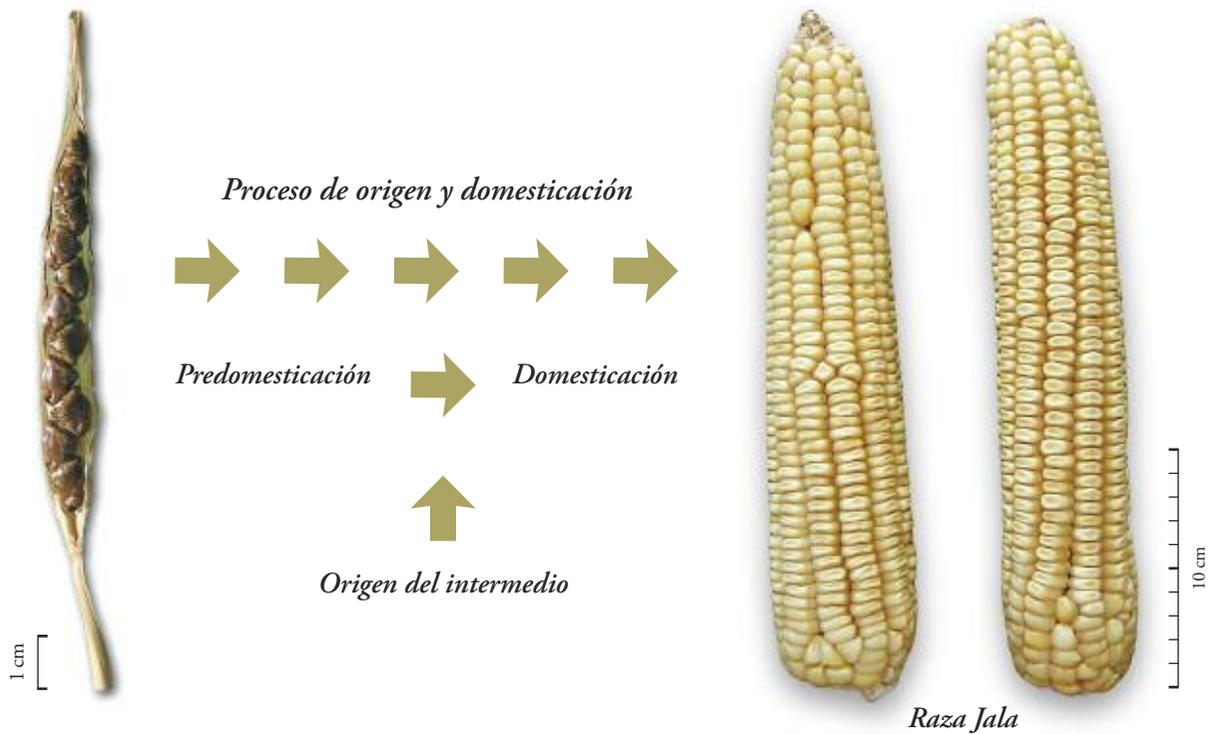


Figura 11. Esquema que muestra que el origen y domesticación de un cultivo es un proceso que consta de un sinnúmero de etapas que, a su vez, pueden agruparse en la predomesticación que origina a la planta intermedia y se inicia el proceso de domesticación. (Fotos: Taeko Angel Kato Yamakake)

tener muchas posibilidades de cruzarse entre ellas y avanzar en el proceso evolutivo hacia el maíz, ya que de esta forma también las probabilidades hubieran sido mayores de que el hombre primitivo hubiera podido encontrar estas plantas intermedias para iniciar la domesticación y originar al maíz propiamente dicho. Si, adicional a esto, el hombre tuvo la curiosidad o, más bien experiencia, de aislar geográficamente a estas plantas mutantes, entonces pudo encontrar que este aislamiento aceleraba la formación de fenotipos más favorables para sus requerimientos, mediante el cruzamiento entre ellas y, si también tuvo la curiosidad de seleccionar las plantas que más le convenían, el hombre debe haber iniciado lo que actualmente llamamos “agricultura o cultivo controlado por el hombre” (Galinat, 1988).

La otra limitación que tiene la conclusión de Matsuoka *et al.* (2002), de que la domesticación del maíz fue unicéntrica, es que Benz (2001) estudia tres

fragmentos de mazorcas fósiles de *Zea* encontradas por Flannery (1986) en la cueva de Guilá Naquitz en Oaxaca y datadas por Piperno y Flannery (2001) con una antigüedad de $5,400 \pm 30$ años ^{14}C antes del presente (A. P.) o 6250 años del calendario A. P. Los tres especímenes tienen las siguientes características: el raquis no se desarticula, una raquilla corta, espiguillas perpendiculares al raquis, y cápsulas de frutos con copillas (cúpulas) abiertas, que exponen el grano, lo que indica que el hombre de hace 6250 años ya había encontrado estos cambios genéticos en las poblaciones del teocintle, y por selección originó al maíz. Por otro lado, las tres inflorescencias son dísticas y una de ellas con dos hileras de granos y los otros dos con cuatro hileras de granos. Esto sugiere que son especímenes producto de la domesticación incipiente del teocintle. En Guilá Naquitz, Schoenwetter y Smith (1986) encontraron evidencia de que crecía el teocintle en el sitio porque se observó



la presencia de algunos granos de polen que identificaron como de teocintle. Sin embargo, los estudios de Ludlow-Wiechers *et al.* (1983), Cervantes y Kato (1994) y Holst *et al.* (2007) indican que el tamaño de grano de polen no es una característica confiable para diferenciar maíz de teocintle debido a que actualmente se ha encontrado que la variación en los tamaños de polen se traslapa con mucha frecuencia en las muestras analizadas mediante diferentes métodos de medición y montaje de polen. Especímenes de fragmentos de mazorcas similares a los de Guilá Naquitz también fueron encontrados en Tehuacán, Puebla, pero con una antigüedad de 700 años menos. Tanto Guilá Naquitz, Oaxaca como Tehuacán, Puebla, se localizan cerca de la periferia de lo que actualmente se conoce de la distribución geográfica del teocintle raza Balsas o *Z. mays ssp. parviglumis* de acuerdo a Wilkes (1986) y Sánchez *et al.* (1998), quienes han recolectado teocintle de este tipo en Amatlán y Huilotepec, municipio de Tepoztlán en Morelos y en San Cristóbal Honduras, municipio de San Pedro Juchatengo en Oaxaca, por lo que los descubrimientos de mazorcas fósiles podrían ser evidencia de que el maíz pudo haber sido domesticado en más de un sitio, después de haberse aislado la semilla de plantas con características más similares a las del maíz. Si esta interpretación de las mazorcas fósiles de Puebla y Oaxaca es aceptable, entonces, sería un apoyo más para la hipótesis del origen multicéntrico de maíz propuesta por Kato (1976, 1984), McClintock (1978) y McClintock *et al.* (1981).

La teoría multicéntrica también propone que el origen y domesticación del maíz no sólo ocurrió en un sitio y tiempo dados sino que pudo haber sucedido en varios lugares y tiempos, de tal manera que la diferencia de 700 años no es problema si se está hablando de periodos de miles de años en este proceso. Por otro lado, también existe la posibilidad de que una vez llegado el momento de la práctica de una agricultura establecida, haya habido un intercambio entre diferentes sitios de domesticación del maíz. Esto porque no es concebible que en los momentos de inicio del proceso de domesticación también haya habido dicha comunicación e intercambio entre pobladores de los diferentes lugares.

Una vez lograda la domesticación de poblaciones estables de maíz y se haya establecido la agricultura propiamente dicha y la estabilidad alimentaria, la actividad de cacería-recolección se habría disminuido y así los pobladores de diferentes lugares de domesticación, no sólo de maíz sino también de otras especies, habrían tenido tiempo para pensar en viajar e intercambiar alimentos y otros productos. Antes de esto, a los habitantes no les hubiera convenido separarse de sus asentamientos temporales ni tampoco hubieran podido hacerlo por sus actividades diarias de consecución de alimentos y otros materiales para su bienestar.

Los estudios morfológicos comparativos de la variación del raquis de la inflorescencia femenina del teocintle, el maíz y el híbrido maíz x teocintle dan soporte a la teoría de la domesticación multicéntrica del maíz. En el caso del teocintle, los entrenudos se invaginan formando lo que se conoce como cúpula en cuya oquedad se aloja una sola espiguilla (la segunda es abortiva), que se convierte en el cariósipide después de la fecundación; la cúpula conteniendo el cariósipide es sellada por la gluma externa endurecida, conjunto que se denomina cápsula de fruto o segmento de raquis. En la madurez estos segmentos de raquis forman capas de abscisión en los nudos que facilitan su dispersión. En cambio, en el maíz las copillas compactadas en el olote de la mazorca son abiertas con dos granos fuera de ellas debido a que los pedicelos se alargan perpendicularmente al eje del raquis y las glumas no se encuentran endurecidas. En el híbrido maíz x teocintle la raquilla se acorta y el par de espiguillas parcialmente quedan dentro de la copilla. Con base en estas observaciones Galinat (1963, 1970, 1985, 1988, y 1995) postula que el primer paso hacia la domesticación del maíz a partir del teocintle debe haber sido la reactivación de la segunda espiguilla femenina. Los estudios del desarrollo ontogenético de las inflorescencias masculinas y femeninas de los teocintles anuales mexicanos (*Zea mays ssp. mexicana* y *Z. mays ssp. parviglumis*) concuerda con lo que Galinat (1985) considera a la reactivación de la segunda espiguilla (pedicelada) como el inicio del proceso de origen del maíz. Sin embargo, los resultados de Sundberg





y Orr (1990) indican que la reactivación no está asociada con la iniciación de la espiguilla pedicelada, sino que más bien se manifiesta en el primordio de una espiguilla pedicelada previamente existente en una inflorescencia muy joven del teocintle y permite continuar el desarrollo de la espiguilla pedicelada hasta su madurez. Es decir, se evita la aborción de la espiguilla pedicelada. También Galinat (1988) dice que “El apareamiento de las espiguillas femeninas en poblaciones silvestres de teocintle ocurre en baja frecuencia. Su significado puede ser cuestionado porque, en vez de ser parte de una variación natural en el teocintle, podría ser simple resultado de la introgresión del maíz”. La evidencia de que esta mutación de dos espiguillas por copilla en teocintle no es producto de la introgresión del maíz, ha sido descubierta por Dewald y Dayton (1985) en el *Tripsacum*, que al igual que en el teocintle, las copillas contienen una sola espiguilla y no se conoce hasta ahora la formación de híbridos espontáneos entre maíz y *Tripsacum*.

Este tipo de inflorescencia femenina en el teocintle, cúpulas con dos espiguillas, consecuencia de la reactivación de la segunda espiguilla abortiva, sería el intermedio o eslabón entre el teocintle y el maíz; entonces, una posibilidad es que las poblaciones ancestrales de teocintle de la región central de la Cuenca del Balsas que según Matsuoka *et al.* (2002) son las que dieron origen al maíz, deben haber formado plantas con el fenotipo intermedio que ahora sí llamaron la atención del hombre, ya que dio la posibilidad de que se formaran en una frecuencia mayor dentro de las poblaciones del teocintle y, así, se inició la domesticación de la nueva planta. Esto significa que hubo una etapa en la evolución del propio teocintle que a la vez que las poblaciones originales fueron distribuidas más extensamente desarrollaron plantas con cápsulas de fruto con doble grano con mayor frecuencia, lo que facilitó la domesticación del maíz. Así, este proceso de domesticación pudo haber ocurrido no sólo en un sitio y momento dados sino en diversos lugares durante un periodo de tiempo más o menos amplio (¿predomesticación de varios milenios?). En el trabajo mencionado se postula que solamente la raza Balsas o *Z. mays ssp. parviglumis* fue

la que dio origen al maíz; sin embargo, Fukunaga *et al.* (2005) encuentran que la *ssp. parviglumis*, a la vez que originó al maíz, también formó lo que ahora se conoce como raza Chalco y Mesa Central o *ssp. mexicana*; si, como se mencionó anteriormente, hubo un periodo de evolución del teocintle en el que se expandió su distribución geográfica y en ese periodo ocurrió la diversificación en otra subespecie, la *ssp. mexicana*, también pudo haber originado la variación genética de plantas con cúpulas de doble grano. Si esto ocurrió así, entonces esta nueva raza o subespecie también pudo haber sido parte del primer paso hacia la posibilidad del origen múltiple del maíz (Galinat, 1963, 1970, 1988 y 1995).

Lo antes discutido indica que los resultados de Matsuoka *et al.* (2002) pueden ser interpretados de forma alterna a la que ellos dieron a lo obtenido en el análisis de microsátelites en muestras de maíz y teocintle. De esta forma los resultados de varios investigadores (Doebly, 1990, 2004; Galinat, 1963, 1970, 1988, 1995; McClintock, 1978; McClintock *et al.* 1981; Kato, 1984; Benz, 2001; Matsuoka *et al.* 2002; y Fukunaga *et al.* 2005) pueden ser integrados en una sola teoría sobre el origen del maíz que serviría como punto de partida para futuras investigaciones. Posiblemente Wilkes (2004) tiene razón al decir que conocemos muchos aspectos sobre el teocintle y el maíz, pero en realidad no conocemos cómo se originó el maíz a partir del teocintle. Él piensa que lo que se necesita es incrementar el registro arqueológico para confirmar lo que se piensa que se conoce acerca del origen del maíz. Esto significa que es muy difícil o, más bien casi imposible, saber lo que en realidad pasó hace unos ocho mil o 10 mil años antes del presente si no hay evidencias, principalmente materiales, sobre los cambios ocurridos en el teocintle mediante la selección natural y posterior a esto los efectos causados por el hombre prehistórico en los productos de esa evolución natural. Más recientemente, Benz (2006) con base en una revisión de literatura sobre el tema arqueológico también concluye que existe la necesidad de incrementar la búsqueda de macrofósiles, tanto de maíz como de teocintle, de tal manera que aunado al análisis molecular de los genes que participaron en la



evolución del maíz se pueda entender mejor el origen y la evolución de este cereal tan importante en la vida de la humanidad.

Análisis de fitolitos y granos de almidón

En párrafos previos ya se ha mencionado que el estudio del tamaño de los granos de polen no es confiable en la distinción entre los de maíz y teocintle. Por esta razón, en años recientes se han desarrollado dos nuevas metodologías para la identificación de evidencias de la presencia de maíz y teocintle en materiales sedimentarios palinológicos y de excavaciones arqueológicas: el análisis de fitolitos y de granos de almidón fósiles. Los fitolitos son pequeñas formaciones silíceas opalinas que se forman en la epidermis de diferentes órganos de las plantas (hojas, glumas, pedicelos, en las cúpulas de las cápsulas de fruto, olores, etc.). Estos fitolitos tienen tamaños y formas distintas cuyo complejo sirve para identificar patrones que son característicos de órganos de diferentes especies. Los fitolitos están controlados en parte por el gene *tga1*, como claramente lo mencionan Dorweiler y Doebley (1997, página 1320) “*tga1* está de alguna manera involucrado en la ruta de activación de la deposición del sílice en ciertas células, o en la represión en otras. La diferencia debida al fondo genético sugiere que otros *loci* también están involucrados en este proceso.” También hay evidencias que sugieren que el maíz puede ser distinguible del teocintle mediante las proporciones relativas de cada tipo de fitolito (Piperno, 1984).

La utilidad del análisis de granos de almidón para identificar al maíz en el área geográfica de su origen ha sido investigada encontrándose que funciona al igual que los fitolitos mediante patrones de formas y tamaños. Además, tanto los fitolitos como los granos de almidón se encuentran en las hendiduras de los utensilios de piedra que sirvieron para procesar alimentos a partir del maíz (Holst *et al.* 2007; Pear-sall *et al.* 2003).

En la actualidad, generalmente se toma como un hecho la antigüedad del origen del maíz en la parte central de la Cuenca del Balsas estimada con

datos de microsátélites, de 9188 años AP (antes del presente) de Matsuoka *et al.* (2002). Los trabajos hechos mediante las dos metodologías (fitolitos y granos de almidón) en varias partes de México, Centro y Sudamérica evidencian que la presencia del maíz en esos lugares tienen menor antigüedad que la edad estimada del maíz en la Cuenca del Balsas: Así, en el Valle de Iguala, Guerrero, el maíz ya era cultivado alrededor de 7,500 años AP; Guilá Naquitz, Oaxaca, 5,412 años AP; en San Andrés, Tabasco (en este caso la datación fue basada en granos de polen fósil) de 7,000 años AP; en Panamá, hace 7,000 años AP; en la región de altitud media de Colombia, 7,500 años cal. AP (6,600 años AP); hace 5,800 años cal. AP (5,000 años AP) en Amazonia colombiana y ecuatoriana; y hace 4,000 años cal. AP (3,700 años AP) en Perú y 4,700 años cal. AP (4,000 años AP) en el sur de Uruguay; esto ha sido interpretado en el sentido de que el maíz fue domesticado en la región central de la Cuenca del Balsas, Guerrero, fue dispersado a través del Istmo de Tehuantepec hacia San Andrés, Tabasco, y de ahí hacia Centroamérica y Sudamérica (Piperno *et al.* 2007; Pohl *et al.* 2007).

Si se considera solamente los datos de antigüedad del maíz en diferentes lugares, entonces parece correcta la interpretación; sin embargo, ¿son comparables la antigüedad de la domesticación con base en los datos de microsátélites y los obtenidos mediante fitolitos y granos de almidón? ¿Con la dispersión lineal, que presentan los datos de análisis de fitolitos y granos de almidón, cómo se formó la gran diversidad racial que actualmente muestra el maíz en toda América? Con este modelo simplista de dispersión del maíz a partir de su lugar de origen, ¿cómo explicar que los maíces de Sudamérica muestran claramente que la costa del Atlántico fue colonizada por maíces del sur y del oriente de México y los de la costa sudamericana del Pacífico recibieron materiales provenientes del occidente mexicano?, es decir, existieron al menos dos corrientes migratorias independientes de maíz de México a Sudamérica, como se muestra en la siguiente sección “El origen multicéntrico del maíz y su diversificación racial en México”.



El análisis bibliográfico de Benz (2006) sobre los estudios moleculares de algunos genes conocidos relacionados a las diferencias entre teocintle y maíz, ha resultado en que, como en el caso de los fitolitos y granos de almidón fósiles, sirven para estimar la antigüedad del proceso de domesticación y, además, conducen a conocer la duración del periodo predomesticación, es decir, cuando ocurrió una reducción genética de la población fundadora que originó la especiación. Considera que las estimaciones genéticas tienen intervalos grandes aunque la mayoría coinciden en que el promedio de fechas están entre 10,000 y 11,000 años AP. Todo este nuevo conocimiento contribuye a un mejor entendimiento sobre el origen y domesticación del maíz desde el punto de vista cronológico.

El origen multicéntrico del maíz y su diversificación en México

Muchas de las teorías sobre el origen del maíz se han concentrado en el origen del maíz propiamente dicho, es decir cómo pudo ocurrir la formación de la inflorescencia femenina del maíz, tan extraordinaria entre las plantas, y no han considerado si este fenómeno ocurrió en un lugar o en varios sitios independientes. Sin embargo, la idea de la domesticación multicéntrica ha sido al menos mencionada por varios autores previo a la propuesta de origen del maíz en varias regiones (Mangelsdorf y Reeves, 1959; McClintock, 1959, 1960; Randolph, 1959; Grobman *et al.* 1961; Mangelsdorf y Galinat, 1964; Kato y Blumenschein, 1967; Brandolini, 1970; Mangelsdorf, 1974).

El estudio sistemático de la variación racial del maíz existente en México se inició con Vavilov (1951) y Anderson y Cutler (1942). Posteriormente con la formación de la Oficina de Estudios Especiales (SAG-Fundación Rockefeller) en 1943 se llevó a cabo una recolección de muestras de maíz de todo el territorio mexicano y con el estudio de ese material y, considerando la definición del concepto de raza “como un grupo de individuos relacionados con suficientes características en común que permiten su reconocimiento como un grupo” según An-

derson y Cutler (1942), se hizo la primera publicación sobre la variación racial y su distribución geográfica del maíz en México (Wellhausen *et al.* 1951). Además, con la genealogía de cada una de las razas identificadas y caracterizadas fueron agrupadas en razas Antiguas Indígenas, Exóticas Precolombinas, Modernas Incipientes, y Mestizas Prehistóricas. Para esta agrupación fue considerado el concepto de característica “tripsacoides” de Mangelsdorf y Reeves (1939), es decir, la influencia del *Tripsacum* sobre el maíz mediante la introgresión del teocintle. Wellhausen *et al.* (1951) identifican 25 razas y diez grupos no bien definidos racialmente. Además, determinan que cada raza tiene una distribución geográfica definida. Este número fue incrementado en cinco razas por Hernández y Alanís (1970). Actualmente el número de razas identificadas para México se ha incrementado a 59 (Sánchez *et al.* 2000) considerando las 35 de Wellhausen *et al.* (1951), las cinco de Hernández y Alanís (1970), 10 de Ortega *et al.* (1973, 1979, 1985, 1991), las cinco de Benz (1981, 1986) y las cuatro de Sánchez (1989). Según estimación de Ortega (2003) el número de razas de maíz en México puede ser mayor que lo establecido conforme se vayan haciendo nuevas recolecciones de muestras principalmente en regiones mal comunicadas del país.

En este punto es necesario que se deje claro lo referente a cómo se incrementó la diversidad racial en México de acuerdo con Wellhausen *et al.* (1951). Según estos investigadores las razas Cacahuacintle y Maíz Dulce fueron originadas y desarrolladas en Sudamérica y posteriormente, en tiempos prehistóricos, fueron introducidos a México. El argumento para esta interpretación ha sido la de que en Sudamérica este tipo de maíces se encuentran en cultivo en grandes áreas, especialmente en las alturas de los Andes, lo que hizo suponer que son muy antiguas en esos territorios; aunado a esto y, siguiendo la teoría tripartita de Mangelsdorf y Reeves (1939), de que el maíz silvestre hipotético también estuvo creciendo en esos territorios y, por lo tanto, las mencionadas razas pudieron tener origen a partir de ese maíz. Anteriormente se ha discutido ampliamente la nula posibilidad de la existencia del maíz silvestre y de que



existen amplias evidencias de que el teocintle es el ancestro del maíz. Hasta donde se sabe en Sudamérica no existen poblaciones de teocintle. Entonces la idea de que Cacahuacintle y Maíz Dulce se originaron en Sudamérica queda desechada. Más adelante se describe la posibilidad de que lo correcto es a la inversa, es decir, se originaron en México y fueron introducidos a este sub-continente del sur.

La teoría multicéntrica del origen del maíz (McClintock, 1978; McClintock *et al.* 1981; Kato, 1984) probablemente es la única que parece explicar adecuadamente cómo pudo evolucionar la gran variación racial y su distribución geográfica existente en México. Así, de acuerdo con esta teoría hay una relación directa entre la riqueza racial de un territorio y la aportación de los germoplasmas primigenios obtenidos en los cinco centros de domesticación distintos determinados por los estudios cromosómicos; los germoplasmas primigenios del maíz domesticado fueron movidos sobre ciertas rutas de migración que los nativos siguieron conforme el cultivo del maíz se incrementó; así, en determinados territorios convergieron más de un germoplasma original causando la posibilidad de desarrollo de una mayor diversificación racial. De esta forma, en el occidente de México y el territorio sur de Mesoamérica (Oaxaca, Chiapas y Guatemala) es donde actualmente se encuentra la mayor variación racial (27 razas mexicanas más las guatemaltecas) y también es donde convergieron los germoplasmas de tres centros de domesticación, los complejos Zapalote, Tuxpeño y Tierras Altas de Guatemala en el sur mesoamericano y cuatro en el occidente mexicano, los complejos Zapalote, Tuxpeño, Pepitilla y Mesa Central; en el otro extremo está la costa del Golfo de México en que predomina la raza Tuxpeño pero también es donde solamente uno de los germoplasmas originales tuvo influencia, el complejo Tuxpeño. La Mesa Central y la región norte de México poseen una variación racial intermedia en relación con los dos extremos descritos.

Por otra parte, la distribución de nudos cromosómicos y de razas en Sudamérica en comparación con las de México es interesante en relación con la teoría multicéntrica del origen del maíz de Kato

(1984), McClintock (1978), y McClintock *et al.* (1981); según esta teoría el complejo Zapalote desarrollado en el territorio de Oaxaca-Chiapas de México tiene como nudos característicos los encontrados en 4C, 5C y 7C y el complejo Tuxpeño, también originado en Oaxaca, en que el nudo grande de 9L es el característico que tienen distribuciones muy especiales en México, también se han encontrado en los maíces de Venezuela, territorio de Roraima y algunas islas del Caribe cercanas a Sudamérica, pero no se les ha encontrado en la parte occidental de este sub-continente; esto indica que los maíces de la región nororiental sudamericana tienen parentesco con los de estos complejos mexicanos y que al occidente sudamericano fue introducido maíces de otra parte de México. Esta última relación queda determinada mejor mediante características morfológicas del grano. Sin embargo, hay un dato cromosómico que evidencia esta relación: en el norte de Ecuador, Bolivia, noroeste de Argentina y todo Chile el cromosoma B se encuentra en relativa alta frecuencia en sus maíces. En México este cromosoma B se encuentra muy ampliamente distribuido en todo el país (McClintock *et al.* (1981). Todo el occidente sudamericano, especialmente la región andina, se caracteriza por el amplio cultivo de razas de maíz cuyos granos tienen endospermos harinosos y dulces y en otros el grano tiene una punta curvada en la corona. En el noreste y la costa oriental predominan los maíces cristalinos y dentados y los pocos harinosos y puntiagudos se sabe que fueron introducidos del occidente (Roberts *et al.* 1957; Brieger *et al.* 1958; Ramírez E. *et al.* 1960; Timothy *et al.* 1961; Grobman *et al.* 1961; Timothy *et al.* 1963; y Grant *et al.* 1963. Estas tres características de grano en los maíces del occidente de Sudamérica se encuentran en la región occidental de México en las razas Harinoso de Ocho y la sub-raza Elotes Occidentales, Olotón, Cacahuacintle, Maíz Dulce, Dulcillo de Sonora, y Elotes Cónicos. En este territorio se encuentra la raza Pepitilla y sus derivados que poseen granos con la característica “punta curvada” (Wellhausen *et al.* 1951). Si se acepta que el maíz fue originado y domesticado en México y posteriormente de ahí fue dispersado a otras partes del continente



americano, entonces, lo más probable es que del occidente de México fue llevado el maíz que colonizó la costa occidental de Sudamérica. En páginas anteriores se discutió por qué no es aceptable lo contrario, es decir, que el maíz no pudo haberse originado en esos territorios sureños porque no hay evidencia alguna de la existencia de teocintle, en el pasado y en el presente, y de sobra se ha demostrado que esta planta es el ancestro del maíz. Desgraciadamente, no hay datos de nudos cromosómicos de los maíces de Colombia y Perú; ¿qué tanto puede cambiar el escenario de la distribución de razas de maíz en Sudamérica una vez que se conozca esta información? No lo sabremos hasta que se lleven a cabo los estudios cromosómicos en esos países.

Recientemente Vigouroux *et al.* (2008) estudiaron 964 plantas individuales representando a las 310 razas nativas de maíz de las Américas mediante un análisis con 96 microsatélites. Los datos de las plantas analizadas incluyeron los de Matsuoka *et al.* (2002). El objetivo del estudio fue el conocer la diversidad genética de las razas de maíz en las Américas. Analizando los datos con el método de agrupamiento bayesiano determinan cuatro grupos raciales principales: Altiplanicie Mexicana, Norte de Estados Unidos, Tierras Bajas Tropicales (comprende el sureste tropical de México, Centroamérica, Colombia, Venezuela y las islas del Caribe) y Los Andes (desde Ecuador hacia el sur hasta Bolivia y Chile). Consideran que los tres últimos grupos se originaron a partir del primero. El grupo racial Altiplanicie Mexicana resultó ser el más diverso genéticamente; sin embargo, lo que en este estudio se denomina Altiplanicie Mexicana incluye buena parte de los territorios costeros de altitud baja e intermedia del Pacífico y del Golfo de México, hecho que no concuerda con el nombre del grupo racial. Esta falta de discriminación racial probablemente ha sido debida a que solamente se obtuvo el ADN de una o dos plantas por población analizada, por lo tanto, cada una de las 59 razas que se conocen actualmente en México (Sánchez *et al.* 2000) estuvieron representadas por una o, en muy pocas ocasiones, por dos plantas. Esto no parece ser un muestreo suficiente para determinar la distribución geográfica de la variación genética entre las ra-

zas mexicanas de distintas áreas ecológicas y solamente fue posible obtener por Vigouroux *et al.* (2008) en lo que denominaron Altiplanicie Mexicana y el sureste tropical de México; el territorio mexicano no es, desde el punto de vista ecológico-geográfico, tan uniforme como esta separación en dos grandes regiones podría implicar.

Este panorama de la distribución de la variación genética racial en el continente americano que muestran Vigouroux *et al.* (2008) se asemeja al apenas discutido y descrito en párrafos anteriores con base en la información existente de la descripción racial del maíz del continente americano (Wellhausen *et al.* 1951; Roberts *et al.* 1957; Brieger *et al.* 1958; Ramírez *et al.* 1960; Timothy *et al.* 1961; Grobman *et al.* 1961; Timothy *et al.* 1963; y Grant *et al.* 1963) y de los complejos de nudos cromosómicos de McClintock (1978) y Kato (1984). Además, parece ser que el norte de Sudamérica y el Caribe fue poblado por maíces introducidos del sureste de México y los maíces del occidente de Sudamérica fueron llevados de lo que Vigouroux *et al.* (2008) llamaron el grupo Altiplano Mexicano. El problema que se encuentra en esta investigación es que Vigouroux *et al.* (2008) mantienen la misma interpretación de Matsuoka *et al.* (2002), de que el maíz fue originado en la región central de la cuenca del río Balsas en México mediante un evento único (teoría unicéntrica), lo que supone que este maíz original tuvo una composición genética muy reducida y que, posteriormente, se diversificó en la parte alta antes de dispersarse a regiones bajas. Sin embargo, Matsuoka *et al.* (2002) no explican cómo es que este maíz primigenio pudo, por sí solo, incrementar su variación genética hasta lo que en el presente muestran morfológica y citológicamente las razas actuales de México. ¿Mediante mutación al azar y selección? Hubiera sido demasiado lento y antes de lograr la variación genética necesaria para sobrevivir el maíz primigenio habría perecido durante el proceso de domesticación. Sin tener una solución sobre el origen de la diversidad genética del maíz en México no es posible hacer una interpretación adecuada del maíz de las demás regiones del continente americano.

5 DIVERSIFICACIÓN Y DISTRIBUCIÓN RECIENTE DEL MAÍZ EN MÉXICO

Luz María Mera Ovando



Por su ubicación y características fisiográficas México está considerado como uno de los países con mayor diversidad biológica y cultural a nivel mundial (Bye, 1993; Toledo, 1993). Las diferentes condiciones ecológicas producen una infinidad de hábitats, en las que prosperan muy distintos ecosistemas ricos en flora y fauna (Aguilar, 2003). Esta variedad ecológica guarda estrecha relación con la diversidad de grupos humanos que se asentaron en el territorio nacional y generaron sus formas específicas de vida y cultura. En este espacio geográfico y cultural hace aproximadamente ocho mil años, los grupos humanos iniciaron el proceso de domesticación de las principales especies cultivadas en la agricultura moderna, mediante la selección y reducción de la diversidad genética contenida en sus parientes silvestres (Olsen y Gross, 2008; Vigouroux *et al.* 2008). Con la aparición de la agricultura, el control por observación de los mecanismos de reproducción de las plantas y los desplazamientos de las primeras sociedades agrícolas, las plantas cultivadas fueron dispersadas fuera de su centro de origen (Shuster y Bye, 1983).

De acuerdo con Shuster y Bye (1983) el maíz consiguió ser introducido a otras zonas en compañía de diferentes tipos de plantas cultivadas y/o arvenses. Este complejo era transportado por los grupos humanos recolectores o agricultores, a lo largo de

ambientes con variaciones biofísicas, humanas y ecológicas. Para estas poblaciones de maíz, las presiones de selección involucraban además de la adaptación ambiental a condiciones climáticas diferentes a las del sitio de origen, las preferencias culturales de cada grupo (Ruíz *et al.* 2008; Durán, 2007; Doolittle y Mabry, 2006; Wellhausen *et al.* 1951).

El hombre ha mantenido activo el proceso de diversificación, mediante el cual ha seleccionado y modificado características genotípicas de la planta, que le han permitido la formación de nuevas poblaciones adaptadas a diversos climas y tipos de suelos. De acuerdo con Sánchez *et al.* (2000), Goodman y Brown (1988), Ortega-Paczka (2003), y Pressoir y Berthaud (2004) la interacción ambiente-genotipo y el aislamiento geográfico favorecieron la distribución geográfica de nuevas variantes de maíz (diversificación).

Como se discute en el Capítulo 4 de las teorías de origen del maíz, los estudios en relación al centro de origen y domesticación del maíz, han generado dos teorías alternativas la unicéntrica y la multicéntrica. Estudios filogenéticos recientes de Vigouroux y colaboradores (2008) mantienen la idea del evento único de domesticación en la Cuenca del Río Balsas área geográfica definida por Matsuoka *et al.* (2002). Sugiriendo que la diversificación de las razas de maíz en épocas precolombinas



se llevó a cabo en dos direcciones. La primera, se inició en las tierras altas de México y siguió un desplazamiento hacia el oeste y norte del país, hacia el suroeste de los Estados Unidos y continuó hacia el este de Canadá. Una segunda vía fue desde las tierras altas de México hacia el oeste y suroeste de las tierras bajas de México, entrando hacia Guatemala, las islas del Caribe, las tierras bajas de Sudamérica y las montañas de los Andes. Sin embargo, al final estos autores mencionan la importancia del agricultor en la selección y mantenimiento de la diversidad actual de maíz.

Considerando este comentario, las posibilidades de que los eventos de domesticación no fueran únicos, ni en una zona definida, permiten sugerir la presencia de varios centros de origen/domesticación del maíz, que deben ser considerados centros de diversidad de maíz.

La diversidad de maíz presente en México ha sido descrita y clasificada de acuerdo a dos corrientes de pensamiento: 1) Las etnotaxonomías en donde el maíz recibe diferentes nombres según su morfología o utilidad (Louette, 1997; Louette y Smale, 2000; Perales y Hernández 2005; Vargas, 2007); en ocasiones, estas clasificaciones pueden generar cierta confusión, al considerarse y generalizarse el uso de nombres comunes locales; 2) La de la ciencia occidental, la cual basándose en las reglas de la taxonomía botánica ha generado unidades de clasificación de convención universal, la especie, la subespecie, variedades y la raza. Este último concepto ha sido aplicado mundialmente a la clasificación de maíz, y fue definido por Anderson y Cutler (1942) como “Un grupo de individuos emparentados, con suficientes características en común para permitir su reconocimiento como grupo”.

Los estudios y exploraciones conducentes a clasificar la diversidad de razas han considerado el mayor número de características morfológicas para describir a las plantas de cada una de las razas de maíz colectadas en México y América. En este caso los rasgos de la mazorca (espiga femenina) se consideran los más importantes para diferenciar a las plantas en las diferentes categorías raciales (Anderson y Cutler, 1942; Wellhausen *et al.* 1951).

Los primeros trabajos de clasificación se fundamentaron en la descripción de las razas sobre bases morfológicas, fisiológicas, genéticas, agronómicas y características citogenéticas (nudos cromosómicos), que permitieron establecer patrones de relaciones genealógicas preliminares (Sturtevant, 1899; Chávez, 1913; Kuleshov, 1930; Anderson y Cutler, 1942; Wellhausen *et al.* 1951; Hernández X. y Alanís, 1970; Ortega-Paczka, 1973; Kato, 1961, 1965). Esta información constituye la base del conocimiento de la diversidad de maíz y ha servido hasta ahora, como patrón en la descripción de las razas. En forma particular el trabajo que Wellhausen y colaboradores (1951) realizaron en México, es considerado el primer estudio organizado y sistemático de la diversidad del maíz, de un país que fue ejemplo en el resto de El Caribe, Centro y Sudamérica (Sánchez, com. pers.).

En los años 70s, a partir del desarrollo de los métodos estadísticos que manejan una gran cantidad de información de variables y los inicios de los sistemas de computo hacia finales de los años 60, fue posible analizar la variabilidad del maíz del continente de una forma sistemática, a través de lo que se denominó taxonomía numérica, los resultados de ese trabajo permitieron la descripción de 14 conglomerados de las razas de maíz del continente americano (Goodman y Bird, 1977).

En México, los estudios de Cervantes y colaboradores (1978), clasificaron mediante el uso de la taxonomía numérica las 25 razas de maíz identificadas por Wellhausen *et al.* (1951). Corroborando las relaciones genealógicas inferidas en los estudios previos.

En años recientes, el uso de técnicas bioquímicas y moleculares para medir la variación genética, la variación del contenido isoenzimático y el uso de técnicas estadísticas especiales (componentes principales y conglomerados). Las características de química del grano y análisis de metabolitos secundarios han permitido definir con mayor precisión la variación racial presente en América (Hernández, 1986; Classen *et al.* 1990; Reid *et al.* 1990, 1991; Arnason *et al.*, 1994; Sánchez *et al.* 2000; Pressoir y Berthaud, 2004; Narváez *et al.* 2007).





(Fotografía: Robert Bye)

En su estudio sobre las razas mexicanas Sánchez y Goodman (1992) lograron definir con mayor precisión algunas razas que hasta entonces no estaban definidas. En el año 2000, Sánchez y colaboradores reportaron la presencia de 59 razas mexicanas.

Los nombres con los que se han clasificado las razas mexicanas reciben denominaciones en lenguas indígenas y en otros casos en el castellano; algunos son descriptivos y otros son nombres de localidades, se basan en la asociación del carácter fenotípico de la mazorca (forma y habilidad del grano para reventar, forma de la mazorca, textura y color del grano), con el lugar de reconocimiento y el grupo indígena que lo utiliza. Así como, los usos específicos para los que fueron seleccionadas (Wellhausen *et al.* 1951; McClintock *et al.* 1981).

A continuación se presenta una reseña histórica de los estudios de clasificación de las razas mexicanas.

A principios del siglo pasado Chávez (1913) definió 56 variantes considerando caracteres de la mazorca, el grano, el olote y el periodo vegetativo. Posteriormente Kuleshov (1929, 1930) apoyándose en la textura del grano, agrupó al maíz mexicano en tres grupos: 1) México Central, 2) Dentado y 3) Hojas largas y anchas.

Después de casi una década, Anderson y Cutler (1942) y Anderson (1945) inician una serie de estudios que han representado una contribución significativa en el estudio de la clasificación del maíz en México. Sugieren el empleo de los caracteres de la espiga, como un carácter fijo, debido a que la inflorescencia femenina (mazorca) y la masculina (espiga) son reflejo fenotípico de las características genéticas del individuo. Para facilitar la elaboración de una clasificación taxonómica donde definen el término “raza” como un grupo de individuos relacionados con suficientes características en común que permitan su afirmación como un grupo. Así, logran la clasificación preliminar de los maíces del Bajío y Mesa Central.

Posteriormente, Wellhausen *et al.* (1951), al tomar como base la definición de raza propuesta por Anderson y Cutler (1942) y caracterizando los caracteres vegetativos de la planta, la espiga y la mazorca; además de los fisiológicos, genéticos y citológicos, lograron clasificar e ilustrar las primeras 25 razas mexicanas, agrupadas en cuatro grupos y tres subrazas, mencionando siete tipos como no bien definidas (Wellhausen *et al.* 1951). Los grupos definidos son: 1) Las Antiguas Indígenas: Palomero Toluqueño, Arrocillo-Amarillo, Chapalote



y Nal-tel consideradas como las descendientes de un maíz primitivo de carácter reventador. Estas razas tienen en común las siguientes características: endospermo tipo reventador y mazorcas pequeñas. 2) Las razas Exóticas Precolombinas procedentes de Centro y Sudamérica (Cacahuacintle, Harinoso de ocho, Olotón, Elotes occidentales y Maíz Dulce) se caracterizan por tener granos grandes y harinosos, de color blanco, excepto para algunos genotipos de maíz dulce. 3) Las llamadas Mestizas Prehistóricas; que son resultado del cruzamiento de las anteriores y la introgresión de teocintle. (Cónico, Reventador, Tabloncillo, Tehua, Tepecintle, Dzit-Bacal, Zapalote Chico, Zapalote, Tuxpeño, Pepitilla, Comitico, Jala, Olotillo y Vandeño). 4) A partir de la Conquista se han desarrollado las razas Modernas Incipientes que son cuatro: Bolita, Chalqueño, Celaya y Cónico Norteño (Wellhausen *et al.* 1951).

Posteriormente, Hernández X. y Alanís (1970) colectaron 696 muestras de maíz de la Sierra Madre Occidental logrando identificar cinco razas más para el norte y noroeste de México (Apachito, Azul, Gordo, Bofó y Tablilla de ocho), mencionando la existencia de un complejo con características específicas que funcionó como eslabón en la formación de las razas del suroeste de Estados Unidos. En este estudio Hernández X. y Alanís (1970), mencionan que el aislamiento geográfico causado por el desplazamiento de los grupos étnicos jugó un papel importante en la distribución racial, factor que no había sido considerado por Wellhausen *et al.* (1951). Ellos proponen que el uso al que era destinado el maíz seleccionado fue importante en la formación de nuevas razas. Por ejemplo, al romper la monotonía del consumo de tortilla se generaron nuevos móviles de selección que favorecieron la aparición de maíces con usos especiales, como pueden ser: el religioso (Bofo de Nayarit) o el culinario de la raza Apachito reventado para *palomitas* y tostado y adherido con panela para *ponte duro*. Entre los Tarahumaras, la raza Dulce se utiliza para pinole, el Harinoso de Ocho para elotes, tescüino y córicos y; el Reventador para palomitas (Hernández X. y Alanís, 1970; Hernández X., 1980b).

Durante sus estudios exploratorios en el estado de Chiapas, Ortega-Paczka (1973), comenta que la variación racial presente, es resultado de la selección de variantes realizada por los grupos étnicos, en base al color y textura del grano, para satisfacer requerimientos de calidad y variación en la alimentación, así como de ideas religiosas, relacionadas con la coloración del grano y/o la forma de la mazorca.

El estudio de caracteres cuantitativos de Cervantes (1976), mostraron que la utilización de métodos por comparación morfológica, estimación de efectos genéticos y reconocimientos de interacción genotipo-ambiente, apoya la clasificación de Wellhausen *et al.* (1951).

Estudios posteriores como el de Ortega-Paczka (1985) mostraron la existencia de razas que no habían sido descritas. Con el objetivo de verificar las colecciones resguardadas en el Banco de germoplasma del entonces Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, hoy Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias logró describir cinco nuevas razas: Ratón, Tuxpeño Norteño, Onaveño, Cristalino de Chihuahua y Palomero de Chihuahua. La clasificación elaborada por Ortega-Paczka *et al.* (1991) y Ortega-Paczka (2003) agrupa 41 razas.

Con base en los análisis estadísticos de las características morfológicas de la mazorca para 30 razas mexicanas, Benz (1986) registra lo que él considera como dos complejos raciales, y describe cinco nuevas razas (Chatino Maizón, Mixeño, Choapaneco, Mixteco y Serrano Mixe).

Al analizar los materiales que Wellhausen y colaboradores agruparon como no identificadas, Sánchez (1989) caracterizó y confirmó cuatro de estas razas no bien definidas (Zamorano Amarillo, Mushito, Dulcillo del Noroeste y Blandito) y tres tipos de los identificados por Ortega-Paczka en 1979 (Coscomatepec, Motozinteco y Elotero de Sinaloa). Posteriormente con el uso de la taxonomía numérica de rasgos morfológicos se logra la caracterización y clasificación de las razas no bien definidas y se ubican en grupos bien definidos (Sánchez, 2000).

Sumando las 39 razas anteriores más siete razas no bien definidas y cuatro consideradas como subrazas suman un total de 50 razas. Actualmente se han

Cuadro 5. Estudios que han realizado clasificaciones de maíz, sus aportaciones y procedimientos utilizados.

Autor	Aportaciones	Procedimiento de análisis de los datos
Anderson y Cutler, 1942	Definen el concepto de raza respecto al maíz	Caracterización morfológica
Wellhausen <i>et al.</i> , 1952	La lista de caracteres que han permitido distinguir diferentes grupos ecogeográficos. Describen e ilustran las primeras 25 razas contemporáneas, quedando algunas sin definir plenamente	Caracterización morfológica
Hernández X. y Alanís, 1970	Describen 5 razas de la Sierra Madre Occidental	Caracterización morfológica e información etnobotánica
Cervantes, 1976	Corroborar los resultados de Wellhausen <i>et al.</i> , (1952) relacionando el genotipo y el ambiente	Caracterización morfológica
Goodman, 1972; Goodman y Bird, 1977; Cervantes <i>et al.</i> , 1978	Corroboran grupos propuestos por Wellhausen <i>et al.</i> , (1951)	Caracterización morfológica
Ortega-Paczka, 1985b	Describe 5 razas no descritas anteriormente	Caracterización morfológica
Benz, 1986	Reconoce dos complejos raciales y describe 5 razas nuevas	Estadística de caracteres morfológicos de la mazorca
Kato, 1976, 1984; McClintock, 1978; McClintock <i>et al.</i> , 1981; López <i>et al.</i> , 1995	Definen grupos raciales con base a la distribución de los nudos cromosómicos	Técnica de constitución cromosómica
Stuber y Goodman, en los años setentas	Iniciaron los estudios de variación isoenzimática para los maíces de América	Técnicas bioquímicas e isoenzimáticas (ISO)
Stuber y Goodman, 1983, 1984; Stuber <i>et al.</i> , 1977; Goodman y Stuber, 1983; Doebley, <i>et al.</i> , 1983, 1984, 1985, 1986, 1987, 1988; Bretting, Goodman y Stuber 1987, 1990	Continúan los estudios de variación isoenzimática para los maíces de América	Técnicas isoenzimáticas (ISO)
Bird, 1980; Bird y Goodman, 1978	Precisan seis regiones culturales por la distribución del maíz y topografía	
Hernández C., 1986	Características útiles del grano	Características químicas del grano
Goodman y Brown, 1988	Definen tres grupos: Un grupo de razas tiene mazorcas largas y angostas, y se encuentra en el noroeste de México y en estados Unidos. Otro grupo contiene o agrupa las razas de mazorca cónica, encontradas en México en elevaciones altas. Un tercer grupo con mazorcas largas y pequeñas se encuentran en las tierras bajas, ya sea a lo largo de la costa Atlántica o la del Pacífico	Técnicas isoenzimáticas (ISO)

Diversificación y distribución reciente del maíz en México

Autor	Aportaciones	Procedimiento de análisis de los datos
Sánchez, 1989	Describió 4 razas catalogadas inicialmente por Wellhausen <i>et al.</i> , (1951) como no bien definidas. Logró la definición de 3 tipos identificados por Ortega-Paczka (1985b)	Técnicas isoenzimáticas (ISO)
Reid <i>et al.</i> , 1990, 1991	Relacionan las razas de maíz respecto a la resistencia al gusano barrenador	Características bioquímicas y de resistencia al gusano barrenador
Arnason <i>et al.</i> , 1994	Describen los 4 grupos de Wellhausen	Características bioquímicas y de resistencia del grano a plagas de postcosecha
Sánchez <i>et al.</i> , 2000	Definen cuatro grupos raciales con algunos subgrupos	Frecuencias alélicas en ISO, relacionan caracteres morfológicos con frecuencias isoenzimáticas

Nota: Las clasificaciones basadas en los análisis morfológicos, son marco de referencia para cualquier estudio biológico.

descrito hasta 59 razas (Cervantes *et al.* 1978; Hernández y Alanís, 1970; Doebley *et al.* 1985; Hernández, 1986; Ortega-Paczka *et al.* 1991; Sánchez y Goodman 1992; Sánchez *et al.* 2000).

La clasificación más reciente es la elaborada por Sánchez *et al.* (2000) donde se consideran 59 razas de maíz identificadas y ordenadas en cuatro grupos y algunos subgrupos de acuerdo a la similitud de sus características morfológicas e isoenzimáticas. Con el empleo de la taxonomía numérica y el análisis multivariado en estudios realizados por varios autores como: Goodman (1967, 1968, 1972, 1973), Goodman y Paterniani (1969), Bird y Goodman (1978) y Ron (1977) haciendo uso de radiaciones gamma 60 Co en 30 razas; Sánchez (1989) interacción genotipo-ambiente; se ha encontrado que la mayoría de las razas de maíz pueden ser asignadas a grupos raciales bien definidos que están acorde a las relaciones propuestas por Wellhausen *et al.* (1951).

El Cuadro 5 muestra la aportación de cada uno de los estudios antes mencionados.

Hasta aquí, hemos mencionado la clasificación de razas como unidad de estudio. Sin embargo, el empleo de marcadores moleculares ha definido los agrupamientos que se conocen como complejos raciales con una distribución regional en ocasiones

acordes a los diferentes grupos étnicos que los cultivan (Pressoir y Berthaud, 2004), que ha permitido elaborar una clasificación por adaptación agroecológica, características de la mazorca, características útiles, de grano y usos (ver el Cuadro 2 del Capítulo 2) (Ortega-Paczka, 2003). Con lo que se hace evidente el papel de los factores sociales en particular, del hombre en la evolución biológica de las razas (Bellón y Brush, 1994; Louette, 1997).

La descripción de los complejos raciales ha permitido ubicar en el espacio la distribución y rutas de diversificación de maíz en el territorio nacional. En su estudio Hernández, X. y Alanís, (1970) suponen que existe un complejo con características específicas que apoya la ruta de dispersión desde el centro de México hacia el suroeste de Estados Unidos, basado en la presencia de las razas Apachito y Azul del occidente de Durango y Chihuahua, y el Cristalino de Chihuahua. Lo anterior es cotejado por Ortega-Paczka (1985), cuando explica que posiblemente la raza Cristalino de Chihuahua, forme un eslabón en el origen de los cristalinos de ocho hileras del noreste de Estados Unidos.

Relacionado con la riqueza racial del territorio y la aportación de los germoplasmas caracterizando el largo de los nudos cromosómicos en las razas de



maíz, McClintock (1978), McClintock *et al.* (1981) y Kato (1984, 2005), elaboraron una distribución geográfica y racial de estos segmentos agrupados en los cinco complejos raciales encontrados:

Complejo Zapalote: Comprende las razas Zapalote Chico, Zapalote Grande y Bolita. Se distribuye hacia el norte y el sur de la región de Oaxaca-Chiapas; en las regiones costeras del Pacífico se encuentra sólo en pocas poblaciones de otras razas.

Complejo Pepitilla: Se presentan en la raza Pepitilla y su emparentado Maíz Ancho, en altitudes intermedias de 1500 a 1800 metros, en los estados de Morelos, Puebla, Guerrero, México, Michoacán, Guanajuato. Se ha distribuido hacia los estados de Jalisco y Nayarit, y de ahí hacia el noroeste siguiendo hasta el este de los Estados Unidos.

Complejo Mesa Central: Se encuentra en las razas Cónico, Palomero Toluqueño, Arrocillo Amarillo y Chalqueño, típicas de la Mesa Central.

Complejo Altos de Guatemala: Se concentra en la región guatemalteca del mismo nombre, aparece en las razas San Marceño, Serrano, Quicheño, Negro de Chimaltenango y Salpor.

Complejo Tuxpeño: Se encuentra en las razas Tuxpeño, que se distribuye a lo largo de la costa del golfo de México y Vandéño, en la costa del Pacífico, y Celaya en la región del Bajío, en la mesa Central. También se ha reportado en poblaciones de Guatemala y de otros países centroamericanos.

Tomando en cuenta la distribución de estos complejos McClintock (1978) y Kato (1984); proponen tres posibles rutas de diversificación del maíz: 1) El occidente de México y el territorio sur de Mesoamérica (Oaxaca, Chiapas, Guatemala hasta Sonora), transecto que alberga 27 razas mexicanas más las guatemaltecas; 2) El Centro de México hasta el Norte y 3) la costa oriental del Golfo de México, de acuerdo a la distribución del Tuxpeño.

Hernández (1986) encontró que las diferencias químicas del grano de las razas mexicanas parecen ser eficientes para permitir relaciones de parentesco ya establecidas y al mismo tiempo delinear otras con las no definidas. Sus resultados le permitieron delimitar áreas de distribución de grupos de razas que

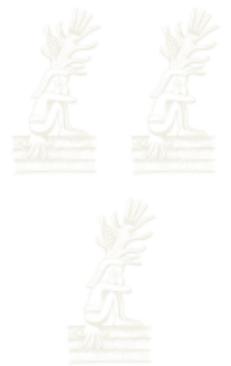
marcan rutas de dispersión del maíz durante el proceso evolutivo. Los agrupamientos obtenidos y la distribución de razas indican que éstas no son producto del simple cruzamiento entre dos razas, sino que en su origen intervino mayor diversidad de plasma germinal y su posterior diferenciación se debió a la presión del medio ambiente y a la selección bajo domesticación efectuada por el hombre.

En la agrupación se distinguen tres centros de diversidad genética de maíz en México: Chiapas, Mesa Central y Sierra Madre Occidental, cuya existencia es debido a la hibridación de poblaciones previamente diferenciadas y a la selección del hombre en ambientes diversos (Hernández, 1986).

Goodman y Bird (1977) mencionan lo importante que es la cultura en la evolución de los complejos raciales. Una de las regiones que enmarcan es la Mesa Central que se define por la presencia de los maíces cónicos dentados y palomeros. Aún cuando es la más pequeña de las regiones definidas, las culturas precolombinas que ahí se establecieron (teotihuacana, tolteca y mexicana), son determinantes en los desplazamientos de aquella época por lo que cada una influyó en el noreste de México y Centro América (Bye, 1993).

Goodman y Brown (1988), además describen las razas y su distribución en una escala regional. Desarrollan el concepto de grupos raciales, por ejemplo agrupamiento de razas de acuerdo a similitudes en algunos caracteres. Estos autores pudieron agrupar las razas mexicanas de maíz en tres grupos: Un grupo de razas tiene mazorcas largas y angostas, y se encuentra en el noroeste de México y en Estados Unidos. Otro grupo contiene o agrupa las razas de mazorca cónica, encontradas en México en elevaciones altas. Un tercer grupo con mazorcas largas y pequeñas se encuentran en las tierras bajas, ya sea a lo largo de la costa Atlántica o la del Pacífico. Esta clasificación refuerza la dicotomía entre los tipos de maíz de las tierras bajas y altas, que también se extiende a Guatemala (Bretting y Goodman, 1989; Doebley, 1990a).

Cada uno de los trabajos mencionados ha aportado nuevos elementos en el entendimiento de la distribución racial y la diversidad genética del maíz en México. Es interesante observar que la mayoría



concuera en que las tres regiones de mayor diversidad genética están ubicadas en: la Sierra Madre Occidental, la región de Chiapas-Oaxaca-Guatemala y la Mesa Central. Siendo estas tres zonas las que se reportan con mayor número de estudios exploratorios. Sin embargo, se hace mención de dos zonas más con las que quedaría cubierto el país, la costa del golfo y el noreste. De acuerdo con la bibliografía consultada salvo los primeros estudios de Hernández y Alanís (1970) y de Ortega-Paczka (1985) no existen estudios que sugieran que estas zonas son de baja diversidad.

Es importante señalar que la mayoría de los trabajos indicados se han basado en las accesiones de los bancos de germoplasma del país, producto de investigaciones que iniciaron en 1940, cuando las carreteras del país eran una limitante muy fuerte para los estudios exploratorios. En la actualidad no se puede estar muy seguro de que sólo sean 59 las razas de maíz presentes en México (Ortega-Paczka, 2003). Estudios exploratorios que están actualizando las colectas por estado, están ampliando la información al mencionar el número de razas presentes (Aragón *et al.* 2006) y realizando comparaciones de la diversidad actual con la reportada en estudios anteriores de la zona estudiada (Perales, 2005), Por lo que la actualización de estudios exploratorios es necesaria. En las Figuras 12 a 15 se muestra la distribución de las razas clasificadas en el trabajo de Wellhausen *et al.* (1951), de acuerdo al arreglo propuesto por Ortega-Paczka (2003) donde las agrupa por zona ecológica de distribución y características de la mazorca.

Distribución del maíz y su pariente silvestre

La Figura 16 muestra la distribución de maíz y teocintle, basándose en las colectas de maíz resguardadas en los bancos de germoplasma (hasta 1995, aproximadamente) y que fueron resultado de las primeras exploraciones para sistematizar las razas de maíz. Además, se incluyen las colectas más recientes reportadas en los proyectos de CONABIO (2009). En esta proyección encontramos que la mayor di-

versidad de maíz se concentra en la mesa central.

Se debe hacer mención que esta información se modificará al publicarse los resultados de las colectas más recientes sobre la distribución y situación actual de las poblaciones de maíz y teocintle estudiadas en los proyectos apoyados por la CONABIO (2009).

De manera preliminar se puede inferir este cambio debido a que existen estudios regionales previos que indican la presencia de nuevas razas en el país. Como el trabajo de Ron *et al.* (2006) donde determinaron la presencia de 14 grupos raciales entre las colectas estudiadas para los estados de Jalisco, Michoacán y Nayarit. Los caracteres evaluados se basaron en la morfología y otras características de la mazorca y del grano; determinando de forma preliminar la raza a la que pertenecen las colectas, así como las probables influencias que han recibido de otras razas diferentes.

En un estudio realizado por Aragón *et al.* (2006) para documentar la información existente sobre las colectas de los maíces nativos del estado de Oaxaca, resguardada en los bancos de germoplasma del INIFAP y CIMMYT, se detectaron 35 razas de maíz, lo cual representa el 70% de la diversidad existente en México.

Por otra parte, existe una idea generalizada entre los investigadores por hacer más explícita la relación ambiente-germoplasma-grupo cultural. El primer intento fue realizado Hernández X. y Alanís (1970). Un análisis de este tipo permitiría tener una idea más clara de la geografía de la domesticación. Actualmente se cuenta con algunos trabajos que dan cuenta de ello (ver Cuadro 2, Capítulo 2): (Aguilar *et al.* 2003; Turrent y Serratos, 2004; Aragón 2006; CONABIO, 2008). Sin embargo, deben existir ciertos parámetros generales que deben ser considerados manejados por los propios investigadores para lograr concretar este objetivo: 1) La información de la accesión debe ser cotejada; 2) los criterios y parámetros a emplear para definir los ambientes y grupos culturales deben ser homogéneos.

Referente al rango de adaptación del maíz a condiciones climáticas, se han iniciado los estudios que muestran las áreas potenciales de distribución de las razas mediante el uso del sistema IDRISI32.



Distribución del Grupo I

Partes altas del centro y norte del país

Característica de la mazorca:
forma cónica

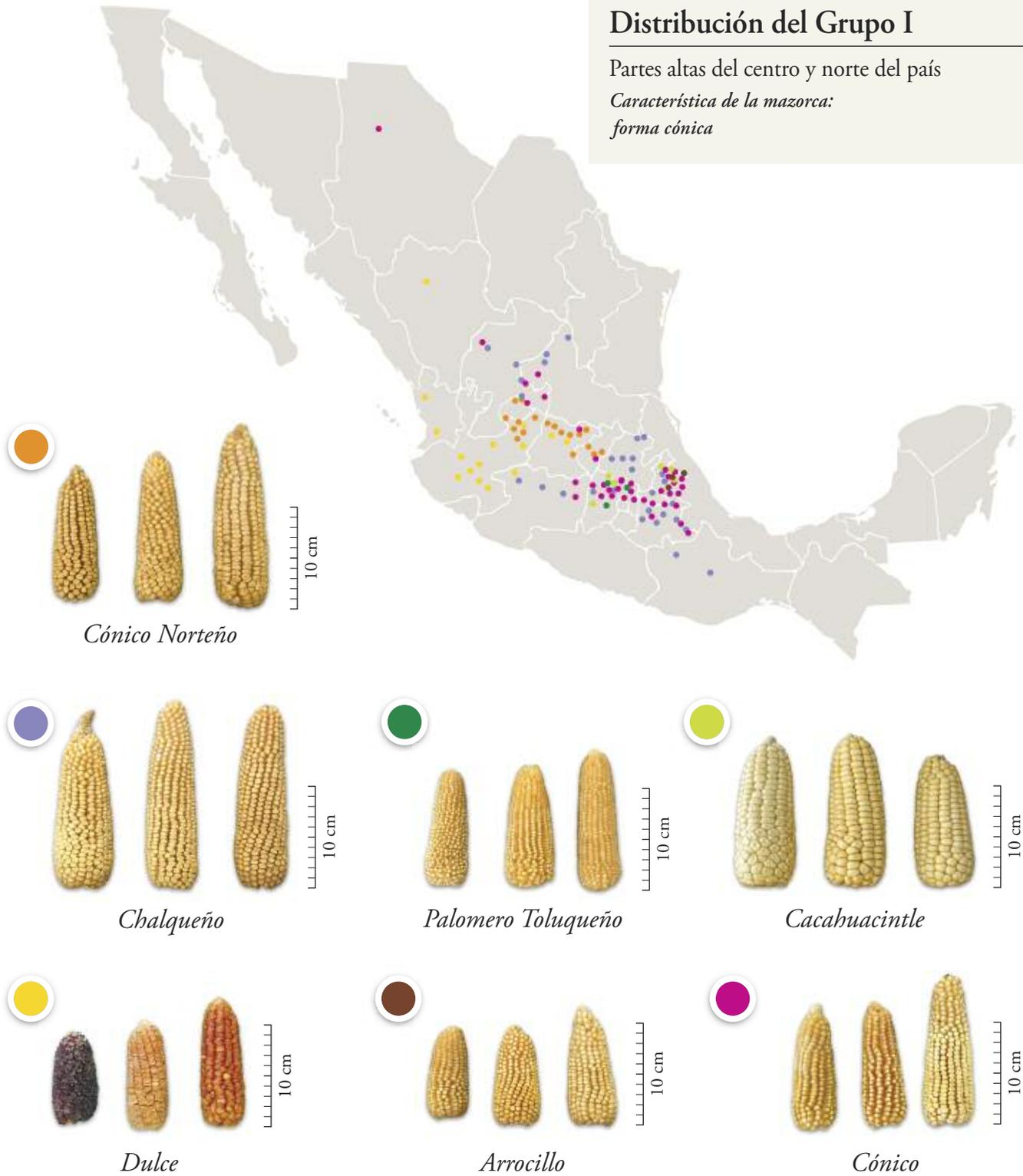


Figura 12. Distribución de los maíces con mazorca de forma cónica en las partes altas del centro y norte del país. Los puntos de ubicación son los reportados por Wellhausen et al. 1951. (Fotografías de mazorcas: T. A. Kato Yamakake)



Distribución del Grupo II

Alturas intermedias de temporal
y costas semiáridas de riego

Característica de la mazorca:
Con 8 hileras de grano

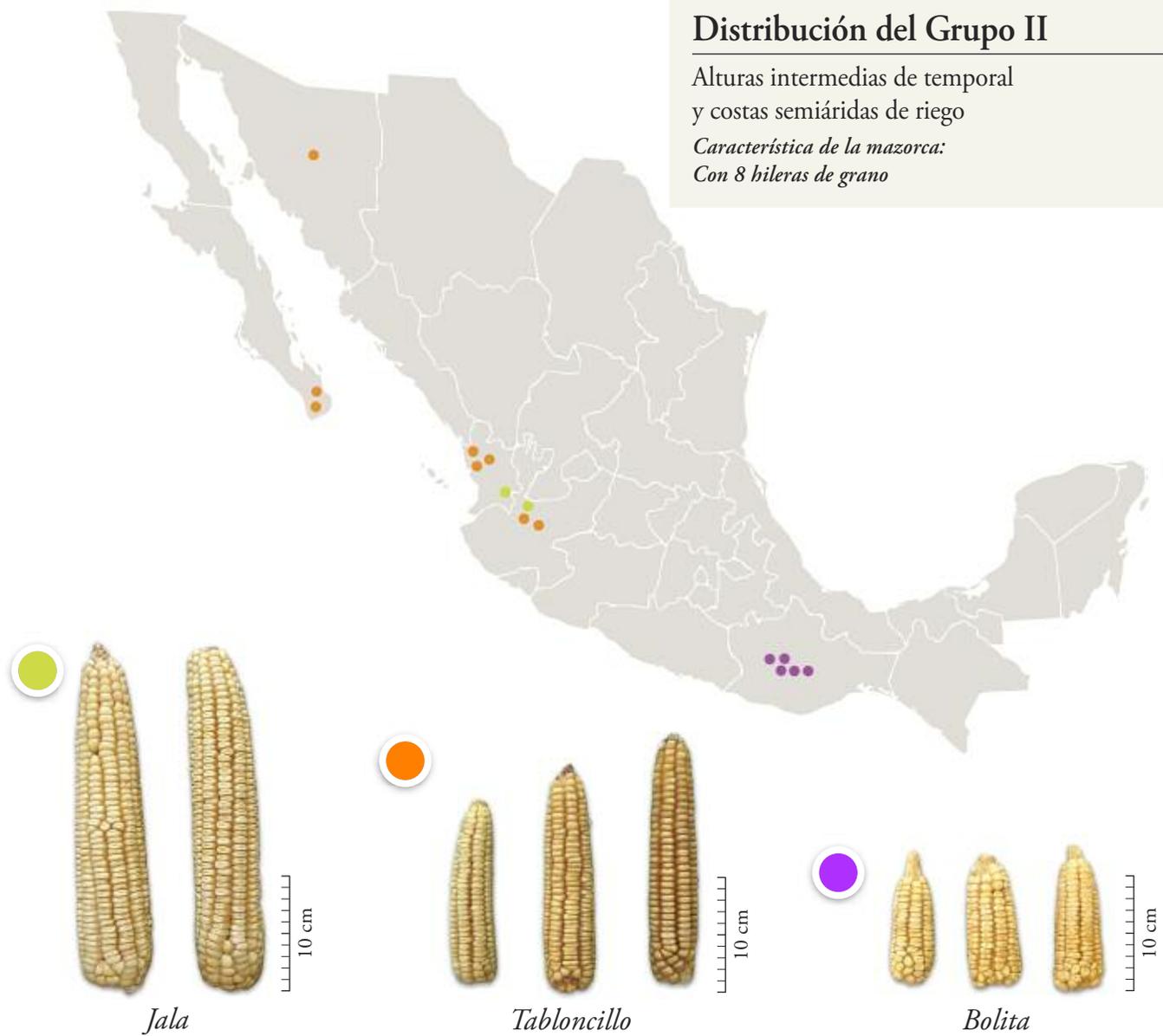


Figura 13. Distribución de los maíces con mazorca con ocho hileras de grano en alturas intermedias de temporal y costas semiáridas de riego. Los puntos de ubicación son los reportados por Wellhausen et al. 1951.

Los ejemplos a mencionar abarcan una distribución general de 42 razas (Ruíz et al. 2008) así como el que se enfoca en la distribución potencial del complejo de la raza cónico (Durán et al. 2007). Ambos estudios revelan que las áreas potenciales de distribución resultaron más extensas que las áreas donde se ubican los puntos de colecta, lo cual denota la posibilidad de encontrar ejemplares de di-

chas razas en áreas diferentes a las que hasta ahora se reportan (Ruíz et al. 2008).

El teocintle ha sido considerado desde el siglo pasado como una especie con potencial forrajero en la alimentación animal para las regiones tropicales y subtropicales; con base en estudios de calidad, potencial rendimiento y a sus mecanismos de dispersión y establecimiento. Adicionalmente,



Distribución del Grupo III

Partes altas e intermedias del sur de México

Característica de la mazorca:

Cilíndrica, abultada en la base con 12 o más hileras.



Figura. 14. Distribución de los maíces con mazorca cilíndrica abultada en la base con 12 hileras de grano, en las partes altas e intermedias del sur de México. Los puntos de ubicación son los reportados por Wellhausen et al. 1951.





Figura 15. Distribución de las razas del Grupo IV (especiales), Chapalote y Reventador con mazorca de grano cristalino. Los puntos de ubicación son los reportados por Wellhausen et al. 1951.

se considera un germoplasma valioso para el mejoramiento del maíz, especialmente en lo que respecta a resistencia a enfermedades y factores adversos (Reeves, 1950; Nault y Findley, 1981; Nault *et al.* 1982; Doebley, 1983 a; Cohen y Galinat, 1984; Guzmán e Iltis, 1991).

Como se mencionó al inicio de esta sección al publicarse los estudios recientes sobre distribución y situación actual de las poblaciones de teocintle en México, la distribución natural que se presenta desde la porción sur de la región cultural Aridoamérica en la Sierra Madre Occidental del estado de Chihuahua y Valle del Guadiana en Durango, hasta la frontera con Guatemala, incluyendo toda la porción occidental de Mesoamérica, estará mejor representada.

En la Norma Oficial Mexicana SEMARNAT 2001, NOM-059-ECOL-1994, se encuentra un listado de las especies y subespecies de la flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y sujetas a protección especial. En la lista figura *Zea perennis* como especie en peligro de extinción y *Zea diploperennis* como especie amenazada. Aún cuando no se mencionan los teocintles anuales, deben ser considerados bajo el concepto de sujetas a protección, debido a que el teocintle es considerado como maleza en algunas partes de México y los agricultores prefieren erradicarlo. Se mantiene en algunos campos de cultivo porque los agricultores no dedican mucho esfuerzo en la limpieza de malezas. Pero podría



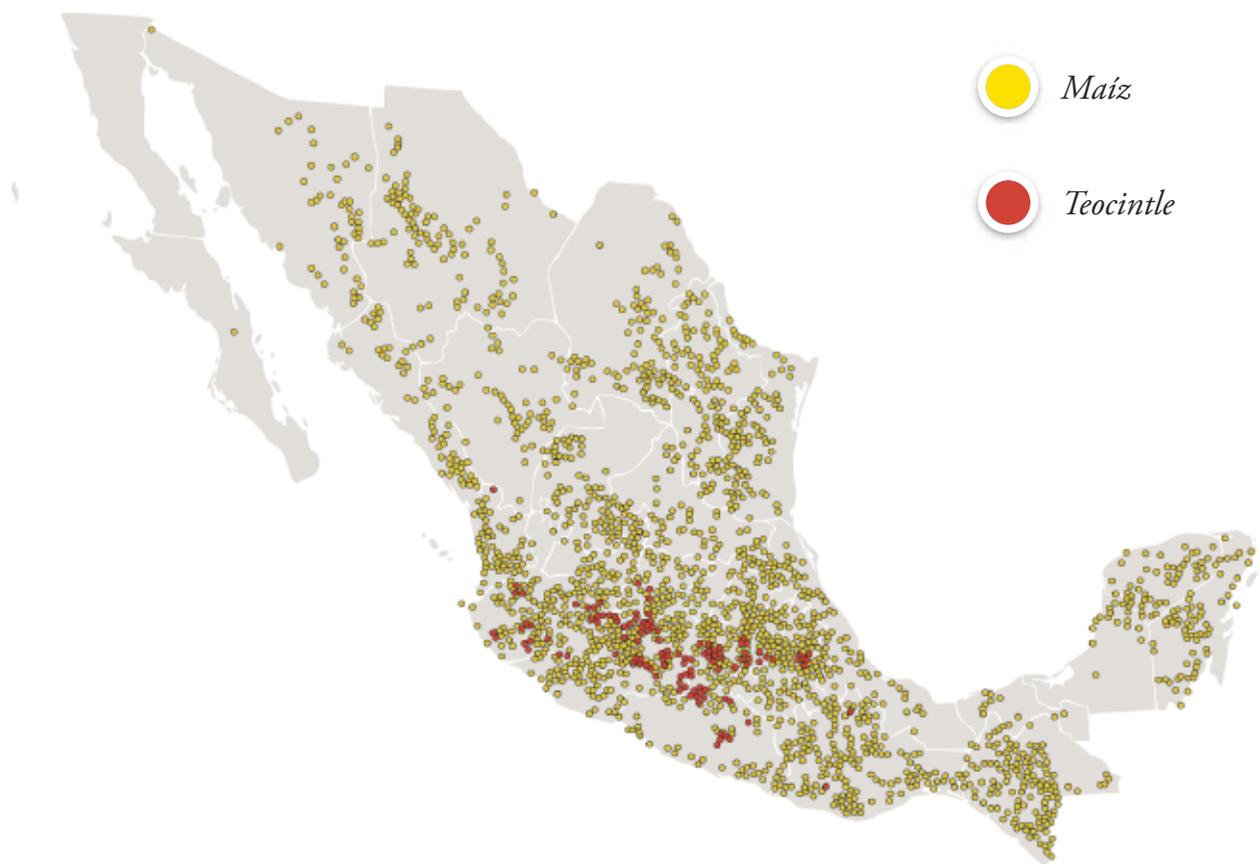


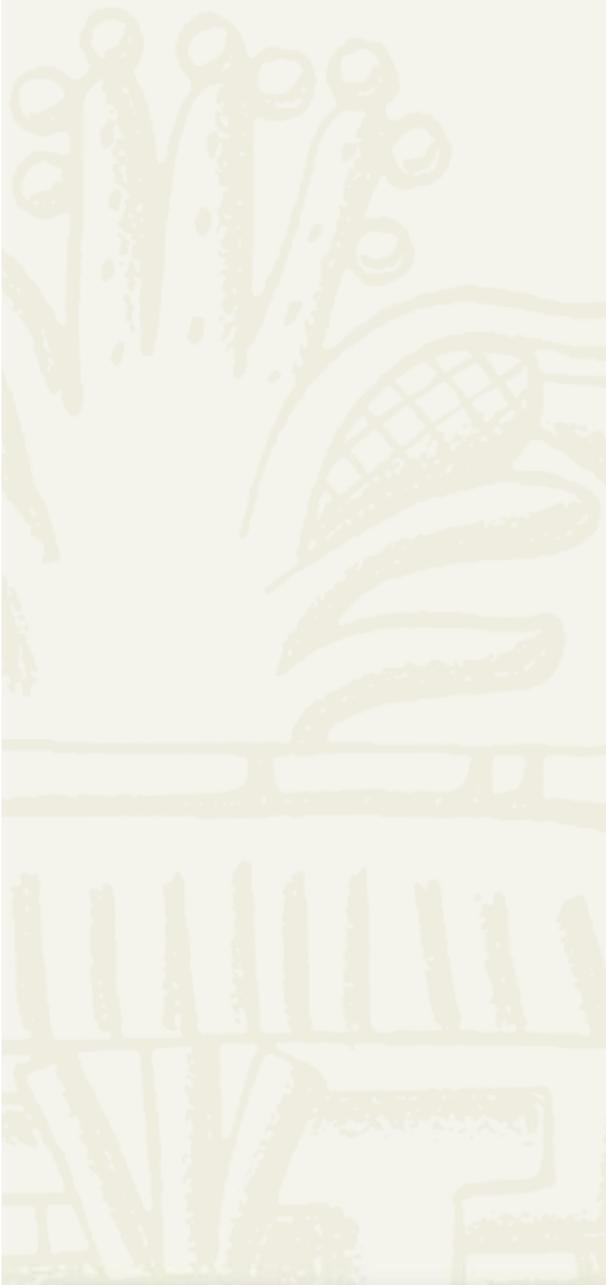
Figura 16. Localización de los sitios de colecta de las razas de maíz (puntos en amarillo) y teocintles (puntos en rojo) en México (CONABIO, 2009).

presentarse por la introducción de herbicidas en algún paso del sistema agrícola puede dar lugar a la erradicación de esta maleza (y la extinción local del teocintle). En el área de Chalco, el teocintle es mantenido porque es usado como forraje, las semillas del teocintle sobreviven en el tracto intestinal del ganado, y el abono es usado para la fertilización de nuevos campos de cultivo. A través de este manejo es fácil que nuevas poblaciones de teocintle se establezcan e invadan los nuevos campos. Sin embargo, cambios nuevos como el uso de fertilizantes químicos o herbicidas seguramente restringirán la presencia del teocintle.

La diversificación de las razas de maíz, es un proceso actual el cual llevan a cabo los agricultores del país, a continuación se enumeran los factores que interviene en la conservación de las razas en México.



El teocintle se considera un germoplasma valioso para el mejoramiento del maíz, especialmente en lo que respecta a resistencia a enfermedades y factores adversos. (Foto: Carmen Loyola)



Chicomecóatl
Códice Rios o Vaticano. BMNAH
Fotografía: Carmen Loyola

6 MANEJO DE LA DIVERSIDAD

Cristina Mapes Sánchez / Luz María Mera Ovando



La diversidad es un concepto multidimensional que se puede aplicar a una población de plantas, un grupo de poblaciones, especies de plantas, y a caracteres de interés específico. La diversidad de caracteres observados en razas de maíz es resultado de los intereses y acciones de los agricultores. Esta diversidad se puede detectar examinando el sistema de clasificación que los agricultores usan para describir las razas (Bellon, 2001; Arias *et al.* 2002). Describir la diversidad de maíz es una tarea compleja.

Desde el punto de vista biológico los procesos que generan y mantienen la diversidad genética del maíz son muy dinámicos: mutación, selección, y recombinación, que están ligados a las necesidades a largo plazo de las poblaciones humanas en crecimiento y sus cada vez mayores expectativas de vida (Wilkes, 1979). La conservación de la diversidad debe estar basada en el mantenimiento de estos procesos así como, en la preservación de la razas *per se*. Actualmente se observa una variación continua en la diversidad del maíz, sobre todo en sus caracteres cuantitativos, la mayoría de las poblaciones representan combinaciones de raza (Ramos y Hernández X., 1972).

La diversidad cultural

Desde el punto de vista etnobotánico, además de los factores biológicos mencionados, se deben

analizar procesos culturales que inciden en la diversificación de esta planta cultivada. No se puede dejar de lado los aspectos socioculturales del origen del maíz y las interacciones que a lo largo de la historia la planta ha establecido con los diferentes grupos humanos (Anderson, 1946; Hernández X. 1985; Vargas, 2007).

El maíz no es solo un cultivo que tiene importancia agrícola sino cultural y alimentaria. Su importancia cultural está relacionada a una serie de mitos y creencias alrededor de su propio proceso de cultivo (Vargas, 2007). Al ciclo agrícola anual corresponde un ciclo ritual de ceremonias que se realizan en las milpas. Por otra parte, siendo el maíz el alimento sagrado por excelencia, juega un papel predominante en la cosmovisión y por consiguiente en las manifestaciones artísticas (Hijar, 2003).

La presencia de diferentes grupos humanos en las áreas de producción 62 de acuerdo a datos de (INEGI, 2000; Bye, 1993) y 84 según reportan Turrent y Serratos (2004), son la memoria de las culturas que forjaron la diversidad primaria del maíz que se conoce actualmente. Desde sus orígenes a la fecha, las razas han seguido procesos evolutivos que no es posible conocer con precisión pero que en la actualidad están representados en los casi 60 materiales raciales existentes (Sánchez *et al.* 2000).





El maíz no es sólo un cultivo que tiene importancia agrícola sino cultural y alimentaria. Su importancia cultural está relacionada a una serie de mitos y creencias alrededor de su propio proceso de cultivo. (Vargas, 2007)



(Fotografías: Carmen Loyola / Robert Bye)

Como se describe en el Capítulo 3, los sistemas agrícolas tradicionales han sido el escenario en donde se genera y mantiene la diversidad del maíz. En estos sistemas agrícolas la semilla sembrada proviene de la siembra del ciclo anterior (Bellón y Brush, 1994), en otras ocasiones es adquirida por intercambio o compra (Louette, 1997; Louette y Smale, 2000). De esta manera los agricultores mezclan semillas y en caso de no alcanzarles o si tienen interés de probar los agricultores las intercambian para mejorar las razas que utilizan.

En los sistemas agrícolas tradicionales se han estudiado procesos en los cuales el agricultor introduce variedades de maíz que han sido manejadas con sistemas convencionales de mejoramiento. A este proceso se le ha denominado como “acriollamiento”¹.

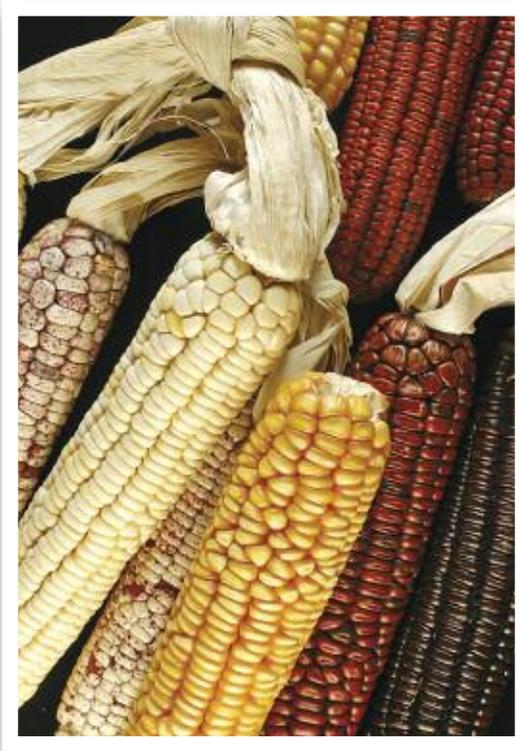
Diversos estudios etnobotánicos y de ecología cultural han explicado el papel de la selección dirigida

por los humanos, el impacto por las prácticas de manejo a pequeña escala, incluyendo la siembra de numerosas variedades de maíz, que es clave en la evolución del maíz y su diversidad (Hernández X., 1985; Bellón y Brush, 1994). Se han establecido comparaciones de los materiales colectados en diferentes áreas indígenas de producción, en diferentes periodos de registro, tanto regionales como locales, que han permitido entender cómo los agricultores locales mantienen e incrementan sus materiales nativos, considerando una relación ambiente-genotipo, debido a la recombinación que ellos mismos han realizado con sus tipos regionales y el manejo de poblaciones introducidas por intercambio o para probar el rendimiento de estos materiales, pero siempre manteniendo los materiales propios adaptados a sus condiciones ambientales (Ortega-Paczka, 1973; Bellón y Brush, 1994; Aguirre-Gómez, 2000; Bellon, 2001; Arias *et al.* 2004; Soleri y Cleveland, 2001; Perales y Brush, 2000ab, 2005; Brush y Perales, 2007).

En México la producción de maíz presenta una estructura bimodal muy contrastante: Por un lado se

¹“En cultivos de polinización libre como el maíz, variedades ‘acriolladas’ son variedades mejoradas que se han mezclado con razas locales en la parcela del agricultor por al menos varios años” (Bellon y Smale, 1998).





La decisión del agricultor para elegir sus variedades está basada en la variación genética y ambiental a nivel local (Soleri y Cleveland, 2001; Brush 2004, Brush y Perales, 2007).

(Fotografías: Carmen Loyola / Robert Bye)

encuentran los pequeños productores quienes ocupan el mayor porcentaje de tierras productivas, que siembran en terrenos de temporal e incluso de sequía extrema, cuyo objetivo de producción es básicamente el autoconsumo. Por otro lado se encuentran los grandes productores que siembran en las pocas zonas de riego del país, cuyo destino de producción es la venta de la cosecha (Bellón *et al.* 2003).

Los pequeños productores que aún siembran maíz en sistemas agrícolas tradicionales, han mantenido los recursos genéticos siguiendo ciertos procesos de manejo: 1) selección de la variedad; 2) fomento del flujo de semillas y; 3) manejo y selección de la semilla (Bellón *et al.* 1997), los cuales son más complejos de lo que se ha presentado en la literatura.

En un estudio en la Sierra de Santa Martha en Veracruz los agricultores demuestran que la siembra de sus variedades no puede ser uniforme, ellos cultivan más de una variedad por ciclo de cultivo, debido a que una sola no contiene todas las características que el agricultor busca. Selecciona las variedades que van a sembrar de acuerdo a los requie-

rimientos de producción (factores ambientales) y de la economía del hogar (usos y venta de excedentes). Los criterios de selección son: color y forma de grano, longitud y ancho de la mazorca, y por las preferencias de consumo (Rice *et al.* 1998).

Otro ejemplo son los esfuerzos que hacen varios agricultores de las partes altas del sureste del Estado de México por adaptar la raza “Ancho” de los estados de Guerrero y Morelos (Herrera *et al.* 2004).

Los datos aportados por los estudios con agricultores utilizando el mejoramiento participativo, indican una fuerte frecuencia de experimentación, intercambio, pérdida y desplazamiento de semilla de la misma variedad en el tiempo, incluyendo variedades modernas y tradicionales. La historia de la semilla de maíz mexicano esta entrelazada a la historia de vida del propio agricultor (Bellon, 2001; Bellon & Morris, 2002; Bellon *et al.* 2003; Cleveland & Soleri, 2007). Se ha encontrado que la diversidad se presenta entre las comunidades más que en el interior de éstas; que la asociación entre los usos y la diversidad de maíz entre diferentes grupos étnicos es



alta; así como, que las razas son producto del intercambio entre comunidades (Bellón y Brush, 1994; Louette, 1997).

Estudios etnobotánicos y agroecológicos en diferentes regiones del país han permitido establecer características comunes en el manejo del maíz (Brush y Perales, 2007): 1) persistencia de maíz local a pesar de la introducción de maíz mejorado; 2) dominancia relativa de un tipo a nivel de unidad familiar y comunidad; 3) cultivo limitado de razas que no son predominantes y que contribuyen mínimamente a la producción total; 4) cambio frecuente de tipos de maíz más adecuados para hacer tortillas; 5) Adquisición relativamente frecuente de nuevas semillas de vecinos o mercados más distantes.

El maíz no es sólo un cultivo que tiene importancia agrícola sino cultural y alimentaria. Su importancia cultural está relacionada a una serie de mitos y creencias alrededor de su propio proceso de cultivo (Vargas, 2007), que influyen en la creación de materiales destinados a cubrir los aspectos ceremoniales de este proceso. En estos aspectos ceremoniales se han seleccionado razas con un color definido (por ejemplo, el rojo) que son empleados en las ceremonias que involucran fertilidad y buen rendimiento de la cosecha del cultivo (Vargas, 2007; Perales y Hernández, 2005).

Las variantes de adaptación y uso muy específico son susceptibles de desaparecer porque son mantenidas sólo por un pequeño grupo de agricultores. Tal es el caso de variantes usadas por chamanes para actividades rituales (maíces ramificados) y curiosidades mantenidas por los agricultores (maíces tunicados) (Ortega-Paczka, 2003).

Lo anterior, hace patente que el proceso de formación y diversidad de maíces en nuestro país, no es un proceso estático. Las culturas actuales aún realizan diferentes prácticas culturales que les permiten el mantenimiento y sobre todo la generación de nuevas variedades que satisfagan sus necesidades. Los agricultores valoran la diversidad dentro y entre variantes cultivadas, por lo tanto, las variedades provenientes de programas de mejoramiento no han logrado desplazar a las locales.

El intercambio genético recíproco entre razas forma complejos con mayor variación. En dos estudios en diferentes años, Arias *et al.* (2002) define que la diversidad de maíz presente en Yucatán durante 1995, permitió identificar ocho variedades de Tuxpeño, Nal-Tel y Dzit Bacal; que para 2002 se incrementaron a quince variedades de los mismos complejos de Tuxpeño, Nal-Tel; Dzit Bacal y adicionalmente el Xmejen Nal.

Un estudio genético basado en marcadores neutros demuestra que las razas se organizan en un continuo y su diferenciación se debe principalmente al aislamiento geográfico (Pressoir y Berthaud, 2004). Estos autores informan que a nivel genotípico existe un continuo y que la diversidad fenotípica se da por el manejo de los agricultores campesinos. Cada población de maíz presenta casi la misma diversidad, sugiriendo que el flujo genético entre las poblaciones de maíz es importante en los Valles Centrales de Oaxaca. Además, demuestran que el manejo dado por los agricultores mantiene fuertes diferencias fenotípicas entre las poblaciones de maíz. En otras palabras, las razas son reconocibles de manera diferente a pesar de que los estudios genéticos demuestran que el flujo génico entre ellas es común. Estos resultados los llevan a proponer la hipótesis de que los agricultores, a través de su constante manejo de semillas y razas, juegan un gran papel en esta diferenciación por la acción de la selección divergente. El reciclamiento de las semillas, el flujo genético y el flujo de polen son factores que tienen un fuerte impacto en la evolución de las razas como ha sido analizado por Berthaud y Gepts (2004).

Entre otros conceptos utilizados para definir raza, es muy importante considerar como el agricultor las identifica. Una raza es definida por el agricultor en términos de las características de la mazorca y las necesidades que satisfaga, el tipo será mantenido por medio de una selección constante, a pesar de un flujo genético considerable (Louette, 1997; Louette and Smale, 2000). La decisión del agricultor para elegir sus variedades está basada en la variación genética y ambiental a nivel local (Soleri y Cleveland, 2001; Brush 2004, Brush y Perales, 2007).

7 LA LEY DE BIOSEGURIDAD Y LOS CENTROS DE ORIGEN Y DIVERSIFICACIÓN

José Antonio Serratos Hernández



Después de 100 años, la investigación acerca del origen y domesticación del maíz sigue viva y aunque se han logrado consensos importantes en la comunidad científica, varios aspectos relevantes siguen sin resolverse cabalmente. El consenso de mayor aceptación es que el teocintle es el ancestro del maíz ya que es la teoría que cuenta con la mayor cantidad de evidencia experimental (Capítulo 4 sobre Teorías de origen del maíz). No hay una teoría alternativa que rivalice con la del teocintle ya que desde la década de los 70s se desechó la hipótesis tripartita que establecía que el teocintle es el producto de la hibridación del maíz con *Tripsacum*. La eliminación de la hipótesis tripartita y el abandono de la idea del maíz silvestre extinto, concentró los esfuerzos de investigación en el estudio del teocintle como ancestro del maíz.

Los estudios genéticos y cromosómicos acumulados desde la década de los años 30s del siglo pasado y los actuales, con el auxilio de la biología molecular, han permitido explicar parte del cambio del teocintle al maíz. Así, a reserva de descartar alguna otra posible contribución de *Tripsacum* en la evolución del maíz, en la actualidad se puede afirmar que se ha identificado al ancestro del maíz, lo que faltaría por definir con precisión es dónde y cómo se llevó a cabo este proceso. Estos dos aspectos

son fundamentales para la correcta definición de centros de origen y diversidad, pieza indispensable de la ley de bioseguridad en sus definiciones y en los artículos 86 y 87. Por ello, la información y discusión de las secciones precedentes, en particular el Capítulo 4 con relación a las teorías unicéntrica y multicéntrica, son base de la discusión siguiente.

En la teoría unicéntrica se propone un evento único de domesticación en la cuenca del río Balsas, a partir del cual se produce la diversificación del maíz. Por el contrario, la teoría multicéntrica parte del análisis de la distribución geográfica de los nudos cromosómicos del maíz y el teocintle y su correlación con ciertas regiones de México y Guatemala. La distribución espacial de los nudos cromosómicos en los diferentes complejos raciales representaría centros de domesticación y dispersión del maíz: 1) Parte Alta de Guatemala (Complejo del altiplano guatemalteco); 2) Oaxaca – Chiapas; 3) Oaxaca (Complejo Tuxpeño); 4) Morelos-Guerrero (Pepitilla); 5) Altiplano Central (Complejo Mesa Central). Estas dos teorías son alternativas distintas a una misma pregunta y cada una requiere de investigación para la confirmación de sus conclusiones. En ese sentido, ninguna de ellas puede ser desechada y ambas se deberán tomar en cuenta para una discusión a fondo de los centros de origen y diversidad.



Una cuestión crucial en la investigación de los centros de origen y diversidad del maíz es la confirmación arqueológica, por medio de nuevas exploraciones, de las evidencias que cada una de las teorías sugiere para explicar la domesticación. Si tomamos en cuenta el número de sitios arqueológicos que existen en México, y lo contrastamos con el número de ellos que se han explorado específicamente en la búsqueda de maíz o teocintle fósil, es evidente que la falta de información es enorme.

Por otra parte, el estudio de cómo se logró la domesticación del maíz está íntimamente asociado a la diversificación, por lo tanto es indispensable dilucidar los componentes biológico, humano y social de este proceso. El conocimiento de todos estos factores es determinante para la definición de los centros de origen y diversidad del maíz como se ha discutido en los capítulos precedentes.

Los artículos de la LBOGM y el origen y diversificación del maíz

El artículo 86 de la LBOGM (2005) a la letra establece:

ARTÍCULO 86.- Las especies de las que los Estados Unidos Mexicanos sea centro de origen y de diversidad genética así como las áreas geográficas en las que se localicen, serán determinadas conjuntamente mediante acuerdos [subrayado del autor] por la SEMARNAT y la SAGARPA, con base en la información con la que cuenten en sus archivos o en sus bases de datos, incluyendo la que proporcione, entre otros, el Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, el Instituto Nacional de Ecología, la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y la Comisión Nacional Forestal, así como los acuerdos y tratados internacionales relativos a estas materias. La SEMARNAT y la SAGARPA establecerán en los acuerdos que expidan, las medidas necesarias para la protección de dichas especies y áreas geográficas.

En el artículo 3 de la ley se definen los dos conceptos centrales de los artículos 86 y 87 como sigue (LBOGM, 2005):

VIII. Centro de origen: Es aquella área geográfica del territorio nacional en donde se llevó a cabo el proceso de domesticación de una especie determinada.

IX. Centro de diversidad genética: Es aquella área geográfica del territorio nacional donde existe diversidad morfológica, genética o ambas de determinadas especies, que se caracteriza por albergar poblaciones de los parientes silvestres y que constituye una reserva genética.

Más adelante con los elementos e información científica, discutidos en el Capítulo 4 y las definiciones básicas de centros de origen y de diversidad, se propone en este capítulo una definición alternativa a la que se define en la ley. Entretanto, iniciamos la discusión del concepto de centro de origen.

En el concepto clásico de Vavilov (1926, 1931) un centro de origen de plantas cultivadas es: 1) una zona geográfica donde se encuentra un máximo de diversidad del cultivo; 2) una área geográfica en la que se sigue cultivando en grandes extensiones de territorio; 3) el área en donde coexisten sus parientes silvestres, y; 4) en las zonas montañosas características de todos los centros de origen y diversidad en el mundo. Vavilov identifica que en el Centro Primario VII, que comprende prácticamente a toda Mesoamérica (Figura 17), se originaron 49 especies de cultivos entre las que se encuentra el maíz. En otras definiciones de centro de origen se incluye el proceso de diferenciación del estado silvestre y se menciona la generación de características distintivas de la especie cultivada, asociado con la intervención humana o domesticación.

De acuerdo con Harlan (1975), la domesticación es un proceso evolutivo en el que interviene la actividad humana. Domesticar, con relación a plantas o animales, significa que éstos han sido modificados de su estado silvestre y han sido integrados al hábitat o al entorno humano. En este sentido, Smith (1998) argumenta que la domesticación de plantas y animales es una creación humana que las hace diferentes de sus ancestros silvestres y, también, de sus parientes silvestres actuales. En esencia, los



Figura 17. Los centros de origen y diversidad en América como fueron definidos por Vavilov y sus colaboradores.

principios básicos del proceso de domesticación los encontramos en el capítulo uno de *El Origen de las Especies* en el que Darwin (1859) analiza la variación de las especies domesticadas. Según Darwin, la clave para la generación de las razas domésticas “*ya sea desde una o varias especies aliadas*” radica en el poder de la “*acumulación selectiva: la naturaleza produce variación sucesiva; el ser humano la expande en la dirección que le es más útil.*” En otras palabras, para Darwin el principio de selección es la herramienta que ha servido a la humanidad, desde tiempos prehistóricos, para domesticar plantas y animales.

Así, se ha concluido que en el origen de los cultivos, o de las especies domesticadas, el trabajo humano especializado de la selección, es un factor indisoluble en su evolución. También, el manejo del

cultivo y el desarrollo de la agricultura son factores determinantes para su diversificación y por lo tanto el proceso que da origen a los cultivos está ligado tanto a la domesticación como a la diversificación subsecuente de las especies de plantas cultivadas.

Al considerar los argumentos anteriores es claro que las definiciones establecidas en la Ley de Bioseguridad son construcciones que alteran los conceptos de origen, domesticación y diversidad. Por ejemplo, la definición de centro de origen (Art. 3, VIII) incluye el proceso de domesticación, pero separa el factor de la diversidad trasladándolo a una segunda definición (Art. 3, IX). De esta forma, rompe la unidad del concepto y reduce el centro de origen al área, o áreas, en la que se domesticó el cultivo y no a su diversidad. Como lo explica Vavilov,



el centro de origen es aquel que contiene la mayor diversidad del cultivo.

En la definición de centro de diversidad genética (Art. 3, IX) se producen otras dos restricciones que son innecesarias e incorrectas. Según esa definición de la ley, un centro de diversidad genética debe contener a los parientes silvestres del cultivo y la clasificación de reserva genética para ser considerado como tal. Esta definición acota un centro de diversidad genética a la intersección de tres condiciones: 1) presencia de diversidad morfo-genética; 2) presencia de poblaciones de parientes silvestres y; 3) la clasificación como reserva genética. Con esas condicionantes introducidas en la ley, se está reduciendo a su mínima expresión el área geográfica de dicha diversidad. En el caso del maíz, si se tomara al pie de la letra la definición de centro de diversidad como se enuncia en el artículo 3 fracción IX, no se podrían proteger regiones enteras de México que contienen una gran diversidad de maíz, porque no cumplen con esos tres requisitos.

Así, se estarían abandonando grandes regiones del país porque en la actualidad sólo existen entre 311 y 421 localidades en las que se encuentran parientes silvestres de maíz (teocintle y *Tripsacum*) en 18 estados del país (Sánchez y Ruiz C., 1996; Turrent y Serratos, 2004; Serratos *et al.* 2004; CONABIO, 2006 y 2009; CONABIO, 2008); sin embargo, los estados donde se encuentran estas localidades poseen una gran diversidad de maíz en muchas más localidades que no necesariamente coinciden con las que poseen parientes silvestres. Según diferentes fuentes existen en México entre 7009 y 13093 colectas de razas de maíz (LAMP, 1991; CIMMYT 1999; Turrent y Serratos, 2004; CONABIO, 2006; CONABIO, 2008). Estas miles de localidades son representativas de comunidades y regiones que abarcan gran parte del territorio nacional en las que, se puede inferir, se encuentra la diversidad del maíz, incluyendo los estados con mayor producción del cereal en el país (Turrent y Serratos, 2004; Serratos *et al.* 2004). Por otra parte, el requisito de reserva genética impuesto en la ley para definir y designar un centro de diversidad, es francamente absurdo porque el concepto de reserva implica conten-

ción o confinamiento que, como se ha discutido en varias secciones, es opuesto a los procesos de diversificación. Además, desde el punto de vista operacional, no existe información actualizada del estatus de reserva genética para el maíz en México.

Las definiciones y la letra de los artículos de la ley inducen a reducir y a minimizar el concepto de centro de origen por lo que se produce un empobrecimiento de sus dimensiones. En ese contexto, con las definiciones de centros de origen y diversidad en la legislación actual, se corre el riesgo de perder recursos genéticos valiosos. Por lo tanto, es indispensable comenzar por las definiciones de centros de origen y diversidad como una unidad en la que se consideren factores genéticos, biológicos, socioculturales, ecológicos arqueológicos y evolutivos, en un contexto geográfico. En consecuencia, las definiciones de centros de origen y diversidad deberán incorporar los aspectos sustanciales de los procesos de domesticación y diversificación como se han discutido en los capítulos precedentes. Así, se proponen las definiciones siguientes:

Centros de origen: *Son aquellas áreas geográficas del territorio nacional en donde se encontraban o se encuentran las poblaciones de los ancestros y parientes silvestres del cultivo, así como aquellas en las que se llevó a cabo el proceso de domesticación de una especie determinada y que está asociada a trayectorias culturales específicas. Asimismo, se consideran centros de origen las áreas geográficas en donde existe diversidad morfológica, genética o ambas de determinadas especies o que puedan constituir una reserva genética.*

Centros de diversidad: *Son aquellas áreas geográficas en donde se han llevado a cabo los procesos de domesticación o diversificación, que por su naturaleza están relacionados con la actividad humana y continúan manifestándose en el presente.*

Con las anteriores definiciones se integran y complementan los conceptos de origen, domesticación y diversidad, y se anula el mecanismo de intersección restrictivo introducido en la definición de centro de diversidad del artículo 3, fracción IX.

Con base en la revisión de la información científica disponible en el estudio del origen y diversidad del maíz, es evidente que los detalles finos de





(Fotografía: Carlos Galindo Leal)

este conocimiento todavía no están disponibles. En particular, la conclusión del debate de las teorías unicéntrica y multicéntrica del origen/domesticación del maíz. Esto es de suma importancia, porque dependiendo de la elección de una u otra se tendrían resultados diametralmente opuestos para la identificación de centros de origen. Si se toma por cierta la teoría unicéntrica, entonces se tendría un sólo centro de origen y domesticación del maíz en alguna localidad de la región de la Cuenca del Balsas, entre Guerrero y Michoacán. Por el contrario, con la teoría multicéntrica no sólo se tendrían que definir muchas más regiones en los estados de Oaxaca, Chiapas, Guerrero, Morelos, en la Mesa Central (Estado de México, Distrito Federal, Tlaxcala y Puebla) y aún en Chihuahua, sino también las diferentes zonas del país en los que se habría llevado a cabo el origen, domesticación y como producto de ello, la diversificación del maíz en prácticamente todo el país (Capítulos 3 y 4; Blake, 2006; Boege, 2006; Figuras 18 a 20). Evidencias arqueológicas y estudios recientes acerca de los centros de origen de los cultivos domesticados en el mundo demuestran que la teoría unicéntrica debe ser revisada (Allaby *et al.* 2008) ya que se ha estimado que la diversidad de los cultivos en la actualidad puede ser un reflejo de orígenes geográficos múltiples de domesticación (Olsen y Gross, 2008). Además, dado que no se tienen evidencias definitivas para

cualquiera de esas teorías, la posición más conservadora debe prevalecer, por lo tanto se debe establecer que la región del Balsas no es el único, sino uno más de los múltiples centros de origen, domesticación y diversidad que existen en México.

Con el fin de conjuntar en un mapa la información de la distribución de las colectas de maíz que conforman los bancos de germoplasma en la actualidad se recabaron las coordenadas geográficas de las colectas de maíz y teocintle realizadas desde los años 40s del siglo pasado para construir mapas básicos de la diversidad de maíz en México y que han sido complementados con la información de los proyectos financiados en la CONABIO en la actualidad (Figura 16: OECD, 2003; Serratos *et al.* 2004; Turrent y Serratos, 2004; CONABIO, 2009). Mapas como el de la Figura 16 contienen información básica que permiten: 1) conocer cuál era y es la situación de la diversidad del maíz en un tiempo determinado; 2) inferir algunos elementos de su historia evolutiva bajo domesticación y; 3) analizar los cambios en la distribución y en la diversidad que se han producido hasta el presente.

Por supuesto, el mapa de la Figura 16 no es más que una aproximación a la situación actual de la diversidad del maíz en México. Para mantener su utilidad, este tipo de cartografías necesitan de una actualización permanente y de confirmación de la



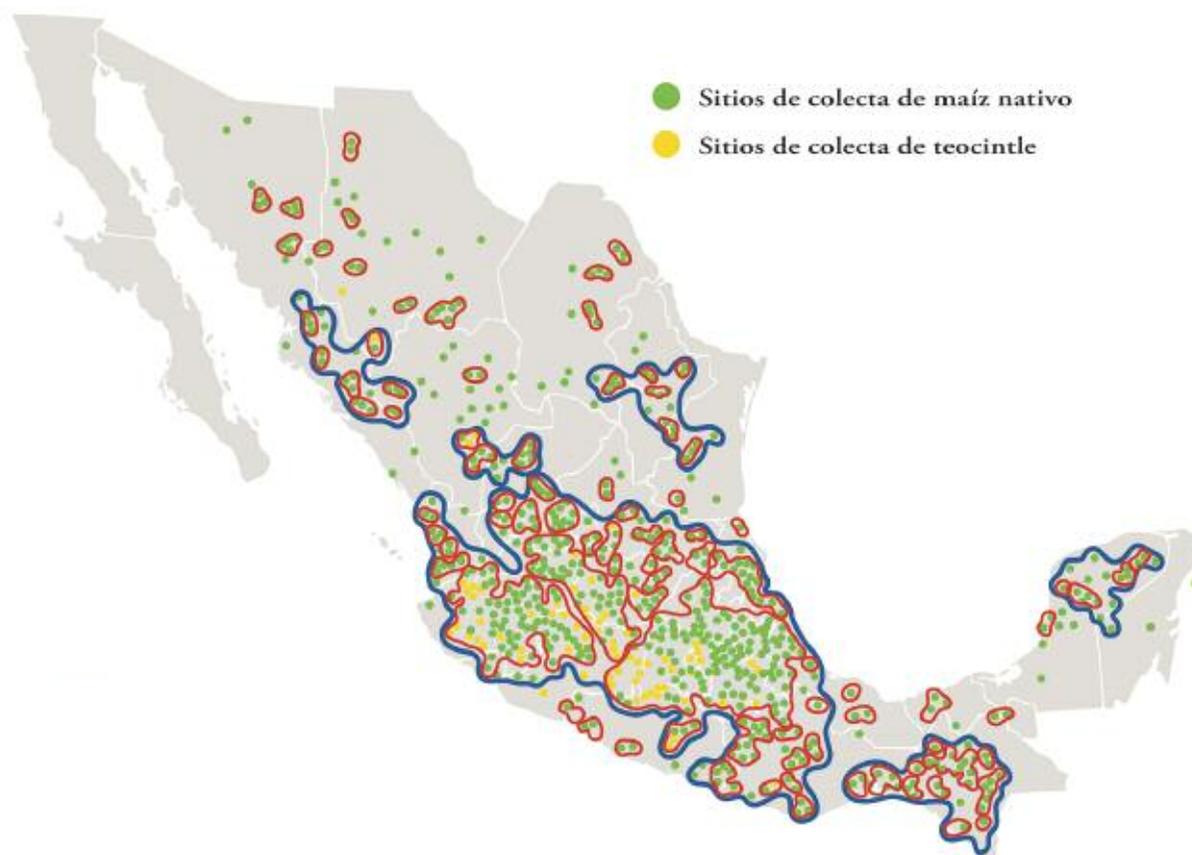


Figura 18. En este mapa se trazan círculos de 10 Km de diámetro alrededor de los sitios de colecta de maíz y teocintle con los que se conforman conglomerados (línea roja) que definen las principales áreas de influencia de la diversidad de las dos especies (línea azul). Fuentes: Serratos *et al.* 2004; Turrent y Serratos, 2004.

información que se tiene registrada. Es obvio que no todas las coordenadas de las colectas referidas en el mapa corresponden a lo que se registró hace más de 60 años. Quizá un alto porcentaje de los sitios en los que se colectó esa diversidad de maíz hayan sido alterados radicalmente después de este tiempo. La migración, los cambios en el uso del suelo, las transformaciones en los ámbitos social, económico y político que se producen en unos cuantos años, habrán modificado irreversiblemente los sitios de muestreo de las colectas en algunas localidades. Sin embargo, su valor como fuente de información seguirá siendo muy alto cuando se lleve a cabo la re-exploración de esos sitios y sus alrededores.

Es necesario e indispensable contar con la información actualizada del maíz nativo, el teocintle y, tal

vez, el *Tripsacum*, para poder determinar con precisión el estado que guarda la diversidad de esas especies en México. La exploración de la diversidad del maíz nativo llevada a cabo a partir de 1943 y publicada en el libro “Las razas de maíz en México” (Wellhausen *et al.* 1951) fue la base de los estudios del germoplasma de maíz mexicano y del cual se desprendieron investigaciones fundamentales en el conocimiento de la diversidad de maíz y un valioso complemento al acervo del germoplasma en México (ver Cuadro 5 y, Turrent y Serratos, 2004).

A la fecha se sigue utilizando la nomenclatura, la base de datos y las muestras de semilla que se han colectado desde principios de los 40s en el INIFAP y en el CIMMYT (Wellhausen *et al.* 1951) y que ha servido como catálogo del maíz colectado y sistematizado





Figura 19. Adaptado de Serratos *et al.* 1996; OECD, 2003; Serratos *et al.* 2004.

en México hasta la fecha (Casas-Díaz *et al.* 1968; Cervantes *et al.* 1978; McClintock *et al.* 1981; Doblely *et al.* 1985; Hernández, 1986; Goodman y Brown, 1988; Sánchez y Goodman 1992a,b; Aranson *et al.* 1994; Matsuoka *et al.* 2002; Ruíz-García *et al.* 2001; Herrera *et al.* 2004; Aguilar *et al.* 2006). Muchos de esos trabajos no han tenido suficiente difusión y lamentablemente no se tienen como material de referencia a pesar de su importancia.

En la Figura 18 se definen las áreas de la República Mexicana en las que se han llevado a cabo los mayores esfuerzos de colecta de maíz y teocintle. En estos puntos se pueden definir áreas de influencia del germoplasma colectado en cada una de esas localidades y construir mapas de “riesgo” y vigilancia del maíz nativo.

Una propuesta pionera en la definición de áreas de riesgo fue la que se obtuvo en el foro de las im-

plicaciones del maíz transgénico en México (Figura 19; Serratos *et al.* 1997). Ese material constituyó la línea de base de la identificación de las zonas en México que deberían protegerse del impacto del maíz transgénico, sin embargo, esto no es suficiente para emprender la protección de las razas de maíz ya que se debe empezar por tener un diagnóstico muy preciso de la distribución de aquel y la identificación de las localidades y regiones en las que se hayan introducido transgenes en las razas de maíz hasta este momento. Son varias las razones por las que se debe implementar ese diagnóstico a nivel nacional. En primer lugar porque es necesario prevenir la dispersión de maíces transgénicos, ya que los diferentes tipos de transgenes pueden tener efectos nocivos sobre la salud al potencialmente entrar en la cadena de consumo humano. Recientemente se ha demostrado que un híbrido de dos variedades de maíz



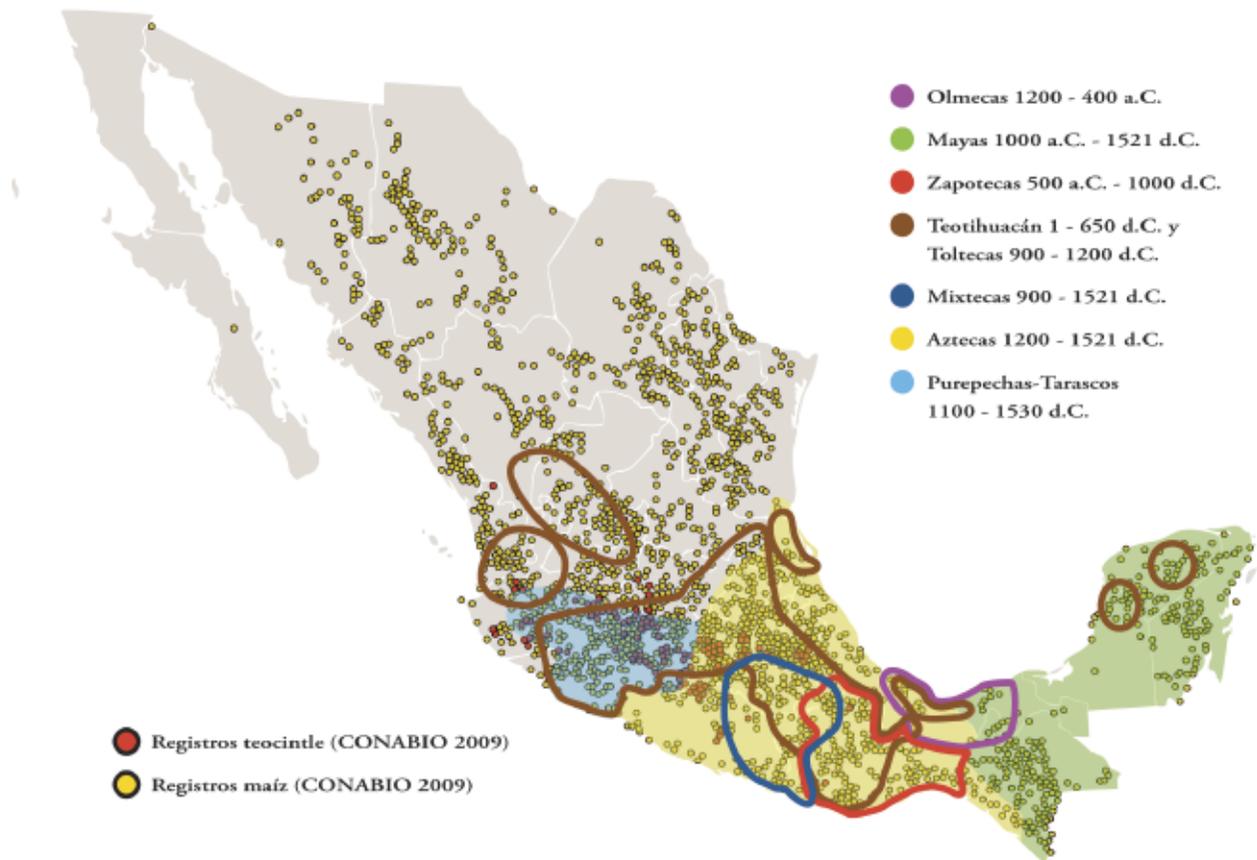


Figura 20. Adaptado de Serratos, 2009 y CONABIO 2009.

transgénico producen efectos negativos en la fertilidad de animales de laboratorio alimentados con ese tipo de maíz (Velimirov y Binter, 2008). En segundo lugar porque el maíz modificado puede producir, en el mediano plazo, impactos inesperados en las poblaciones de las razas de maíz o sobre el agroecosistema en el que éstas se cultivan al interactuar con las diferentes redes bióticas y tróficas en esos ecosistemas. Finalmente, porque el principio precautorio de la ley obliga a las autoridades competentes a realizar acciones de prevención y control aún sin tener certeza científica del daño a la salud, al ambiente o a la biodiversidad.

A la información básica incluida en los mapas de las Figuras 16 y 18 se debe agregar la información de otras fuentes como Blake (2006) en lo relativo a microfósiles, macrofósiles y radioisótopos, y con relación a la diversidad cultural sería conve-

niente desarrollar mapas en los que se asocien las áreas de influencia de las extintas civilizaciones que se desarrollaron en México con relación a la distribución de las razas de maíz que se han catalogado (Figura 20), y también la cartografía de los grupos étnicos que existen en la actualidad como lo describe Boege (2006).

Se tiene que recordar además, que hay evidencias arqueológicas en Tamaulipas (Ocampo y La Perra), Chihuahua (La Golondrina), Tehuacán, Zohapilco, Gilá Naquitz, Yucuita y Tomaltepec. En todos esos casos se reporta la existencia de introgresión maíz-teocintle lo cual constituye parte de los procesos mencionados en los Capítulos 4 y 5. Además se tendrán que indicar evidencias adicionales de polen y fitolitos encontradas en el Valle de Iguala, San Andrés (Tabasco), San Carlos (Chiapas), La Playa (Sonora) y Veracruz entre otros. Esos mapas, junto



con los que se han desplegado con la localización de las colectas de razas nativas, servirían como base para la determinación de los centros de origen y diversidad del maíz en México.

Con base en la información y la discusión del presente capítulo y los capítulos precedentes es claro que si se deja la determinación de los centros de origen y diversidad a un acuerdo conjunto de SEMARNAT y SAGARPA, como lo establece el artículo 86, se tomarán decisiones trascendentales para el futuro del maíz nativo con criterios burocráticos que no corresponden al estado del conocimiento científico y que podrían resultar sumamente perjudiciales para el germoplasma de maíz mexicano.

La información precedente puede servir para modificar el artículo 86 en varios aspectos. En primer lugar, se debe incluir la dimensión de la domesticación. Curiosamente, en las definiciones de centro de origen y diversidad de la ley se introduce el concepto de domesticación y en el artículo 86 de la ley, se excluye. En segundo lugar, la determinación de los centros de origen y diversidad mediante acuerdos sólo entre SEMARNAT y SAGARPA es un mecanismo que reduce la multidimensionalidad de esos conceptos e impide la contribución y competencia de otras áreas del propio gobierno que, como se ha discutido, es necesario incorporar para la correcta determinación de los centros de origen y diversidad. Pero quizá lo más grave es que no se especifica que los centros de investigación universitaria pública, con más independencia del gobierno que otras instituciones de investigación, debieran tener un papel más relevante en la determinación de los centros de origen y diversidad. Por lo tanto, se propone una modificación al artículo 86 como sigue:

ARTÍCULO 86.- Las especies de las que los Estados Unidos Mexicanos sea centro de origen y de diversidad genética así como las áreas geográficas en las que se localicen, serán determinadas por medio de análisis exhaustivos de la información y evidencias científicas relevantes de las instituciones académicas y gubernamentales relacionadas con el tema [subrayado del autor]. La SEMARNAT, la SAGARPA, y las instituciones académicas y científicas relacionadas con el tema, expedirán acuerdos para la determinación de los

centros de origen y diversidad con base en la información de los análisis exhaustivos con la que cuenten en sus archivos o en sus bases de datos, incluyendo la que proporcione, entre otros, la Universidad Nacional Autónoma de México, el Instituto Politécnico Nacional, la Universidad Autónoma Chapingo, la Escuela Nacional de Antropología, el Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, el Instituto Nacional de Ecología, la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, la Comisión Nacional Forestal y, el Instituto Nacional de Antropología e Historia así como los acuerdos y tratados internacionales relativos a estas materias. La SEMARNAT y la SAGARPA establecerán en los acuerdos que expidan, las medidas necesarias para la protección de dichas especies y áreas geográficas.

Hasta aquí se analiza el artículo 86 de la Ley el cual indica que SEMARNAT y SAGARPA determinarán los centros de origen y diversidad genética. El artículo 87 establece la forma cómo se determinarán dichos centros y que a la letra, especifica:

ARTÍCULO 87.- Para la determinación de los centros de origen y de diversidad genética se tomarán en cuenta los siguientes criterios:

I. Que se consideren centros de diversidad genética, entendiendo por éstos las regiones que actualmente albergan poblaciones de los parientes silvestres del OGM de que se trate [subrayado del autor], incluyendo diferentes razas o variedades del mismo, las cuales constituyen una reserva genética del material, y

II. En el caso de cultivos, las regiones geográficas en donde el organismo de que se trate fue domesticado, siempre y cuando estas regiones sean centros de diversidad genética [subrayado del autor].

Los artículos 86 y 87 de la LBOGM constituyen una tautología que lleva a la justificación de las definiciones que se manejan en el artículo 86. En otras palabras, la ley ordena a SAGARPA y SEMARNAT determinar centros de origen y diversidad como ya están definidos de antemano. Para llegar a esas definiciones, la ley establece los criterios que deben tomarse para las determinaciones de los centros de origen y diversidad, en este caso, del maíz, imponiendo una visión muy estrecha de dichas definiciones con las





(Fotografía: Carlos Galindo Leal)

cuales se reduciría al mínimo el área geográfica para la protección del maíz nativo.

El reglamento de la ley también es revelador porque impone la visión de la localización única del centro de origen para delimitar la zona en la que se debe resguardar el maíz nativo y el teocintle. Esta idea de focalización del centro de origen llevaría a establecer, si acaso, museos de sitio en la localidad en la que se supondría se originó el maíz (sin evidencias arqueológicas) y, con los criterios impuestos en la ley, los centros de diversidad estarían asignados a un puñado de localidades en las que se encuentren la intersección de los parientes silvestres con las reservas genéticas que sobrevivan en la actualidad. Estos criterios son la negación de la realidad viva de la diversidad del maíz en México y de la investigación en cuanto a los centros de origen.

Así como en el caso del artículo 86, se propone modificar el artículo 87 como sigue:

ARTÍCULO 87.- Para la determinación de los centros de origen y de diversidad genética se tomarán en cuenta los siguientes criterios:

I. Que se consideren centros de diversidad genética, en concordancia con las definiciones del artículo 3 fracciones VIII y IX (con las modificaciones propuestas en este trabajo), que incluya las regiones que albergan

poblaciones de los parientes silvestres del OGM de que se trate o la diversidad de razas o variedades del mismo o las que constituyen o puedan constituir una reserva genética del material, y [subrayado del autor]

II. En el caso de cultivos, en concordancia con las definiciones del artículo 3 fracciones VIII y IX (con las modificaciones propuestas en este trabajo), las regiones geográficas en donde el organismo de que se trate tuvo su origen o fue domesticado o sean centros de diversidad genética [subrayado del autor].

En conclusión, por ser el maíz la especie modelo del centro de origen, domesticación y diversificación mesoamericano y, por lo tanto, ejemplo para la bioseguridad de las demás especies de las que México es centro de origen, es indispensable modificar las definiciones de centros de origen y diversidad de las especies cultivadas que están en la LBOGM, así como los artículos 86 y 87 que se refieren a esas definiciones. Con estas modificaciones se podrá ampliar la cobertura de protección de dichas especies que se encuentran en el territorio nacional. De manera particular, en el caso del maíz, se tendrá que modificar o rediseñar el artículo 2 en su fracción XI, con relación al Régimen de Protección Especial del Maíz, porque hace referencia a los centros de origen y diversidad del cultivo.



8 CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES



T. A. Kato, C. Mapes, L.M. Mera, J.A. Serratos, y R. Bye (Responsable del proyecto).

1. El análisis bibliográfico comparativo de las teorías sobre el origen del maíz conduce a considerar que la teoría multicéntrica puede ser la más aceptable desde el punto de vista morfológico, citológico y molecular. Sin embargo, por el hecho de que el proceso de domesticación ocurrió hace ocho ó 10 mil años, no es posible conocer lo que sucedió en esa época por falta de evidencias físicas. Aún cuando se considera que la teoría multicéntrica es la más aceptable, se debe revalorar y continuar la investigación sobre las diferentes teorías, con objeto de lograr una explicación más apegada a la realidad del proceso de creación y diversificación de este cereal.
2. Dos lugares que presentan microfósiles de domesticación iniciales son Tehuacán, Puebla y Guilá Naquitz, Oaxaca. Se recomienda brindar más apoyo al estudio de sitios arqueológicos en diferentes zonas ecológicas del país, con el fin de obtener evidencias históricas que nos permitan ubicar los diferentes sitios de origen.
3. Citológicamente se han determinado cinco posibles centros de origen y domesticación cuyos productos agrícolas, por mediación de las migraciones, hibridaciones y posterior selección desarrollaron un gran número de nuevos tipos raciales. Es decir, derivado de estos procesos de diversificación de los maíces domesticados y cultivados en diferentes regiones (Figura 9, círculos naranja con números arábigos), se han podido inferir en la actualidad al menos cuatro macro-regiones de diversidad en el país (Figura 9, círculos morados con números romanos): I) Mesa Central (Estado de México, D.F., Morelos, Puebla, Tlaxcala, Hidalgo, Querétaro, Guanajuato y Michoacán), II) Oaxaca-Chiapas-Guatemala, III) Occidente de México (Colima, Jalisco, Michoacán, Guanajuato, Zacatecas, Nayarit y Aguascalientes), y IV) Norte (Chihuahua-Durango). Esta última región ha sido estudiada recientemente, de acuerdo con la última información de CONABIO, y en la que se detallan y cotejan una gran cantidad de nuevas colectas. En el mapa de la Figura 9 no se está tratando de delimitar con precisión las áreas de origen-domesticación y diversificación originales. Son solamente estimaciones aproximadas de donde pudieron haber ocurrido estos eventos, por lo tanto es recomendable que no se interpreten estas teorías como hechos ya estudiados y definidos. Desde la diversificación original hasta el presente, ocurrieron miles de eventos que en la actualidad se ven reflejadas en la distribución de las razas de México, como se observa en la Figura 16 del mapa elaborado por CONABIO (2009).
4. En la actualidad el maíz muestra una gran dinámica que lo mueve constantemente de región en región en todo el territorio mexicano (muchas veces a grandes distancias), de tal forma que puede estar en





Se debe fomentar el mejoramiento del maíz nativo mexicano. Los centros de investigación han generado resultados que muestran la riqueza del germoplasma, así como la enorme cantidad de usos específicos que tienen las razas de maíz. Sin embargo, el apoyo gubernamental brindado ha sido muy escaso. (Foto: Carmen Loyola)

el proceso de diversificación y, si esto es aceptado, se puede decir que nunca ha dejado de estar activo dicho proceso en los miles de años que han pasado desde su domesticación.

5. Lo mencionado en las conclusiones anteriores sugiere que el país se encuentra en una actividad de creación de variación genética en las poblaciones de maíz que se cultivan. Con relación a las muestras que no han sido recolectadas, esto podría indicar: a) que por mala comunicación no ha sido posible recolectarlas; b) que son regiones desérticas y no existe el cultivo, y; c) que las razas de maíz hayan sido completamente sustituidas por híbridos.
6. Se recomienda que se reinstale y mantenga la moratoria a la introducción de maíz transgénico en el territorio mexicano. Es necesario: 1) definir los centros de origen y diversidad; 2) contar con la infraestructura necesaria para el control del maíz transgénico; 3) determinar el grado de contaminación de transgenes en las razas de maíz en todo el país; 4) llevar a cabo la investigación pertinente al impacto del maíz transgénico en México y; 5) desarrollar programas nacionales de protección, conservación y mejoramiento de las razas de maíz.
7. Los autores de este trabajo concluyen que la Ley de Bioseguridad de Organismos Genéticamente



Modificados debe ser modificada. Con base en el presente trabajo los conceptos de centro de origen, centro de diversidad y los artículos relacionados con ellos deberán ser modificados sustancialmente porque no se ajustan a las evidencias científicas desarrolladas a lo largo de más de cien años de investigación en maíz. Adicionalmente, deberá revisarse el artículo 2 fracción XI en el cual se hace referencia al régimen de protección especial del maíz, porque está relacionado íntimamente con los artículos y definiciones de centro de origen y centro de diversidad.

8. Es necesario realizar estudios de sistematización de colectas de maíz y parientes silvestres en todo el país, las colectas que han servido como base para la mayoría de los estudios de clasificación y distribución de estas especies no se han actualizado desde 1995 (salvo algunas excepciones entre 2000 y 2004). Si consideramos que la taxonomía del género *Zea* ha sido incrementada con la especie *Z. nicaraguensis* la probabilidad de encontrar nuevas razas del maíz domesticado ó la notificación de nuevas colectas de teocintle, en zonas no exploradas, es muy factible. Recientemente se han encontrado dos sitios en Oaxaca y Veracruz (Hernández Casillas y Aragón, com. pers.) en la vertiente del Golfo, en que crece teocintle aparentemente del tipo Guatemala.
9. Se debe fomentar el mejoramiento del maíz nativo mexicano. Los centros de investigación han generado resultados que muestran la riqueza del germoplasma, así como la enorme cantidad de usos específicos que tienen las razas de maíz. Sin embargo, el apoyo gubernamental brindado ha sido muy escaso.
10. Para proteger la diversidad genética de maíz, se debe proteger a los más de dos millones de agricultores a pequeña escala o marginados que existen en el país. Se debe reconocer que son ellos los guardianes del germoplasma nativo de maíz, ya que conservan, mantienen e incluso modifican la diversidad genética presente en sus territorios mediante el intercambio, flujo genético y experimentación de nuevas semillas. Por esto, se les debe atender con subsidios, asesoría técnica y programas de desarrollo rural.

11. Es necesario continuar con la actualización de las colectas de maíz y parientes silvestres que ha venido desarrollando la CONABIO en todo el país; asimismo, se deben actualizar las colectas que han servido como base para la mayoría de los estudios de taxonomía, sistemática y de distribución de maíz y sus parientes silvestres en México.
12. Se recomienda que la información de este documento y otros ya concluidos (OCDE, 2003; CEC, 2004), deben ser consultados por las instancias responsables para definir políticas públicas acerca de la conservación de los recursos genéticos.
13. Las instancias gubernamentales competentes deberán hacer públicos los materiales que brinden información científica del tema, con la finalidad de que el público tenga una opinión más equilibrada sobre la problemática y tenga elementos que le permitan participar en la toma de decisiones sobre el tema.



Para proteger la diversidad genética de maíz, se debe proteger a los más de dos millones de agricultores a pequeña escala o marginados que existen en el país. Se les debe atender con subsidios, asesoría técnica y programas de desarrollo rural. (Foto: Cristina Mapes)



LITERATURA CITADA

- Aguilar, J., C. Illsley, y C. Marielle. 2003. El sistema agrícola de maíz y sus procesos técnicos. *En* Esteva, G., y C. Marielle (Coordinadores). Sin Maíz no hay País. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes, Dirección General de Culturas Populares e Indígenas, México, D. F. pp. 83-122.
- Aguilar Castillo, J.A., A. Carballo, F. Castillo, A. Santacruz, J.A. Mejía, J. Crossa, y G. Baca. 2006. Diversidad fenotípica y variantes distintivas de la raza Jala de maíz. *Agricultura Técnica en Méx.* 32:55-64.
- Aguirre-Gómez, J.A.; M.R. Bellón; and M. Smale. 2000. A regional analysis of maize biological diversity in southeastern Guanajuato, México. *Econ. Bot.* 54 (1) 60-72.
- Alarcón, Ch. P., M. Olivo y L. Solís. 2001. Diversidad gastronómica de los pueblos indios de México. *Etnoecológica* 6(8):100-102.
- Altieri, M.A. 1987. *Agroecology. The scientific basis of alternative agriculture*, Westview Press, Boulder, CO.
- Altieri, M.A. 1995. *Agroecology: The science of sustainable agriculture*. 2nd edition, Westview Press, Boulder, CO.
- Allaby, R.G., D.Q. Fuller, and T.A. Brown. 2008. The genetic expectations of a protracted model for the origins of domesticated crops. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105(37):13982-13986.
- Ananiev, E.V., R.L. Phillips, and H. R. Rines. 1998a. Complex structure of knob DNA on maize chromosome 9: retrotransposon invasion into heterochromatin. *Genetics* 149:2025-2037.
- Ananiev, E.V., R.L. Phillips, and H. W. Rines. 1998b. A knob-associated tandem repeat in maize capable of forming fold-back DNA segments: Are chromosome knobs megatransposons? *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95:10785- 10790.
- Anderson, E. 1944. Cytological observations on *Tripsacum dactyloides*. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 31:317-323.
- Anderson, E. 1945. What is *Zea mays*? A report of progress. *Chron. Bot.* 9:88-92.
- Anderson, E. 1946. Maize in Mexico: a preliminary survey. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 33:147-247.
- Anderson, E., and H. C. Cutler. 1942. Races of *Zea mays*: I. Their recognition and classification. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 29:69- 88.
- Andrés, J.M. 1950. Granos semivestidos, restos de un carácter ancestral del maíz. *Rev. Arg. Agron.* 17:252-256.
- Aragón, C., F. 2006. Nueva población de teocintle en Oaxaca. Resúmenes del XXII Congreso Nacional y I Internacional de Fitogenética, Sociedad Mexicana de Fitogenética, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. P. 115.
- Aragón, C.F., S. Taba, J.M. Hernández, J. de D. Figueroa, V. Serrano y F.H. Castro. 2006. Catálogo de maíces criollos de Oaxaca. INIFAP-SAGARPA. Libro Técnico Num. 6. Oaxaca, Oaxaca. México. 334p.
- Arias, L., D. Jarvis, D. Williams, L. Latournerie, F. Márquez, F. Castillo, P. Ramírez, R. Ortega, J. Ortíz, E. Sauri, J. Duch, J. Bastarrachea, M. Guadarrama, E.



- Cázares, V. Interián, D. Lope, T. Duch, J. Canul, L. Burgos, T. Camacho, M. González, J. Tuxill, C. Eyzaguirre y V. Cob. 2002. Conservación *in situ* de la biodiversidad de las variedades locales en la milpa de Yucatán, México. En: Chávez-Servia, J. L. J. Tuxill y D. I. Jarvis (eds.) 2004. Manejo de la diversidad de los cultivos en los agroecosistemas tradicionales. Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos, Cali, Colombia. 36-45 pp.
- Arnason, J.T., Baum B., Gale J., Lambert J.D.H., Bergvinson D., Philogene B.J.R., Serratos A., Mihm J., Jewell D.C. 1994. Variation in resistance of Mexican landraces of maize to maize weevil *Sitophilus zeamais*, in relation to taxonomic and biochemical parameters. *Euphytica* 74:227-236.
- Arroyo, L., M.C. y T.A. Kato Y. 1989. Acción variable del cromosoma 10 anormal de maíz sobre neocentromeros y quiasmas. *Agrociencia* 74:9-22.
- Badstue, L.B.M. Bellon; X. Juárez; M.R. Irma; A. Solano. 2003. Social Relations and Seed Transactions among small scale maize farmers in the Central Valleys of Oaxaca, Mexico. Preliminary Findings. Economics Working Papers. CIMMYT
- Barghoorn, E.S., M.K. Wolfe, and K.H. Clisby. 1954. Fossil maize from the valley of Mexico. *Bot. Mus. Leafflets Harv. Univ.* 16:229-240.
- Bartra, A. 2003. Del teocintle a los corn pops. *En: Esteva. G. y C. Marielle. Sin maíz no hay país. CONACULTA. Dirección General de Culturas Populares. México.*
- Beadle, G.W. 1932a. Studies of *Euchlaena* and its hybrids with *Zea*. I. Chromosome behavior in *Euchlaena mexicana* and its hybrids with *Zea mays*. *Zeits. Chr. Abstam. Vererbungs.* 62:291-304.
- Beadle, G.W. 1932b. The relation of crossing over to chromosome association in *Zea-Euchlaena* hybrids. *Genetics* 17:481-501.
- Beadle, G.W. 1939. Teosinte and the origin of maize. *J. Heredity* 30:245-247.
- Beadle, G.W. 1972. The mystery of maize. *Field Mus. Nat.Hist. Bull.* 43:9-11.
- Beadle, G.W. 1977. The origin of *Zea mays*. In: Reed, C. E. (ed.). *Origins of Agriculture*. Mouton Publishers, The Hague. pp 615-635.
- Beadle, G.W. 1978. Teosinte and the origin of maize. *In: Walden, D. B. (ed.). Maize Breeding and Genetics. John Wiley & Sons, New York. Pp. 113-128.*
- Beadle, G.W. 1980. The ancestry of corn. *Sci. Amer.* 242(1): 112-119.
- Bellon, M.R. 2001. Participatory Research Methods for Technology Evaluation: A Manual for Scientists Working with Farmers. México, D.F.: CIMMYT.
- Bellon, M.R., and S.B. Brush. 1994. Keepers of maize in Chiapas, México. *Econ. Bot.* 48:196-209.
- Bellon, M. and M.L. Morris. 2002. Linking global and local approaches to agricultural technology development. The role of participatory plant breeding research in the CGIAR. CIMMYT Economics working paper 02-03. México D. F. CIMMYT
- Bellon, M.R., and J. Risopoulos. 2001. Small-scale farmers expand the benefits of improved maize germoplasm: a case study from Chiapas, Mexico. *World Develop.* 29:799-811.
- Bellon, M.R., and Smale M. 1998. A conceptual framework for evaluating on-farm genetic resources. CIMMYT Economics Working Paper No. 98-05, México, DF, CIMMYT. p. 2.
- Bellon, M.R., J.L. Pham, and M.T. Jackson. 1997. Genetic conservation: a role for rice farmer's. *In: Maxted, N., Ford-Loyd, B.V., Hawkes J.G. (ds.) Plant Conservation: The in situ Approach. Chapman and Hall, London, UK. 263-284 pp.*
- Bellon, M.R., J. Berthaud, M. Smale, J.A. Aguirre, S. Taba. F. Aragón, J. Díaz and H. Castro. 2003. Participatory landrace selection for on-farm conservation. An example from the Central Valleys of Oaxaca, Mexico. *Gen. Res. Crop Evol.* 50:401-416.
- Bennetzen, J., E. Buckler, V. Chandler, J. Doebley, J. Dornweiler, B. Gaut, M. Freeling, S. Hake, E. Kellogg, R. C. Poethig, V. Walbot, and S. Wessler. 2001. Genetic evidence and the origin of maize. *Latin Amer. Ant.* 12(1):84-86.
- Benz, B.F. 1981. Five modern races of maize from northwestern Mexico: archaeological implications. M. A. Thesis, Department of Anthropology, University of Colorado. Boulder, Colorado.
- Benz, B.F. 1986. Taxonomy and evolution of Mexican maize. *In L. Manzanilla (ed.). Studies in the Neolithic and Urban revolutions. The University of Colorado, Boulder, CO. pp. 121-136.*



Literatura citada

- Benz, B.F. 2001. Archaeological evidence of teosinte domestication from Guilá Naquitz, Oaxaca. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98(4):2104-2106.
- Benz, B.F. 2006. Maize in the Americas. In: Staller, J. E., R. H. Tykot, B. Benz. (eds.) *Histories of maize: multidisciplinary approaches to the prehistory, linguistics, biogeography, domestication, and evolution of maize*. Academic Press, San Diego. 9-18 pp.
- Benz, B.F., and Iltis H.H. 1990. Studies in archaeological maize I: The "wild" maize from San Marcos Cave re-examined. *Amer. Antiq.* 55:500-511.
- Berthaud, J., y P. Gepts. 2004. Maize and biodiversity: the effects of transgenic maize in Mexico. North American Commission for Environmental Cooperation. Montreal, Canada.
- Bianchi, A., M.V. Ghatnekar, and A. Gidoni, 1963. Knobs in Italian maize. *Chromosoma* 14:601-617.
- Bird, R.M. 1980. Maize evolution from 500 B.C. to the present. *Biotrópica* 12(1):30-41.
- Bird, R.M., and M. M. Goodman. 1978. The races of maize V: Grouping maize races on the basis of ear morphology. *Econ. Bot.* 31:471-481.
- Blake, M. 2006. Dating the initial spread of *Zea mays*. In: Staller, J.E., R.H. Tykot, B. Benz. (eds.) *Histories of maize: multidisciplinary approaches to the prehistory, linguistics, biogeography, domestication, and evolution of maize*. Academic Press. 55-68 pp.
- Boege-Schmidt, E. 1987. Los mazatecos ante la nación: contradicciones de la identidad étnica en el México actual. Siglo XXI. México, D.F.
- Boege-Schmidt, E. 2006. Territorios y diversidad biológica. La agrobiodiversidad de los pueblos indígenas de México. En: Concheiro Bórquez, L. y F. López Barcenás (coord.). *Biodiversidad y conocimiento tradicional en la sociedad rural*. Centro de Estudios para el Desarrollo Rural Sustentable y la Soberanía Alimentaria, LX Legislatura, Congreso de la Unión, México.
- Bonnet, O.T. 1948. Ear and tassel development in maize. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 35:269-287.
- Bonnet, O.T. 1953. Developmental morphology of the vegetative and floral shoots of maize. *Univ. of Ill., Agric. Expt. Sta. Bull.* 568.
- Bonnet, O.T. 1954. The inflorescences of maize. *Science* 120:77-87.
- Brandolini, A. 1970. Maize. In: Frankel, O.H., and E. Bennett (eds.). *Genetic Resources in Plants. Their Exploration and Conservation*. International Biological Program Handbook No. 11. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh. pp. 273- 309.
- Bretting, P.K. and M.M. Goodman. 1989. Karyological variation in Mesoamerican races of maize and its systematic significance. *Econ. Bot.* 43:107-124.
- Bretting, P.K., M.M. Goodman and C.W. Stuber. 1987. Karyological and isozyme variation in West Indian and allied American Mainland races of maize. *Amer. J. Bot.* 77:211-225.
- Bretting, P.K., M.M. Goodman and C.W. Stuber. 1990. Isozymatic variation in Guatemala races of maize. *Amer. J. Bot.* 77:221-225.
- Brieger, F.G., J.T.A. Gurgel, E. Paterniani, A. Blumenschein and M.R. Alleoni. 1958. Races of Maize in Brazil and Other Eastern South American Countries. *Natl. Acad. Sci.-Natl. Res. Council, Publ.* 593. Washington, D. C. 283 p.
- Brown, W.L. and M.M. Goodman. 1977. Races of corn. In: Sprague, G. F. (ed.), *Corn and Corn Improvement*. Number 18. Series Agronomy. American Society of Agronomy, Inc. Publisher, Madison, Wisconsin, U. S. A. pp. 49-88.
- Brush, B.S. 1991. A farmer-based approach to conserving crop germplasm. *Econ. Bot.* 45(2):153-165.
- Brush, B.S. 1999. Genes in the field. On farm conservation of crop diversity. IPGRI. IDRC. Lewis Publishers. 288 p.
- Brush, B.S. 2004. *Farmer's Bounty. Locating Crop Diversity in the Contemporary World*. Yale University Press. New Haven C.T.
- Brush, B.S. and H.R. Perales. 2007. A maize landscape: Ethnicity and agro-biodiversity in Chiapas México. *Agric. Ecosys. & Environ.* 121:211-221.
- Buckler, E.S., T.L. Phelps-Durr, C.S.K. Buckler, R.K. Dawe, J.F. Doebley, and T.P. Holtsford. 1999. Meiotic drive of chromosomal knobs reshaped the maize genome. *Genetics* 153:415-426.
- Bye, R. 1993. The role of humans in the diversification of plants in Mexico. In: T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot and J. Fa. *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press, New York. pp.707-735.
- Bye, A.R., and E. Linares. 2007. Botanical symmetry and



- symmetry in the Mapa de Cuauhtinchan No. 2. *In*: Carrasco, D. and S. Sessions (eds.). Cave, city and eagle's nest: an interpretative journey through de mapa de Cuauhtinchan No 2. University of New Mexico Press, Albuquerque, New Mexico. pp.255-280
- Callen, E.O. 1965. Food habitats of some pre-Columbian Mexican Indians. *Econ. Bot.* 19:335-343.
- Callen, E.O. 1967. The First New World Cereal. *Amer. Antiq.* 32:535-538.
- Casas-Díaz, E., D. Hanson, E. Wellhausen. 1968. Genetic relationships among collections representing three Mexican racial composites of *zea mays*. *Genetics* 59:299-310.
- Cervantes S., T. 1976. Efectos genéticos de interacción genotipo-ambiente en la clasificación de las razas mexicanas de Maíz. Tesis de Doctorado. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 139 p.
- Cervantes S., T. y T.A. Kato Y. 1994. Estudio sobre el tamaño de grano de polen de maíz y teocintle. *Agronomía Serie Fitotecnia* 5(1):25-38.
- Cervantes S., T., M.M. Goodman, E. Casas, and J.O. Rawlings. 1978. Use genetics effects and genotype by environment interactions for the classification of Mexican races of maize. *Genetics* 90:339-348.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología, UNAM y Agrupación Sierra Madre, S.C. México, D. F.
- Chávez, E. 1913. El cultivo del maíz. Secretaría de Fomento, Dirección General de Agricultura, Boletín 74. (Estación Agrícola Central), México.
- CIMMYT. 1999. A core subset of LAMP, from the Latin American Maize Project 1986-1988. México, D.F.
- Clark, R.M., E. Linton, J. Messing, and J.F. Doebley. 2004. Pattern of diversity in the genomic region near the maize domestication gene *tb1*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101(3):700-707.
- Clawson, D.L. 1985. Harvest security and intraspecific diversity in traditional tropical agriculture. *Econ. Bot.* 39, 56-67.
- Classen, D., J.T. Arnason, J.A. Serratos, J.D.H. Lambert, C. Nozzolillo and B.J.R. Philogéne. 1990. Correlations of phenolic acids content of maize to resistance to *sitophilus zeamais*, the maize weevil, in CIMMYT's collections. *J. Chem. Ecol.* 16(2):301-315.
- Cleveland, D.A. and D. Soleri. 2007. Extending Darwin's analogy: Bridging differences in concepts of selection between Farmer's Biologists and Plant Breeders. *Econ. Bot.* 61(2), 1121-136.
- Cohen, J.I. and W.C. Galinat. 1984 Potential use of alien germplasm for maize improvement. *Crop Sci.* 24:1011-1015.
- CONABIO. 2006. "Elementos para la determinación de centros de origen y centros de diversidad en general y el caso específico de la liberación experimental de maíz transgénico al ambiente en México". Documento base preparado por la Coordinación Nacional de la CONABIO para la SEMARNAT y la SAGARPA. México, D.F.
- CONABIO. 2008. Proyecto FZ002 "Conocimiento de la diversidad y distribución del maíz nativo y sus parientes silvestres en México". Responsable: Dr. A. Ortega Corona (INIFAP). Comisión Nacional para la Conservación y el Uso de la Biodiversidad. México D.F.
- CONABIO. 2009. Avances del proyecto "Actualización del conocimiento y distribución del maíz y sus parientes silvestres en México". Dirección Técnica de Análisis y Prioridades. Comisión Nacional para la Conservación y el Uso de la Biodiversidad. México, D. F. (Resultados preliminares).
- Cooper, D.C. and R.A. Brink. 1937. Chromosome homology in races of maize from different geographical regions. *Amer. Nat.* 71:582-587.
- Crosby Jr., A.W. 1972. The Columbian Exchange. Biological and Cultural Consequences of 1492. Greenwood Press. Westport, Connecticut.
- Cutler, H.C. and E. Anderson. 1941. A preliminary survey of the genus *Tripsacum*. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 28:249-269.
- Darlington, C.D. 1963. Chromosome Botany and the Origins of Cultivated Plants. Allen and Unwin, Ltd., London.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species. Down, Bromley, Kent. UK. http://embryology.med.unsw.edu.au/pdf/Origin_of_Species.pdf
- Dewald, C.L. and R. S. Dayton. 1985. A prolific sex form variant of eastern gamagrass. *Phytologia* 57:156.
- Dewald, C.L. and K.K. Kindiger. 1998. Cytological and



- molecular evaluation of the reproductive behavior of *Tripsacum andersonii* and a female fertile derivative (Poaceae). *Amer. J. Bot.* 85(9):1237-1242.
- de Wet, J.M.J. 1992. The three phases of cereal domestication. *In: Chapman, G. P. (ed.) Grass evolution and domestication.* Cambridge, University Press. 176-198 pp.
- de Wet, J.M.J., and J.R. Harlan. 1972. Origin of maize: The tripartite hypothesis. *Euphytica* 21:271- 279.
- de Wet, J.M.J., and J.R. Harlan. 1976. Cytogenetic evidence for the origin of teosinte (*zea mays ssp. mexicana*). *Euphytica* 25:447.
- de Wet, J.M.J., and J.R. Harlan, and C.A. Grant. 1971. Origin and evolution of teosinte [*Zea mexicana* (Schrad.) Kuntze]. *Euphytica* 20:255-265.
- de Wet, J.M.J., J.R. Gray, and J.R. Harlan. 1976. Systematics of *Tripsacum* (Gramineae). *Phytologia* 33(3):203-227.
- de Wet, J.M.J., J.R. Harlan, R.J. Lambert, and L.M. Engle. 1972. Introgression from *Tripsacum* into *Zea* and the origin of maize. *Caryologia* 25:25-31.
- de Wet, J.M.J., D.H. Timothy, K.W. Hilu, and G.B. Fletcher. 1981. Systematics of South American *Tripsacum* (Gramineae). *Amer. J. Bot.* 68(2):269-276.
- de Wet, J.M.J., G.B. Fletcher, K.W. Hilu, and J.R. Harlan. 1983. Origin of *Tripsacum andersonii* (Gramineae). *Amer. J. Bot.* 70(5):706-711.
- Diccionario de la Lengua Española. 20ed. Consultado octubre 2008. <http://www.rae.es/>
- Dimitri, P., and N. Junacovic. 1999. Revising the selfish DNA hypothesis: new evidence on accumulation of transposable elements in heterochromatin. *TIG* 15(4):123-124.
- Dobzhansky, Th. 1970. *Genetics of the Evolutionary Process.* Columbia University Press. New York and London. pp. 1-505.
- Doebley, J. 1983a. The maize and teosinte male inflorescence: a numerical taxonomic study. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 70:32-70.
- Doebley, J. 1983b. The taxonomy and evolution of *Tripsacum* and teosinte, the closest relatives of maize. *In: D.T. Gordon, J.K. Knoke and L.R. Nault (eds). Proc. Intl. Maize Virus Disease. Colloquium and Workshop.* The Ohio State. pp 15-28
- Doebley, J.F. 1984. Maize introgression into teosinte—A reappraisal. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71:1100-1113.
- Doebley, J.F. 1990a. Molecular evidence and the evolution of maize. *Econ. Bot.* 44(supplement):6-27.
- Doebley, J.F. 1990b. Molecular evidence for gene flow among *Zea* species. *BioScience* 40:443-448.
- Doebley, J.F. 2003. The Taxonomy of *Zea*. <http://teosinte.wisc.edu/taxonomy.html>
- Doebley, J.F. 2004. The genetics of maize evolution. *Annu. Rev. Genet.* 38:37- 59.
- Doebley, J.F., and H.H. Iltis. 1980. Taxonomy of *Zea* (Gramineae). I. A subgeneric classification with key to taxa. *Amer. J. Bot.* 67(6):982-993.
- Doebley, J.F., and A. Stec. 1991. Genetic analysis of the morphological differences between maize and teosinte. *Genetics* 129:285- 295.
- Doebley, J.F., and A. Stec. 1993. Inheritance of the morphological differences between maize and teosinte: comparison of results for two F2 populations. *Genetics* 134:559-570.
- Doebley, J.F., M.M. Goodman, and C. W. Stuber. 1983. Isozyme variation in maize from Southwestern United States: Taxonomic and anthropological implications. *Maydica* XXVIII:97-120.
- Doebley, J.F., M. M. Goodman, and C. W. Stuber. 1984. Isoenzymatic variation in *Zea* (Gramineae). *Syst. Bot.* 9(2):203-218.
- Doebley, J.F., M.M. Goodman, and C.W. Stuber. 1985. Isozyme variation in the races of maize from Mexico. *Amer. J. Bot.* 72(5):629-639.
- Doebley, J.F., M.M. Goodman, and C.W. Stuber. 1986. Exceptional genetic divergence of Northern Flint corn. *Amer. J. Bot.* 73:120-131.
- Doebley, J.F., M.M. Goodman, and C.W. Stuber. 1987. Patterns of Isozyme variation between maize and Mexican annual teosinte. *Econ. Bot.* 41(2):234-246.
- Doebley, J.F., A. Stec, J. Wendel, and M. Edwards. 1990. Genetic and morphological analysis of a maize-teosinte F₂ population: Implications for the origin of maize. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 87:9888-9892.
- Doebley, J.F., D. Wendel, J.S.C. Smith, C.W. Stuber, and M.M. Goodman. 1988. The origin of Corn Belt maize. The isozyme evidence. *Econ. Bot.* 42:120-131.
- Doolittle, E.W. and J.B Mabry. 2006. Environmental mosaic, agricultural diversity, and the evolutionary adoption of maize in the American Southwest. *In: Staller,*



- J.E., R.H. Tykot, and B. Benz (eds.). Histories of maize multidisciplinary approaches to the prehistory, linguistics, biogeography, domestication and evolution of maize. Academic Press. San Diego. pp. 109-121
- Dorweiler, J.E. and J.F. Doebley. 1997. Developmental analysis of teosinte glume architecture 1: a key locus in the evolution of maize (Poaceae). *Amer. J. Bot.* 84:1313-1322.
- Dorweiler, J., A. Stec, J. Kermicle, and J. Doebley. 1993. *Teosinte glume architecture* 1: A genetic locus controlling a key step in maize evolution. *Science* 262:233-235
- Durán, P.N., J.A. Ruíz, J.J. Sánchez, J. Ron y D. R. González. 2007. Adaptación climática y distribución geográfica potencial del grupo racial Cónico (*zea mays* L.) en la República Mexicana. *Scientia-CUCBA* 9(1):57-67.
- Emerson, R.A. and G.W. Beadle. 1932. Studies of *Euchlaena* and its hybrids with *Zea*. II. Crossing over between the chromosomes of *Euchlaena* and those of *Zea*. *Zeitschr. Abtam. Vererbungsl.* 62:305-315
- Engels, J.M.M., A.W. Ebert, I. Thormann, and M. C. de Vicente. 2006. Centres of crop diversity and/or origin, genetically modified crops and implications for plant genetic resources conservation. *Gen. Res. Crop Evol.* 53:1675-1688.
- Emerson, R.A. and G.W. Beadle. 1932. Studies of *Euchlaena* and its hybrids with *Zea*. II. Crossing over between the chromosomes of *Euchlaena* and those of *Zea*. *Zeitschr. Abtam. Vererbungsl.* 62:305-315.
- Emmerling, M.H. 1958. Evidence of no-disjunction of abnormal chromosome 10. *Heredity* 49:203-207.
- Emmerling, M.H. 1959. Preferential segregation of structurally modified chromosomes in maize. *Genetics* 44(4):625-645.
- Esteva, G. 2003. Los árboles de las culturas mexicanas. *En: Esteva, G. y C. Marielle* (eds). Sin maíz no hay país. CONACULTA. Museo Nacional de las Culturas Populares. México. pp. 17-28.
- Eubanks, M. 1995. A cross between two maize relatives: *Tripsacum dactyloides* and *Zea diploperennis* (Poaceae). *Econ. Bot.* 49(2):172-182.
- Eubanks, M.W. 2001. The mysterious origin of maize. *Econ. Bot.* 55(4):492-514.
- Flannery, K.V. 1986. The Research Problem. In: Flannery, K. V. (ed.). *Guilá Naquitz: Archaic Foraging and Early Agriculture in Oaxaca, Mexico*. Academic Press, New York. pp. 3-18.
- Florescano, E. 2003. Imágenes y significados del dios del maíz. *En: Esteva, G y C. Marielle* (eds.) Sin maíz no hay país. CONACULTA. México, D.F. 36-55 pp.
- Ford, E.B. 1971. *Ecological Genetics*. 3rd. ed. Chapman and Hall, Ltd., London.
- Fukunaga, K., J. Hill, Y. Vigouroux, Y. Matsuoka, J. Sánchez G., K. Liu, E.S. Buckler, and J. Doebley. 2005. Genetic diversity and population structure of teosinte. *Genetics* 169:2241-2254.
- Galinat, W.C. 1956. Evolution leading to the formation of the cupulate fruit case in the American Maydeae. *Bot. Mus. Leaf. Harv. Univ.* 17:217-239.
- Galinat, W.C. 1959. The phytomer in relation to floral homologies in the American Maydeae. *Bot. Mus. Leaf. Harv. Univ.* 19:1-32.
- Galinat, W.C. 1963. Form and function of plant structures in the American Maydeae and their significance for breeding. *Econ. Bot.* 17:51-59.
- Galinat, W.C. 1970. The cupule and its role in the origin and evolution of maize. *Univ. Mass. Agric. Expt. Sta. Bull. No.* 585.
- Galinat, W.C. 1971. The origin of maize. *Annu. Rev. Genet.* 5:447-478.
- Galinat, W.C. 1972. Some contributions of corn's relatives to the development of its modern varieties. *Proc. Annu. Corn Sorghum Res. Conf. A. S. T. A. Pub.* 27:108-114.
- Galinat, W.C. 1973. Intergenomic mapping of maize, teosinte and *Tripsacum*. *Evolution* 27:644-655.
- Galinat, W.C. 1974. The domestication and genetic erosion of maize. *Econ. Bot.* 28(1):312-37.
- Galinat, W.C. 1977. The origin of corn. *In: Sprague, G. F.* (ed.). *Corn and Corn Improvement*. Agronomy 18. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin. pp 1 – 47.
- Galinat, W.C. 1978. The inheritance of some traits essential to maize and teosinte. In: Walden, D. B. (ed.). *Maize Breeding and Genetics*. John Wiley & Sons.
- Galinat, W.C. 1985a. Teosinte, the ancestor of maize: Perspectives for its use in maize breeding for the tropics. In: Brandolini, A. and F. Salamini (eds.). *Breeding Strategies for Maize Production Improvement in the Tropics*. *Relazioni e Monografie Agrarie*



- Subtropicali Nuova Serie N. 100. Food and Agriculture Organization of U. N. Instituto Agronomico per L'Oltremare, Florence and Bergamo, Italy. pp. 1-11.
- Galinat, W.C. 1985b. Domestication and diffusion of maize. In: Ford, R. (ed.) Prehistoric food Production in North America. Anthropological Papers. No. 75. Museum of Anthropology, University of Michigan, Ann. Arbor, Michigan. USA.
- Galinat, W.C. 1988. The origin of corn. *In*: Sprague, G. F. and J. W. Dudley (eds.). Corn and Corn Improvement. Number 18. Series Agronomy. American Society of Agronomy, Inc., Crop Science Society of America, Inc., and Soil Science Society of America, Inc. Publishers, Madison, Wisconsin, U. S. A. pp. 1- 31.
- Galinat, W.C. 1992. Evolution of corn. *Advances in Agronomy* 47:203-231.
- Galinat, W.C. 1994. The identity of *Mga* (maize glume architecture) on 4S confused with a multiple allelic series at the *Tu* (tunicate) locus. *Maize Gen. Coop. News.* 68:109.
- Galinat, W.C. 1995. El origen del maíz: el grano de la humanidad. The origin of maize: grain of humanity. *Econ. Bot.* 49(1):3-12.
- Galinat, W. C. 2001. A reconstruction of the possible role of critical observations leading to a rapid domestic transformation of wild teosinte into first maize. *Econ. Bot.* 55:570-574.
- Galinat, W.C., R.S.K. Chaganti, and F.D. Hager. 1964. *Tripsacum* as a possible amphidiploid of wild maize and *Manisuris*. *Bot. Mus. Leaf. Harv. Univ.* 20(9):289-316.
- Galinier, J. 1990. La mitad del mundo: cuerpo y cosmos en los rituales Otomíes. LTNAM-CEMCA-IM, México, D. F.
- Ghatnekar, M.V. 1965. Heterochromatic knobs in Italian maize population and the evolution of maize in Italy. *Cytologia* 30:402-425.
- Gliessmann, S.R. 1983. Allelopathic interactions in crop-weed mixtures: applications for weed management. *J. Chem. Ecol.* 9:991.
- Gliessmann, S.R. 1990. The ecology and management of traditional farming systems. *In*: Altieri, M. A. and S. B. Hecht (eds.). *Agroecology and Small Farm Development.* CRC Press, Boca Raton, Florida.
- González, A.V. 1995. El maíz y su conservación. Ed. Trillas. México, D.F. pp. 30-34.
- González, R.J. 2001. Zapotec Science. Farming and Food in the Northern Sierra of Oaxaca. University of Texas Press, Austin. 328 p.
- González, J.A. 2005. Reconsiderando a Carl Sauer: Los orígenes de la agricultura. *Revista Perspectivas Latinoamericanas.* 2:16-24.
- Goodman, M.M. 1965. The history and origin of maize. *North Carolina Agric. Expt. Sta. Tech. Bull.* 170.
- Goodman, M.M. 1967. The races of maize. I. The use of Mahalonobis Generalized Distances to measure morphological similarity. *Fitotecnia Latinoamericana* 4:1-22.
- Goodman, M.M. 1968. Races of maize II. Use of multivariate analysis of variance to measure morphological similarity. *Crop Sci.* 8:693-698.
- Goodman, M.M. 1972. Distance analysis in biology. *Syst. Zool.* 21:174-186.
- Goodman, M.M. 1973. Genetic distances: measuring dissimilarity among populations. *Yearbook of Physical Anthropology* 17:1-38.
- Goodman, M. M. 1988. The history and evolution of maize. *CRC Critical Rev. Plant Sci.* 7(3):197-220.
- Goodman, M.M. and E. Parterniani. 1969. The races of maize III. Choices of appropriate characters for racial classification. *Econ. Bot.* 23:65-273.
- Goodman M.M. and R.M. Bird. 1977. The races of maize IV: tentative groupings of 219 Latin American races. *Econ. Bot.* 31:204-221.
- Goodman, M.M. and C.W. Stuber. 1983. Races of maize IV. Isozyme variation among races of maize in Bolivia. *Maydica* 28:169-187.
- Goodman, M.M. and W.L. Brown. 1988. Races of corn. *In*: Sprague, G.F and Dudley, J.W. (Eds.) *Corn and corn improvement.* Agronomy Monographs No.18. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin. pp. 33 – 79.
- Grant, V. 1971. *Plant Speciation.* Columbia Univ. Press, New York.
- Grant, U.J., W.H. Hatheway, D.H. Timothy, C. Cassalet D. and L.M. Roberts. 1963. Races of maize in Venezuela. *Nat. Acad. Sci.- Nat. Res. Council, Publ.* 1136. Washington, D. C. pp. 1-92.
- Grobman, A., W. Salhuana, and R. Sevilla, in collaboration with P. C. Mangelsdorf. 1961. Races of



- Maize in Peru. Natl. Acad. Sci.-Natl. Res. Council, Publ. 915. Washington, D. C. pp. 1-374.
- Guzmán, M., R. 1978. Una nueva localidad para el teocintle *Zea perennis* y primer reporte de *Zea mexicana* para Jalisco. Bol. Inf. Inst. Bot. Univ. Guadalajara. Epoca IV (1):9-10.
- Guzmán, M., R. 1982. El teocintle en Jalisco su distribución y ecología. Tesis profesional. Escuela de Agricultura. Universidad de Guadalajara, México. 88 p.
- Guzmán, M., R. y H. H. Iltis. 1991. Protección a genes de maíz en una reserva de la biosfera. Diversity 7:89-92.
- Harlan, J.R. 1975. Crops and man. Second edition. ASA-CSSA, Madison WI. USA 284 p.
- Harlan, J.R., J.M.J. de Wet, and E. Glen Price. 1973. Comparative evolution of cereals. Evolution 27 (2):311-325.
- Harshberger, J.W. 1896. Maize, a botanical and economic study. Contributions of the Botanical Laboratory, University of Pennsylvania, Philadelphia. pp. 75-202.
- Hernández Casillas, J.M. 1986. Estudio de caracteres químicos del grano de las razas mexicanas de maíz y clasificación racial. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Montecillo Estado de México. 79 p.
- Hernández X., E. 1980a. Consumo humano de maíz y el aprovechamiento de tipos con alto valor nutritivo. Xolocotzia Tomo II. Revista Mexicana de Geografía Agrícola. Universidad Autónoma Chapingo. pp. 761-766.
- Hernández X., E. 1980b. Agricultura tradicional y desarrollo. Xolocotzia Tomo I. Revista Mexicana de Geografía Agrícola. Universidad Autónoma Chapingo. pp. 417-418.
- Hernández X., E. 1985. Biología agrícola: los conocimientos biológicos y su aplicación a la agricultura. México: Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología, CECSA.
- Hernández X., E. 1993. Aspects of plant domestication in Mexico: A personal view. In: T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot and J. Fa. Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution. Oxford University Press, New York. pp. 733-753.
- Hernández X., E. y G. Alanís F. 1970. Estudio morfológico de cinco nuevas razas de maíz de la Sierra Madre Occidental de México: Implicaciones citogenéticas y filogenéticas. Agrociencia 5:3-30.
- Herrera-Cabrera, B.E., F. Castillo-González, J.J. Sánchez-González, J.M. Hernández-Casillas, R.A. Ortega-Paczka, M.M. Goodman. 2004. Diversidad del maíz Chalqueño. Agrociencia 38:191-206.
- Hijar, S., F. (coord.). 2003. Sembradores de maíz. Música indígena y mestiza. Sin maíz no hay país. CONACULTA. Museo Nacional de Culturas Populares. CD.
- Holst, I., J.E. Moreno, and D.R. Piperno. 2007. Identification of teosinte, maize, and *Tripsacum* in Mesoamerica by using pollen, starch grains, and phytoliths. Proc. Nat. Acad. Sci. 104(45):17608- 17613.
- Iltis, H.H. 1969. The maize mystique. A reappraisal of the origin of corn. Mimeographed paper presented at the University of Illinois, pp. 1-4.
- Iltis, H.H. 1972. The taxonomy of *zea mays* (Gramineae). Phytologia 23:248-249.
- Iltis, H.H. 1983. From teosinte to maize: the catastrophic sexual transmutation. Science 222:886-894.
- Iltis, H.H. 1988. Maize evolution and agricultural origins. In: Soderstrom, T. R., K. W. Hilu, C. S. Campbell, and M. E. Barkworth (eds.). Grass Systematics and Evolution. An International Symposium Held at the Smithsonian Institution, 27- 31 July, 1986. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. pp. 195- 213.
- Iltis, H.H. 2000. Homeotic sexual translocations and the origin of maize (*zea mays*, Poaceae): A new look at an old problem. Econ. Bot. 54(1):7-42.
- Iltis, H.H. and J.F. Doebley. 1980. Taxonomy of *Zea* (Gramineae). II. Subspecific categories in the *zea mays* complex and a generic synopsis. Amer. J. Bot. 67(6):994- 1004.
- Iltis, H.H., J.F. Doebley, R. Guzmán M., and B. Pazy. 1979. *Z. diploperennis* (Gramineae): a new teosinte from Mexico. Science 203:186-188.
- INEGI. 2000. XII Censo General de Población y Vivienda. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México, D. F.
- Irwin, H. and E.S. Barghoorn. 1965. Identification of the pollen of maize, teosinte and *Tripsacum* by phase contrast microscopy. Bot. Mus. Leaf. Harv. Univ. 21:37-56.
- Joralemon, P.D. 1971. A study of Olmec Iconography. Dumbarton Oaks, Trustees for Harvard University. Studies in Pre-Columbian Art and archaeology, Num 7 Washington D.C.



Literatura citada

- Jugenheimer, R.W. 1988. Maíz, variedades mejoradas, métodos de cultivo y producción de semillas. Limusa. México. 841p.
- Kato Y., T.A. 1961. Morfología cromosómica de algunas raza nativas primitivas de maíz de México, Centro y Sudamérica. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, México. (Inédito).
- Kato Y., T.A. 1964. Some cytological studies on several Mexican races of maize. M. S. Thesis. North Carolina State Univ., Raleigh, N. C. (Unpublished).
- Kato Y., T. A. 1965. Estudio de nudos cromosómicos en varias raza nativas mexicanas de maíz. Memoria del Primer Congreso de Fitogenética, Soc. Mex. Fitogenética, A. C., Chapingo, México. pp. 165-200.
- Kato Y., T. A. 1976. Cytological studies of maize (*zea mays* L.) and teosinte (*Zea mexicana* Schrad. Kuntze) in relation to their origin and evolution. Mass. Agric. Expt. Sta. Bull. 635.
- Kato Y., T.A. 1984. Chromosome morphology and the origin of maize and its races. *Evol. Biol.* 17:219-253.
- Kato Y., T.A. 1991. Heterocromatina: estructura, función y significado evolutivo en el género *Zea*. In: Ortega P., R., G. Palomino H., F. Castillo G., V. A. González H. y M. Livera M. (eds.). 1991. Avances en el Estudio de los Recursos Filogenéticos de México. SOMEFI, Chapingo, México. pp. 363- 384.
- Kato Y., T.A. 2005. Cómo y dónde se originó el maíz. *Investigación y Ciencia* 347:68- 72.
- Kato Y., T.A. y A. Blumenschein. 1967. Complejos de nudos cromosómicos en los maíces de América. *Fitotecnia Latinoamericana* 4(2):13-24.
- Kato Y., T.A. and A. López R. 1990. Chromosome knobs of the perennial teosintes. *Maydica* 35:125-141.
- Kato Y., T.A. and J.J. Sánchez G. 2002. Introgression of chromosome knobs from *Zea diploperennis* into maize. *Maydica* 47:33-50.
- Kennet, M.O. and B.L. Gross. 2008. Detecting multiple origins of domesticated crops. *Proc. Nal. Acad. Sci.* 105 (37):13701-13702.
- Kermicle, J.L. 2006. A selfish gene governing pollen-pistil compatibility confers reproductive isolation between maize relatives. *Genetics* 172:499-506.
- Kermicle, J.L. and J.O. Allen. 1990. Cross-incompatibility between maize and teosinte. *Maydica* 35:399- 408.
- Kuleshov, N.N. 1929. The geographical distribution of the varietal diversity of maize in the world. *Trudy po Priklandnoi, Botanike, Genetike I Selektzii* (Bull. Appl. Bot., Genetics and Pl. Breed., Lenin Acad. Agr. Sci., U.S.S.R.) 20:506-510.
- Kuleshov, N.N. 1930. Maíces de México, Guatemala, Cuba. Panamá y Colombia (Según las colecciones de N. S. Bukasov). En: Bukasov, N.S. Las plantas cultivadas de México, Guatemala y Colombia. Traducción al español por Jorge León. 1981. CATIE. 173 p. Turrialba, Costa Rica. pp. 40-53
- Kurtz, E.B.Jr., J.L. Liverman, and H. Tucker. 1960. Some problems concerning fossil and modern corn pollen. *Bull. Torrey Bot. Club* 87:85-94.
- LAMP (Proyecto Latinoamericano de Maíz). 1991. ARS-USDA, CIMMYT, Pioneer Hi-Bred International Inc., Universidad Agraria La Molina (Perú).
- Larson, S.R. and J.R. Doebley. 1994. Restriction site variation in the chloroplast genome of *Tripsacum* (Poaceae): phylogeny and rates of sequence evolution. *Syst. Bot.* 19:22-34.
- Lauter, N. and J. Doebley. 2002. Genetic variation for phenotypically invariant traits detected in teosinte: implications for the evolution of novel forms. *Genetics* 160:333-342.
- LBOGM (Ley de Bioseguridad de Organismos Genéticamente Modificados). 2005. (Revisada el 14 de Octubre de 2008 en el sitio web: http://www.diputados.gob.mx/LeyesBiblio/pdf/Ley_BOGM.pdf).
- Lehninger, A. 1978. *Bioquímica*. Ed. Omega. España.
- Levings, C.S. III, D.H. Timothy, and W.W.L. Hu. 1976. Cytological characteristics and nuclear buoyant densities of corn, teosinte, *Tripsacum* and corn-*Tripsacum* hybrids. *Crop Sci.* 16:63-66.
- Lira, A., y L. Muro. 1977. El siglo de la integración. *Historia General de México*. Tomo 11, pp. 83-181, El Colegio de México, México D. F.
- Longley, A.E. 1937. Morphological characters of teosinte chromosomes. *J. Agric. Res.* 54(11):836-862.
- Longley, A.E. 1938. Chromosomes of maize from North American Indians. *J. Agric. Res.* 56(3):177-195.
- Longley, A.E. 1939. Knob positions on corn chromosomes. *J. Agric. Res.* 59(7):475- 490.
- Longley, A.E. 1941. Chromosome morphology in maize and its relatives. *Bot. Rev.* 7:263-289.
- Longley, A.E. 1945. Abnormal segregation during



- megasporogenesis in maize. *Genetics* 30:100-113.
- Longley, A.E. and T.A. Kato Y. 1965. Chromosome morphology of certain races of maize in Latin America. *CIMMYT Res. Bull.* 1.
- López-Austin, A. 2003. Cuatro mitos mesoamericanos del maíz. *En: Esteva. G y C. Marielle (eds.) Sin maíz no hay país.* CONACULTA. México, D.F. 29-35 pp.
- López R., A., T.A. Kato and F. Castillo. 1995. Karyotypic characterization of the races Jala of maize. *Maydica* 40:233-244.
- Louette, D. 1997. Seed exchange among farmers and gene flow among maize varieties in traditional agricultural systems. *In: J. A. Serratos, J. A., M.C. Willcox, and F. Castillo (eds.). Gene flow maize. Proceedings of a forum.* CIMMYT. México, D.F. pp. 55-66
- Louette, D. and Smale, M. 2000. Farmers' seed selection practices and traditional maize varieties in Cuzalapa, Mexico. *Euphytica* 13:25-41.
- Ludlow-Wiechers, B., J.L. Alvarado y M. Aliphat. 1983. El pollen de *Zea* (maíz y teosinte): perspectivas para conocer el origen del maíz. *Biotica* 8(3):235-258.
- MacNeish, R.S. 1967. Summary of subsistence. *In: Byers D.S. (ed.). The prehistory of the Tehuacan Valley. Vol.1. Environment and subsistence.* Austin, Texas: University of Texas Press. pp. 290-309.
- Mangelsdorf, P.C. 1947. The origin and evolution of maize. *Adv. Genet.* 1:161-207.
- Mangelsdorf, P.C. 1958. Reconstructing the ancestor of corn. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 102:454-463.
- Mangelsdorf, P.C. 1961. Introgression in maize. *Euphytica* 10:157-168.
- Mangelsdorf, P.C. 1974. *Corn. Its Origin, Evolution, and Improvement.* The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Mangelsdorf, P.C. and J.W. Cameron. 1942. Western Guatemala a secondary center of origin of cultivated maize varieties. *Bot. Mus. Leaf. Harv. Univ.* 18(8):217-252.
- Mangelsdorf, P.C. and W.C. Galinat. 1964. The tunicate locus in maize dissected and reconstituted. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 51(2):147-150.
- Mangelsdorf, P.C. and R.H. Lister. 1956. Archaeological evidence of the evolution of maize in north western Mexico. *Bot. Mus. Leaf. Harv. Univ.* 17:151-178.
- Mangelsdorf, P.C. and R.G. Reeves. 1939. The Origin of Indian Corn and its Relatives. *Texas Agric. Expt. Sta. Bulletin* 574.
- Mangelsdorf, P.C. and R.G. Reeves. 1959a. The origin of corn. I. Pod corn, the ancestral form. *Bot. Mus. Leaf. Harv. Univ.* 18(7):329-355.
- Mangelsdorf P.C. and R.G. Reeves. 1959b. The origin of corn. III. Modern races, the product of teosinte introgression. *Bot. Mus. Leaf. Harv. Univ.* 18(9):389-411.
- Mangelsdorf P.C. and R. G.Reeves. 1959c. The origin of corn. IV. Place and time of origin. *Bot. Mus. Leaf. Harv. Univ.* 18(10):413-439.
- Mangelsdorf, P.C. and C.E. Smith. 1949. New archaeological evidence on evolution of maize. *Bot. Mus. Leaf. Harv. Univ.* 13:213-247.
- Mangelsdorf, P.C., H.W. Dick, and J. Cámara-Hernández. 1967. Bat Cave revisited. *Bot. Mus. Leaf. Harv. Univ.* 22:1-31.
- Mangelsdorf, P.C., R.S. MacNeish, and W.C. Galinat. 1956. Archaeological evidence on the diffusion and evolution of maize in north eastern Mexico. *Bot. Mus. Leaf. Harv. Univ.* 17:125-150.
- Mangelsdorf, P.C., R.S. MacNeish, and W.C. Galinat. 1964. Domestication of corn. *Science* 143:538-545.
- Mangelsdorf, P.C., R.S. MacNeish, and W.C. Galinat. 1967. Prehistoric maize, teosinte, and *Tripsacum* from Tamaulipas, Mexico. *Bot. Mus. Leaf. Harv. Univ.* 22:33- 63.
- Mangelsdorf, P.C., L.M. Roberts, and J.S. Rogers. 1981. The probable origin of annual teosintes. Publication Number 10, The Bussey Institution of Harvard University. pp. 39-69.
- Martín del Campo, R. 1945. Alimentos y condimentos mexicanos incorporados a la cocina universal. *Filos. Let.* 9 (18):1-13.
- Martín del Campo, R. 1954-1955. Productos biológicos del Valle de México. *Rev. Mex. Est. Antrop.* 14:53-77.
- Matsuoka, Y., Y. Vigouroux, M.M. Goodman, J.J. Sánchez G., E. Buckler, and J. Doebley. 2002. A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99 (6):6080-6084.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution.* The Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge, Mass. 797 p.



Literatura citada

- McClintock, B. 1951. Chromosome organization and genic expression. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 16:13-47.
- McClintock, B. 1959. Genetic and cytological studies of maize. Carnegie Inst. Wash. Year book 58:452- 456.
- McClintock, B. 1960. Chromosome constitutions of Mexican and Guatemalan races of maize. Carnegie Inst. Wash. Yearbook 59:461- 472.
- McClintock, B. 1978. Significance of chromosome constitutions in tracing the origin and migration of races of maize in the Americas. *In*: Walden, D. B. (ed.). *Maize Breeding and Genetics*. John Wiley and Sons, New York. pp 159-184.
- McClintock, B., T.A. Kato Y., and A. Blumenschein. 1981. Chromosome Constitution of Races of Maize. Its Significance in the Interpretation of Relationships between Races and Varieties in the Americas. Colegio de Postgraduados, Chapingo, Mexico.
- McClung de T., E. 1997. Antropología e historia del maíz en México. *En*: J. A. Serratos, A. López y G. Carrillo (eds.). *Memoria del Taller sobre Maíz Transgénico*. NAPPO, DGSV, CNBA. México, D.F. p.48-59.
- Medellín, S. 1988. Arboricultura y silvicultura tradicional en una comunidad totonaca de la Costa. Tesis de Maestría (Ecología y Recursos Bióticos). Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz, México.
- Nadal, A. y T. Wise. 2004. Los costos ambientales de la liberación agrícola: El comercio de maíz entre México y Estados Unidos en el marco del NAFTA. *En*: H. Blanco, L. Toledo de Algueira y K.P. Gallagher (eds.). *Globalización y medio ambiente lecciones desde las Américas*. Heinrich Böll Foundation North America. pp. 1-44
- Narváez, G.D.E., J.D. Figueroa C., S. Taba E.C. Tostado, R.A. Martínez P. 2007. Aspectos microestructurales y posibles usos del maíz de acuerdo con su origen geográfico. *Rev. Fit. Mex.* 30(3):321-325.
- Nault, L.R. and W.R. Findley. 1981. *Zea diploperennis*: A primitive relative offers new traits to improve corn. *Desert Plants* 2(4):203-205.
- Nault, L.R., D.T. Gordon, V.D. Damsteegt, and H.H. Iltis. 1982. Response of annual and perennial teosintes (*Zea*) to six maize viruses. *Plant Dis.* 66:61-62.
- OECD (Organization for Economic Co-operation and Development). 2003. Consensus document on the biology of *zea mays* subsp. *mays* (maize), Series on Harmonization of Regulatory Oversight in Biotechnology No. 27. ENV/JM/MONO(2003)11. Paris, France.
- Olivo, M., P. Alarcón-Cháires y L. Solís. 2001. Los pueblos del maíz, nomenclatura indígena de una planta sagrada. *Etnoecológica* 6(8):103-106.
- Olsen, K.M. and B.L. Gross. 2008. Detecting multiple origins of domesticated crops. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105(37):13701-13702.
- Ortega Paczka, R. 1973. Variación en maíz y cambios socioeconómicos en Chiapas, México, 1946-1971. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.
- Ortega-Paczka, R. 1985 a. Recursos genéticos para el mejoramiento de maíz en México. Primera parte: análisis general. *Germen* 3:19-36.
- Ortega-Paczka, R. 1985b. Variedades y razas mexicanas de maíz y su evaluación en cruzamientos con líneas de clima templado como material de partida para fitomejoramiento. Versión resumida. Tesis de grado Ph. D. Leningrado, URSS.
- Ortega Paczka, R. 2003. La diversidad del maíz en México. *In* Esteva, G., y C. Marielle (Coordinadores). *Sin Maíz no hay País*. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes, Dirección General de Culturas Populares e Indígenas, México, D. F. pp. 123-154.
- Ortega Paczka, R. A., J. J. Sánchez G., F. Castillo G., y J. M. Hernández C. 1991. Estado actual de los estudios sobre maíces nativos de México. *In* Ortega P., R., G. Palomino H., F. Castillo G., V. A. González H., y M. Livera M. (eds.). *Avances en el Estudio de los Recursos Fitogenéticos de México*. Soc. Mex. de Fitogenética, A. C., Chapingo, México. pp. 161-185.
- Peacock, W.J., E.S. Dennis, M.M. Rhoades, and A.J. Pryor. 1981. Highly repeated DNA sequence limited to knob heterochromatin in maize. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 78 (7):4490-4494.
- Pearsall, D.M., K. Chandler-Ezell, and A. Chandler-Ezell. 2003. Identifying maize in neotropical sediments and soil using cob phytoliths. *J. Archaeol. Sci.* 30(5):611-627.
- Perales, R.H. 2005. Maize diversity and ethnolinguistic diversity in Chiapas, México. *Proc. Natl. Acad. Sci.*



- 102 (3):949-954.
- Perales, R.H. y J.M. Hernández C. 2005. Diversidad del maíz en Chiapas. En: González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial y L. Ruíz-Montoya (coord.). Diversidad Biológica en Chiapas. México. 419-438 pp.
- Perales, R.H., S.B. Brush, and C.O. Qualset. 2003a. Landraces of maize in Central México: an altitudinal transect. *Econ. Bot.* 57:7-20.
- Perales, R. H., S.B. Brush, and C. O. Qualset. 2003b. Dynamic management of maize landraces in Central Mexico. *Econ. Bot.* 57:21-34.
- Pickersgill, B. 2007. Domestication of plants in the Americas: Insights from Mendelian and molecular genetics. *Ann. Bot.* 100(5):925-940.
- Piperno, D. R. 1984. A comparison and differentiation of phytoliths from maize and wild grasses: use of morphological criteria. *Amer. Antiq.* 49:361-383.
- Piperno, D.R. and K.V. Flannery. 2001. The earliest archaeological maize (*zea mays* L.) from highland Mexico: new accelerator mass spectrometry dates and their implications. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98 (4):2101-2103.
- Piperno, D.R and D.M. Pearsall. 1998. The origins of agriculture in the lowland Neotropics. Academic Press, San Diego, Cal.
- Piperno, D.R., J.E. Moreno, J. Iriarte, I. Holst, M. Lachniet, J.G. Jones, A.J. Ranere, and R. Castanzo. 2007. Late Pleistocene and Holocene environmental history of the Iguala Valley, Central Balsas watershed of Mexico. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 104(29):11874-11881.
- Pohl, M.E.D., D.R. Piperno, K.O. Pope, and J.G. Jones. 2007. Microfossil evidence for pre-Columbian maize dispersals in the neotropics from San Andrés, Tabasco, Mexico. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 104(16):6870-6875.
- Pressoir, G., and J. Berthaud. 2004. Population structure and strong divergent selection shape phenotypic diversification in maize landraces. *Heredity* 92:95-101.
- Ramírez E., R., D.H. Timothy, E. Díaz B., U.J. Grant, in collaboration with G.E. Nicholson C., E. Anderson, and W. L. Brown. 1960. Races of Maize in Bolivia. *Natl. Acad. Sci.-Natl. Res. Council, Publ.* 747. Washington, D. C. 159 p.
- Ramos, A. y E. Hernández X. 1972. Variación morfológica de los maíces de la zona oriental del estado de México y Centro de Puebla, México. *En: Xolocotzia*. Tomo II. 1987. Universidad Autónoma Chapingo. Subdirección de Centros Regionales. Dirección de Difusión Cultural. Revista de Geografía Agrícola. México.
- Randolph, L.F. 1952. New evidence on the origin of maize. *Amer. Nat.* 86:193-202.
- Randolph, L.F. 1955. History and origin of corn. II. Cytogenetic aspects of the origin and evolutionary history of corn. *In: G. F. Sprague (ed.). Corn and Corn Improvement.* Academic Press, New York.
- Randolph, L.F. 1959. The origin of maize. *Indian J. Gen. Plant Breed.* 19:1-12.
- Randolph, L.F. 1970. Variation among *Tripsacum* populations of Mexico and Guatemala. *Brittonia* 22(4):305-337.
- Randolph, L.F. 1976. Contributions of wild relatives of maize to the evolutionary history of domesticated maize: a synthesis of divergent hypotheses I. *Econ. Bot.* 30:321- 34.
- Reeves, R.G. 1950. The use of teosinte in the improvement of corn inbreds. *Agron. J.* 42:248-251.
- Reeves, R.G. and P.C. Mangelsdorf. 1942. A proposed taxonomic change in the tribe Maydeae (Family Gramineae). *Amer. J. Bot.* 29:815-817.
- Reeves, R.G. and P.C. Mangelsdorf. 1959a. The origin of corn. II. Teosinte, a hybrid of corn and *Tripsacum*. *Bot. Mus. Leaf. Harv. Univ.* 18(8):357-387.
- Reeves, R.G. and P.C. Mangelsdorf. 1959b. The origin of corn. V. A critique of curren theories. *Bot. Mus. Leaf. Harv. Univ.* 18 (8):428-440.
- Reid, L.M., J.P. Arnason, C. Nozzolillo, R. Hamilton. 1990. Taxonomy of Mexican land races of maize, *zea mays*, based on their resistance to European corn borer *Ostrinia nubilalis*. *Euphytica* 46:119-131.
- Reid, L.M., J.P. Arnason, C. Nozzolillo, R. Hamilton. 1991. Laboratory and field resistance to the European corn borer in maize germplasm. *Crop Sci.* 31:1496-1502.
- Reyes C., P. 1990. El maíz y su cultivo. AGT-EDITOR S.A. México, D.F.
- Rhoades, M.M. 1942. Preferential segregation in maize. *Genetics* 27:395-407.
- Rhoades, M.M. 1952. Preferential segregation in maize. *In: Gowen, J. W. (ed.). Heterosis.* Iowa State College Press, Ames, Iowa. pp. 66-80
- Rhoades, M.M. 1955. The cytogenetics of maize. *In: Sprague, G. F. (ed.). Corn and Corn Improvement.* Academic Press, New York. pp. 123-219.



Literatura citada

- Rhoades, M.M. 1968. Studies on the cytological basis of crossing over. In: Peacock, W. J. and R. D. Broke. (eds). Replication and Recombination of Genetic Material. Australian Academy of Science, Cambera. pp. 229-241.
- Rhoades, M.M. and E. Dempsey. 1953. Cytogenetic studies of deficient-duplicate chromosomes derived from inversion heterozygotes in maize. *Amer. J. Bot.* 40:405- 424.
- Rhoades, M.M. and E. Dempsey. 1966. The effect of abnormal chromosome 10 on preferential segregation and crossing over in maize. *Genetics* 53(5):989-1020.
- Rhoades, M.M. and E. Dempsey. 1973. Chromatin elimination induced by the B chromosome of maize. *Heredity* 64:13-18.
- Rhoades, M.M. and H. Vilkomerson. 1942. On the anaphase movement of chromosomes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 28:433-436.
- Rice, E., M. Smale, and J.L. Blanco. 1998. Farmer's use of improved seed selection practices in Mexican maize: Evidence and issues from the Sierra de Santa Marta. *World Develop.* 26 (9):1625-1640.
- Roberts, L.M., U.C. Grant, R. Ramírez E., W.H. Hatheway, and D.L. Smith, in collaboration with P.C. Mangelsdorf. 1957. Races of maize in Colombia. National Academy of Sciences-National Research Council Publication 510. Washington, D. C. pp. 1-153.
- Rogers, J.S. 1950. The inheritance of inflorescence characters in maize-teosinte hybrids. *Genetics* 35:541- 558.
- Ron P., J. 1977. Efecto de las radiaciones gamma de Co-60 en las razas de maíz de México. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 115 p.
- Ron P., J., J.J. Sánchez, A. Jiménez, J.A. Carrera, J.G. Martín, M.M. Morales, L. de la Cruz, S. Hurtado, S. Mena, J.G. Rodríguez. 2006. Maíces nativos del Occidente de México I. *Colectas* 2004. *Scientia-CUCBA* 8 (1):1-139.
- Ruíz-García, N., F. González-Cossío, A. Castillo-Morales y F. Castillo-González. 2001. Optimización y validación del análisis de conglomerados aplicado a la clasificación de razas mexicanas de maíz. *Agrociencia* 35(1):65-77.
- Ruíz C., J.A., N. Durán, J.J. Sánchez, J. Ron, D.R. González, J.B. Holland. 2008. Climatic adaptation and ecological descriptors of 42 Mexican races. *Crop. Sci.* 48:1502-1512.
- Rzedowski, G. C. de J. Rzedowski y J. Rzedowski. 2001. *Flora Fanerogámica del Valle de México*. 2ª. Ed. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán. 14066 pp.
- SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. 2008. *Anuario de la Producción Agrícola*. México, D.F.
- Sahagún, B. de 1970. *Códice Florentino*. México. Gobierno de la República. México, D. F.
- Sánchez, J.J. 1989. Relationships among the Mexican races of maize. Unpublished Ph. D. dissertation. North Carolina State University, Raleigh. 187 p.
- Sánchez, J.J. and M.M. Goodman. 1992a. Relationships among the Mexican races of maize. *Econ. Bot.* 46(1):72-85.
- Sánchez, J.J. and M.M. Goodman. 1992b. Relationships among Mexican and some North American and South American races of maize. *Maydica* 37:41-51.
- Sánchez, J.J. y J.A. Ruíz. 1996. Distribución del teocintle en México. En: Serratos J.A., M.C. Willcox y F. Castillo (eds). *Flujo genético entre maíz criollo, maíz mejorado y teocintle: implicaciones para el maíz transgénico*, CIMMYT México, D.F. (http://www.cimmyt.org/ABC/geneflow/geneflow_pdf_spa/FG-Distribucion.pdf)
- Sánchez G., J., M.M. Goodman, and C.W. Stuber. 2000. Isozymatic and morphological diversity in the races of maize of Mexico. *Econ. Bot.* 54(1):43-59.
- Sánchez G., J.J., T.A. Kato Y., M. Aguilar S., J.M. Hernández C., A. López R. y J.A. Ruiz C. 1998. Distribución y caracterización del teocintle. Centro de Investigación Regional del Pacífico Centro, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Libro Técnico Núm. 2. Guadalajara, Jalisco, México. pp. 1-129.
- Saravia, A. 1965. *Popol Vuh: Antiguas historias de los indios Quiché de Guatemala*. Editorial Porrúa, México.
- Schoenwetter, J. and L.D. Smith. 1986. Pollen analysis of the Oaxaca archaic. In: Flannery, K. V. (ed.). *Guilá Naquitz: Archaic Foraging and Early Agriculture in Oaxaca, Mexico*. Academic Press, New York. pp. 179-233.



- Schwedel, K. 1992. El TLC y el cambio estructural en el campo. *In*: A. Encinas, J. de la Fuente y H. MacKinlay (eds.) La disputa por los mercados: TLC y sector Agropecuario. Cámara de Diputados LV Legislatura. México. pp. 35-51.
- Serratos Hernández, J.A. 2009. Teozintle ¿qué es para los pueblos prehispánicos? En: Morales-Valderrama C. Y Rodríguez Lazcano C. (coord.). Diario de Campo. Desgranando una mazorca. Orígenes y etnografía de los maíces nativos. Suplemento No. 56: 68-75. INAH-CONACULTA. México, D.F.
- Serratos, J.A., M.C. Willcox y F. Castillo . 1997. Flujo genético entre maíz criollo, maíz mejorado y teocintle: implicaciones para el maíz transgénico. CIMMYT, México, D. F.
- Serratos-Hernández, J.A., F. Islas-Gutiérrez, E. Buendía-Rodríguez and J. Berthaud. 2004. Gene flow scenarios with transgenic maize in Mexico. *Environ. Biosafety Res.* 3(3):149-157.
- Setyawati, I. 1996. Environmental variability, indigenous knowledge, and the use of rice varieties. *Indig. Know. Develop. Monitor* 4(2), 11-13.
- Shuster, R. and R. Bye. 1983. Patterns of variation in exotic races of maize (*zea mays*, Gramineae) in a new geographic area. *J. Ethnobiol.* 3(2):157-174.
- Simpson, G.G. 1953. The Baldwin effect. *Evolution* 7(2):110-117.
- Singleton, W.R. 1951. Inheritance of corn grass, a macromutation in maize, and its possible significance as an ancestral type. *Amer. Nat.* 85:81-86.
- Smith, B.D. 1998. *The emergence of agriculture*. Scientific American Library, New York. 231 p.
- Smith, B. 2001. Documenting plant domestication: The consilience of biological and archeological approaches. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98 (4):1324-1326.
- Smith, J.S.C., M.M. Goodman, and R.N. Lester. 1981. Variation within teosinte. I. Numerical analysis of morphological data. *Econ. Bot.* 35(2):187-203.
- Smith, J.S.C., M.M. Goodman, and T.A. Kato Y. 1982. Variation within teosinte. II. Numerical análisis of chromosome knob data. *Econ. Bot.* 36(1):100-112.
- Soleri, D. and D.A. Cleveland. 2001. Farmer's genetic perception regarding their crop populations: An example with maize in the Central Valleys of Oaxaca, México. *Econ. Bot.* 55 (1) 106-128.
- Staller, E.J. 2006. An introduction to the histories of maize. *In*: Staller, J. E.; R. H. Tykot; B. Benz. (eds.) *Histories of maize: multidisciplinary approaches to the prehistory, linguistics, biogeography, domestication, and evolution of maize*. Academic Press, San Diego. 9-18 pp
- Stebbins, G.L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia Univ. Press, New York.
- Stuber, C.W. and M.M. Goodman. 1983. Inheritance, intracellular localization and genetic variation of phosphoglucomutase isozyme alleles in maize (*zea mays* L.). *Bioch. Genet.* 21:667-689.
- Stuber, C.W. and M.M. Goodman. 1984. Inheritance, intracellular localization and genetic variation of 6 phosphogluconate dehydrogenase in maize. *Maydica* 29:453-471.
- Stuber, C.W., M.M. Goodman and F.M. Johnson. 1977. Genetic control and racial variation of B-glucosidase isozymes in maize (*zea mays* L.). *Bioch. Genet.* 15:383-394.
- Sturtevant, E.L. 1899. Varieties of corn. US. Dept. Agr. Off. Exp. Sta. Bull. 57:1-108.
- Sundberg, M.D. and A.R. Orr. 1986. Early inflorescence and floral development in *Zea diploperennis*, diploperennial teosinte. *Amer. J. Bot.* 73(12):1699-1712.
- Sundberg, M.D. and A.R. Orr. 1990. Inflorescence development in two annual teosintes: *zea mays* subsp. *mexicana* and *Z. mays* subsp. *parviglumis*. *Amer. J. Bot.* 77(2):141-152.
- Talbert, L.E., J. Doebley, S.R. Larson, and A.V.L. Chandler. 1990. *Tripsacum andersonii* is a natural hybrid involving *Zea* and *Tripsacum*: molecular evidence. *Amer. J. Bot.* 77:722-726.
- Tantravahi, R.V. 1968. Cytology and crossability relationships of *Tripsacum*. The Bussey Institution, Harvard Univ. Cambridge, Mass.
- Timothy, D.H., B. Peña V., R. Ramírez E., in collaboration with W.L. Brown and E. Anderson. 1961. Races of Maize in Chile. *Natl Acad. Sci.-Natl. Res. Council, Publ.* 847. Washington, D. C. 84 p.
- Timothy, D.H., W.H. Hatheway, U.J. Grant, M. Torre-groza C., D. Sarria V., and D. Varela A. 1963. Races of Maize in Ecuador. *Nat. Acad. Sci., Nat. Res. Council, Publ.* 975. Washington, D. C. 147 p.
- Ting, Y.C. 1958. Inversions and other characteristics of teosinte chromosomes. *Cytologia* 23:239-250.



Literatura citada

- Ting, Y.C. 1964. Chromosomes of maize-teosinte hybrids. The Bussey Institution of Harvard University, Cambridge, Mass.
- Ting, Y.C. 1965. Spontaneous chromosome inversions of Guatemalan teosinte (*Zea mexicana*). *Genetica* 36:229-242.
- Toledo M., V.M. and M.J. Ordoñez. 1993. The biodiversity scenario of Mexico: A review of terrestrial habitats. In: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot and J. Fa (eds.) *Biological Diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press, New York. pp. 757-777.
- Turrent, A. and J.A. Serratos. 2004. Context and Background on Maize and its Wild Relatives in Mexico. In: *Maize and Biodiversity: The Effects of Transgenic Maize in Mexico*. CCA, Montreal Canadá. 55 pp.
- Tuxill, J. y G. Nabhan. 2001. Plantas, comunidades y áreas protegidas. Una guía para el manejo *in situ*. Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF). 227 p.
- UNAM. 2007. Nuevo Atlas de México. Instituto de Geografía. 2da. Ed. México, D.F.
- Valle, P. 1997. Memorias en imágenes de los pueblos indios. *Revista Arqueología Mexicana* VII (38):6-17 pp.
- Vargas, L.A. 2007. La historia incompleta del maíz y su nixtamalización. *Cuadernos de Nutrición* 30 (3):97-102.
- Vavilov, N.I. 1926. The centers of origin of cultivated plants. *Appl. Bot. Plant Breed.* 16 (2):248 p.
- Vavilov, N.I. 1931. The problem concerning the origin of agriculture in the light of recent research. *International Congress of the History of Science and Technology*, London, pp. 95-106.
- Vavilov, N.I. 1951. The Origin, Variation, Immunity and Breeding of Cultivated Plants. *Chron. Bot.* vol. 13.
- Velimirov, A., and C. Binter 2008. Biological effects of transgenic maize NK603xMON810 fed in long term reproduction studies in mice. *Bundesministerium für Gesundheit, Familie und Jugend, Sektion iv Verbrauchergesundheit und Gesundheitsprävention, Austria*. http://bmgf.cms.apa.at/cms/site/attachments/3/2/9/CH0810/CMS1226492832306/forschungsbericht_3-2008_letztfassung.pdf
- Vigouroux, Y., J.C. Glaubitz, Y. Matsuoka, M.M. Goodman, J. Sánchez G., and J. Doebley. 2008. Population structure and genetic diversity of new world maize races assessed by DNA microsatellites. *Amer. J. Bot.* 95(10):1240-1253.
- Villarreal, M. 2002. Las nuevas mujeres del maíz: voces fragmentadas en el mercado global. En: De la Peña, G. y L. Vázquez León (Coord). *La antropología sociocultural en el México del milenio. Búsquedas, encuentros y transiciones*. Instituto Nacional Indigenista. Consejo Nacional para al Cultura y las Artes. Fondo de Cultura Económica. 419-453.
- Waddington, C.H. 1953. "The Baldwin effect", genetic assimilation and homeostasis. *Evolution* 7(4):386-387.
- Weatherwax, P. 1917. The development of the spikelets of *zea mays*. *Bull. Torrey Bot. Club* 44:483-496.
- Weatherwax, P. 1918. The evolution of maize. *Bull. Torrey Bot. Club* 45:309-342.
- Weatherwax, P. 1935. Phylogeny of *zea mays*. *Amer. Midland Nat.* 16:1-71.
- Weatherwax, P. 1955a. History and origin of corn. I. Early history of corn and theories as to its origin. In: Sprague, G. F. (ed.). *Corn and Corn Improvement*. Academic Press, New York.
- Weatherwax, P. 1955b. Structure and Development of Reproductive Organs. In: Sprague, G. F. (ed.). *Corn and Corn Improvement*. Academic Press, New York. pp. 89-121.
- Wellhausen, E., L.M. Roberts, E. Hernández X., en colaboración con P. C. Mangelsdorf. 1951. Razas de maíz en México, su origen, características y distribución. Folleto Técnico no.5, Oficina de Estudios Especiales, Secretaría de Agricultura y Ganadería. México, D. F.
- Wellhausen, E., L.M. Roberts, E. Hernández X., in collaboration with P. C. Mangelsdorf. 1952. Races of maize. Bussey Institute, Harvard University (Cambridge).
- White, S.E. and J.F. Doebley. 1999. The molecular evolution of *terminal ear1*, a regulatory gene in the genus *Zea*. *Genetics* 153:1455-1462.
- Wilkes, H.G. 1967. Teosinte: The closest relative of maize. The Bussey Institution of Harvard University. 159p.
- Wilkes, H.G. 1970. Teosinte introgression in the maize of the Nobogame Valley. *Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ.* 22:297-311.
- Wilkes, H.G. 1972. Maize and its wild relatives. *Science* 177:1071-1077.
- Wilkes, H.G. 1977. Hybridization of maize and teosinte in Mexico and Guatemala and the improvement of maize. *Econ. Bot.* 31:254-293.
- Wilkes, H.G. 1979. Mexico and Central America as a



centre for the origin of agriculture and the evolution of maize. *Crop Improv.* 6(1):1–18.

Wilkes, H.G. 1986. Teosinte in Oaxaca, Mexico. *Maize Genet. Coop. News.* 60:29-30.

Wilkes, H. G. 2004. Corn, strange and marvelous: But is a definitive origin known? *In:* Smith C.W., J. Betran and E.C.A. Reinge (eds.). *Corn: Origin, History, Technology, and Production.* John Wiley & Sons, Inc. New York. pp. 3-63.

Wright M., L. Delimini, J. Luhanga, C. Mushi, and H. Tsini. 1995. The quality of farmer saved seed in Ghana, Malawi and Tanzania. NRI Research Report, Chatham, Kent. UK.

Yoneda, I. 1997. Los mapas de Cuauhtinchan. *Revista Arqueología Mexicana* VII(38):18-24.



ORIGEN Y DIVERSIFICACIÓN DEL MAÍZ:
UNA REVISIÓN ANALÍTICA

Se terminó de imprimir en septiembre de 2009
en Editorial Impresora Apolo, S.A de C.V.
Centeno 162, Col. Granjas Esmeralda 09810, México D.F.
Se imprimieron 1,000 ejemplares en Couché Mate de 135 grs.
En su composición tipográfica se usaron tipos de la familia
Garamond Pro de 9, 11, 15 y 28 puntos.



UACM
Universidad Autónoma
de la Ciudad de México
Nada humano me es ajeno



ISBN 978-607-02-0684-9

