

1 morphologically and establish possible phylogenetic and phytogeographical relationships from the
2 annual teocintes in the State of Michoacán. The results obtained with numerical taxonomy allowed
3 morphologically separated populations of teocintle located in the vicinity of the Chapala Lake of the
4 Lake of Cuitzeo, in Chapala and Mesa Central races; respectively, both belonging to the spp *mexicana*.
5 Suggests as a centre of predomesticación, diversification and dispersal of the spp *mexicana* teocintle
6 the region of the Lake of Chapala, apparently race Chapala is the immediate successor, as well as the
7 progenitor of races Mesa Central of Cuitzeo, Nabogame from Chihuahua, Durango and possibly also
8 the Chalco race.

9 **Keywords:** Teocintles, predomesticación, morphological differentiation, dispersal.

10 INTRODUCCIÓN

11 El ancestro del teocintle se originó en Centroamérica, en el área de Nicaragua y Guatemala; de ahí
12 fue dispersado por la cuenca del Pacífico hasta el norte de México (Miranda, 2005). En México existen
13 cinco razas de teocintle anual, de las cuales Wilkes (1967) reporta cuatro: Nabogame, la cual se
14 distribuye en el sur del Estado de Chihuahua; Mesa Central en el norte del Estado de Michoacán y sur
15 de Guanajuato; Chalco en los alrededores de Chalco y Texcoco, en el Estado de México; y Balsas en la
16 región tropical en los estados de Oaxaca, Guerrero, Estado de México, Michoacán, Colima, Jalisco y
17 Nayarit, mientras que Doebley (1983) reporta la raza Durango. Además de los teocintles anuales,
18 Guzmán (1982) reporta la existencia de dos teocintles perennes en Jalisco, uno diploide ($2n=20$) y otro
19 tetraploide ($2n=40$). Con base en características de la espiga, Doebley e Iltis (1980) e Iltis y Doebley
20 (1980) propusieron una nueva división del género *Zea* a la ya propuesta por Wilkes (1967). Los
21 teocintles anuales pertenecientes a las razas Nabogame, Durango, Mesa Central y Chalco los ubicaron
22 dentro de la spp *mexicana*, y Balsas en la spp *parviglumis*, mientras que al perenne diploide como *Zea*
23 *diploperennis*, y al tetraploide como *Zea perennis*. De acuerdo con Buckler *et al.*, (2006), la spp
24 *mexicana* evolucionó a partir de la spp *parviglumis*; y al parecer la raza Mesa Central del norte de
25

1 Michoacán y sur de Guanajuato tiene parentesco con la raza Balsas Central (Matsuoka *et al.*, 2002) del
2 área montañosa de Ixcateopan (Mazatlán-El Salado), ubicada en la parte central del estado de Guerrero
3 (Smith *et al.*, 1984).

4 En el área subtropical de Michoacán, en los alrededores del Lago de Cuitzeo hasta la Laguna de
5 Chapala se distribuye la raza Mesa Central, en la parte templada ubicada en el Eje Volcánico
6 Transversal, en los municipios de Hidalgo y en Opopeo en Salvador Escalante la raza Chalco, y en la
7 región de Tierra Caliente la raza Balsas (Sánchez y Ruiz, 1995). Recientemente, el Programa de Maíz
8 del Centro Regional Universitario, perteneciente al Centro Regional Universitario de Occidente
9 (CRUCO) de la Universidad Autónoma Chapingo, encontró en Ziracuaretiro, Michoacán teocintle
10 perenne perteneciente a *Zea perennis* y es probable que también exista *Zea diploperennis*, debido a que
11 es el progenitor de *Zea perennis* (Doebley e Iltis, 1980; Doebley *et al.*, 1984).

12 Según Wilkes (1995), el teocintle se distribuyen de manera semiaislada; sin embargo, predominan en
13 áreas arqueológicas que fueron o son habitadas por grupos étnicos. En Michoacán, en una parte del área
14 habitada por la etnia P'urhépecha (alrededores de Tzintzuntzán), al teocintle lo denominan K'undaz,
15 palabra que también se usa cuando dos personas contraen matrimonio y significa "junto a", lo cual hace
16 relación a que tanto el maíz como el hombre después de su encuentro han permanecido juntos, de ahí
17 que se diga que el maíz es el mayor invento del hombre, producto de un largo proceso de
18 domesticación (Beadle, 1939).

19 Entre los años 1500 a 1200 a. C. tuvo auge el desarrollo de la agricultura, sobre todo en el Opeño en
20 la región Ciénega de Chapala, y Chupícuaro, Guanajuato (cerca de Acámbaro). En la primer región,
21 Miranda (2005) indica que ésta forma parte del centro de domesticación del maíz, en ella existe un
22 teocintle que comparte características morfológicas intermedias entre las razas Balsas y Mesa Central
23 (Sánchez *et al.*, 1998); por lo que algunos investigadores lo han denominado *parviglumis-mexicana*,

1 debido a que pudiera representar un punto intermedio o ser un híbrido entre estas dos razas (Matsuoka
 2 *et al.*, 2002). De acuerdo al mismo Matsuoka *et al.*, (2002), se menciona que en esta área de la Mesa
 3 Central se diversificó la spp *mexicana*, por lo que el hombre pudo haber participado en su proceso
 4 evolutivo. Por lo ya expuesto, el objetivo de esta investigación fue: caracterizar morfológicamente los
 5 teocintles anuales en el estado de Michoacán, para establecer sus posibles relaciones filogenéticas y
 6 fitogeográficas.

7 MATERIALES Y MÉTODOS

8 Material genético evaluado para la caracterización morfológica

9 El material genético usado para la caracterización morfológica de las razas de teocintle consistió de
 10 10 colectas para la raza Chapala (*Zea mays* spp *mexicana*), 11 para Mesa Central (*Zea mays* spp
 11 *mexicana*) de los alrededores del Lago de Cuitzeo y 10 para Balsas (*Zea mays* L. spp *parviglumis*).
 12 Todas las colectas evaluadas para éste estudio fueron recolectadas en el monte, donde no había maíz.
 13 De Mesa Central se incluyó una colecta de Guanajuato (T-035) y de Balsas una de Ejutla, Jalisco, la
 14 cual fue donada por el Dr. Roberto Miranda Medrano del Centro Universitario Costa Sur (CUCSUR),
 15 de la Universidad de Guadalajara en Autlán, Jalisco (Cuadro 1).

16 Cuadro 1. Material genético evaluado para la caracterización morfológica de los teocintes anuales
 17 Chapala, Mesa Central y Balsas.

Raza	Colecta	spp	Localidad	Municipio	Latitud	Longitud	Altitud (msnm)	Codif.
Chapala	TS-004	<i>mexicana</i>	Los Zarquillos	Villamar	20-01-43	102-31-17	1599	A-a
Chapala	TS-030	<i>mexicana</i>	Ecuandureo	Ecuandureo	20-08-50	102-15-39	1610	A-b
Chapala	TS-009	<i>mexicana</i>	Ixtlán	Ixtlán	20-08-41	102-21-34	1544	A-c
Chapala	TS-081	<i>mexicana</i>	Telonzo	Tangamandapio	17-57-48	103-23-00	1726	A-d
Chapala	TS-002	<i>mexicana</i>	Villa Fuerte	Ario de Rayón, Zamora	19-59-41	192-21-16	1520	A-e
Chapala	TS-001	<i>mexicana</i>	Ojo de agua	Ixtlán	20-09-25	102-21-57	1528	A-f
Chapala	TS-008	<i>mexicana</i>	Ixtlán	Ixtlán	20-09-12	102-21-52	1529	A-g
Chapala	TS-022	<i>mexicana</i>	El Salitre	Ixtlán	20-22-27	102-22-27	1542	A-h
Chapala	TS-021	<i>mexicana</i>	El Salitre	Ixtlán	20-09-16	102-22-25	1542	A-i
Chapala	TS-032	<i>mexicana</i>	Penjamillo	Penjamillo	20-06-43	101-57-33	1800	A-j
M. Central	T-010	<i>mexicana</i>	Puerta del Salto	Cuitzeo	20-03-15	101-10-39	1845	B-k
M. Central	T-017	<i>mexicana</i>	Tendeparacua	Huaniqueo	19-53-27	101-26-31	2142	B-l

M. Central	T-013	<i>mexicana</i>	Jururemba	Morelos	20-01-82	101-28-10	2208	B-m
M. Central	T-036	<i>mexicana</i>	San Agustín del Maíz	Copándaro	19-53-56	101-10-48	1849	B-n
M. Central	T-037	<i>mexicana</i>	San José Coapa	Lagunillas	19-35-15	101-25-30	1850	B-ñ
M. Central	T-035	<i>mexicana</i>	Cerano- Puruándiro	Yuriria, Gto	20-05-44	101-26-04	1863	B-o
M. Central	T-027	<i>mexicana</i>	Autopista	Chucándiro	20-05-20	101-59-20	2074	B-p
M. Central	T-023	<i>mexicana</i>	Autopista	Chucándiro	19-52-41	101-23-29	1995	B-q
M. Central	T-005	<i>mexicana</i>	San Juan	Cuitzeo	19-55-13	101-07-49	1861	B-r
M. Central	T-067	<i>mexicana</i>	Col. Miguel Hidalgo	Indaparapeo	19-47-24	100-59-07	1872	B-s
M. Central	T-007	<i>mexicana</i>	San Sebastián	Chucándiro	19-54-21	101-18-00	1875	B-t
Balsas	T-078	<i>parviglumis</i>	Peña Prieta	Huetamo	18-49-60	100-54-14	701	C-u
Balsas	T-076	<i>parviglumis</i>	La Ceibita	Tiquicheo	18-52-32	100-50-50	540	C-v
Balsas	T-055	<i>parviglumis</i>	El Palmito	Nocupétaro	19-03-65	101-12-01	747	C-w
Balsas	T-056 ^a	<i>parviglumis</i>	Chupio	Tacámbaro	19-09-31	101-26-32	1200	C-x
Balsas	Ejutla	<i>parviglumis</i>	Ejutla	Jalisco	19-57-00	103-59-00	1000	C-y
Balsas	T-051	<i>parviglumis</i>	Punta de la Loma	Tacámbaro	19-12-57	101-20-47	1441	C-z
Balsas	T-064	<i>parviglumis</i>	El limón de Papatzindán	Tiquicheo	19-02-48	100-45-03	568	C-1
Balsas	T-059	<i>parviglumis</i>	Puerto de Laureles	Juárez	19-19-15	100-26-44	1419	C-2
Balsas	T-075	<i>parviglumis</i>	La Ceibita	Tiquicheo	18-53-04	100-50-36	540	C-3
Balsas	T-045	<i>parviglumis</i>	El Limoncito	Tzitzio	19-31-09	100-55-16	1107	C-4

1

2

Localidades de evaluación

3

4

5

6

7

8

9

Manejo agronómico

10

11

Con la finalidad de conocer la diversidad del teocintle anual en Michoacán, el día 16 de abril del 2010 se trasplantaron en condiciones de riego, cuando las plantas tenían un mes de edad 10, 11 y 10 colectas de las razas Chapala, Mesa Central y Balsas en el Campo Agrícola “La Carreta”, en Álvaro Obregón y el 15 de junio del 2011; se trasplantaron en condiciones de temporal las mismas colectas en Morelia, Michoacán. Las localidades se localizan a una altitud respectiva de 1850 y 1990 msnm; y un clima A(C) (García, 1983).

Cada colecta de teocintle se trasplantó en dos surcos de 5 m de longitud y 0.80 m de ancho, cada 0.25 m se trasplantaron dos plantas por mata para asegurar su establecimiento. Durante el proceso de cultivo

1 no se fertilizó, aplicó insecticidas y solamente se controlaron las malezas con herbicidas. Para asegurar
2 su establecimiento, en la localidad de Álvaro Obregón se aplicaron dos sobre riegos, uno cada semana
3 y en la de Morelia se trasplantó durante el periodo de lluvias.

4 **Caracteres morfológicos evaluados**

5
6 Para caracterizar morfológicamente los teocintes anuales de Michoacán se midieron las siguientes 24
7 características agronómicas: longitud de la espiga de la parte ramificada (LPR), longitud total de la
8 espiga (LE), número de entrenudos de la espiga (NEE), longitud de la gluma (LG), longitud del
9 pedicelo de la espiguilla (LPE), longitud de la rama principal de la espiga (LRP), número de ramas
10 laterales primarias de la espiga (NRLP), número de ramas laterales secundarias de la espiga (NRLS),
11 número de ramas laterales terciarias de la espiga (NRLT), longitud de la vaina de la hoja (LVH),
12 longitud de la hoja bandera (LHB), ancho de la hoja bandera (AHB), número total de hojas (NTH),
13 longitud de la hoja donde se inserta la primera rama lateral (LHPRL), ancho de la hoja donde se inserta
14 la primera rama lateral (AHPRL), altura de la primera rama lateral (APRL), altura de la última rama
15 lateral (AURL), número de ramas laterales de la planta (NRL), número de hijos (NH), número total de
16 nudos con mazorca en el tallo principal (NTNMZ), número de nudos con mazorca en ramas laterales
17 (NTNMZL), longitud de la mazorca (LMZ), número de granos por mazorca (NGMZ) y peso de grano
18 (PG).

19 **Análisis estadístico de la información**

20 Debido a que durante el proceso de recolecta se observó que el teocintle de Chapala, el cual está
21 considerado como raza Mesa Central (*Zea mays* L. ssp *mexicana*) (Sánchez *et al.*, 1998), era diferente
22 al de Cuitzeo y sus alrededores, éstos se analizaron por separado. Se hicieron análisis de varianza
23 univariados (ANOVA) y multivariados (MANOVA), para ver si ambos teocintles pertenecen a la
24 misma raza o diferente subespecie. En los análisis ANOVA también se realizaron pruebas de Tukey,

1 para la comparación de medias. Otros análisis multivariados realizados fueron: análisis canónico
2 discriminante (ACD), componentes principales (ACP) y de conglomerados (AC). Para ver las
3 diferencias estadísticas de los ANOVA se usó la prueba estadística de F y en el MANOVA las pruebas
4 multivaridas Lambda de Wilks, Traza de Pillai, Traza de Hotelling-Lowley y Raíz Máxima de Roy. En
5 los análisis anteriores se usaron los procedimientos PROC ANOVA, MANOVA, PROC CANDISC,
6 PROC PRINCOMP y PROC CLUSTER de SAS (SAS Institute-SAS/STAT Software: Syntax versión
7 6, 1993).

8 Con PROC CANDISC se obtuvo la distancia cuadrada de Mahalanobis (D^2), la cual mide la
9 disimilitud o similitud entre las colectas o razas de teocintle y las funciones discriminantes (FD) para
10 agrupar las colectas y razas de teocintle. Para los componentes principales (CP) se usó la matriz de
11 correlación en vez de la de covarianzas, debido a que las colectas y razas presentaron un mejor
12 agrupamiento.

13 **RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

14 **Análisis de varianza univariado y multivariado**

15 De las 24 características agronómicas usadas para caracterizar los teocintles Chapala, Mesa Central
16 (*Zea mays L. spp mexicana*) y Balsas (*Zea mays L. spp parviglumis*) de Michoacán, solo longitud de la
17 gluma (LG), longitud de la rama principal (LRP), número de ramas laterales primarias (NRLP),
18 número de ramas laterales terciarias (NRLT), longitud de la vaina de la hoja (LVH), ancho de la hoja
19 bandera (AHB), ancho de la hoja de la primera rama lateral (AHPRL), altura de la primera rama lateral
20 (APRL), número de ramas laterales (NRL), número total de nudos con mazorca en el tallo principal
21 (NTNMZ), número total de nudos con mazorca en ramas laterales (NTNMZL), longitud de la mazorca
22 (LMZ), número de granos por mazorca (NGMZ) y peso de grano (PG) fueron de acuerdo a la prueba
23 estadística de F altamente significativos ($p \leq 0.01$) (Cuadro 2A), mientras que longitud de la espiga
24 (LE), número de entrenudos de la espiga (NEE), número de ramas laterales secundarias (NRLS),

1 número total de hojas (NTH), longitud de la hoja de la primera rama lateral (LHPRL) y número de
 2 hijos (NH) también resultaron estadísticamente significativos ($p \leq 0.05$) (Cuadro 2B). No resultaron
 3 significativos: LPR, LPE, LHB y AURL. Por otra parte, en los análisis MANOVA las pruebas
 4 estadísticas multivaridas Lambda de Wilks, Traza de Pillai, Traza de Hotelling-Lowley y Raíz Máxima
 5 de Roy con valores respectivos de 0.009, 1.721, 27.34 y 24.14 fueron altamente significativas
 6 ($p \leq 0.01$) e indican que las tres razas de teocintle presentan características agronómicas diferentes.

7
 8 Cuadro 2A. Cuadrados medios (CM) de las características agronómicas que resultaron
 9 de acuerdo a la prueba de F altamente significativas ($p \leq 0.01$).

FV	GL	Cuadrados Medios (CM)						
		LG	LRP	NRLP	NRLT	LVH	AHB	AHPRL
Razas	2	3.79**	17.96**	29.35**	1.87**	6.40**	0.55**	0.03**
Error	3	0.08	0.37	0.60	0.02	0.15	0.02	0.16
CV		3.62	5.07	5.44	3.79	4.21	4.64	22.67

10
 11
 12
 13
 14
 15
 16
 17
 18
 19 Cuadro 2A. Continuación.

		Cuadrados Medios (CM)					
APRL	NRL	NTNMZ	NTNMZL	LMZ	NGMZ	PG	
2920.04**	1.5**	3.21**	20.08**	1157.67**	0.44**	0.90**	
13.90	0.21	0.08	2.81	112.24	0.07	0.01	
5.0	19.47	4.88	22.35	29.89	4.83	1.60	

20
 21
 22
 23
 24
 25
 26
 27
 28
 29 Cuadro 2B. Cuadrados medios (CM) de las características agronómicas que resultaron
 30 de acuerdo a la prueba de F significativas ($p \leq 0.05$).

FV	GL	Cuadrados Medios (CM)					
		LE	NEE	NRLS	NTH	LHPRL	NH
Razas	2	123.59*	1.17*	47.47*	4.42*	15.28*	0.68*
Error	3	6.59	0.09	2.85	0.32	1.38	0.03
CV		5.93	3.53	22.66	4.16	2.49	0.93

1 **Comparación de medias de las características agronómicas entre razas**

2 En la prueba estadística de F resultaron no significativas las características LPR, LPE, LHB y
 3 AURL; de las cuales, las tres primeras fueron también no significativas con la prueba de Tukey; al
 4 igual que AHPRL, NRL, NTNMLZL y NGMZ, e indica que de las 24 características agronómicas
 5 estudiadas, en al menos estas características, los tres teocintles son similares. El teocintle Chapala es
 6 similar con el Mesa Central (*Zea mays* L ssp *mexicana*) de Cuitzeo y sus alrededores en las
 7 características LG, NRLP, NRLS, NRLT, NTH y NTNMLZ, cuyos valores respectivos apareados son:
 8 8.00 vs 8.97, 10.80 vs 13.5, 14.01 vs 15.85, 0 vs 0, 12.67 vs 12.67 y 5.45 vs 5.01 (Cuadro 3).
 9 Comparando ahora el teocintle Chapala de adaptación subtropical con Balsas (*Zea mays* L spp
 10 *parviglumis*) de adaptación tropical, se encontró que es similar en LVH, AHB, AURL, NH y PG,
 11 cuyos valores respectivos apareados de: 8.94 vs 7.83, 3.15 vs 2.82, 136.41 vs 128.44, 3.48 vs 3.05 y
 12 7.97 vs 8.51 (Cuadro 3). En el caso de la raza Mesa Central de Cuitzeo, comparte con Balsas solo las
 13 características NEE y LHPRL con valores respectivos apareados de 9.04 vs 8.96 y 47.70 vs 49.54
 14 (Cuadro 3). Existen características como LE y LMZ, que son compartidas por los tres teocintles. En el
 15 caso de LE, el teocintle Chapala tiene un valor de 44.07cm, mientras que el Mesa Central tiene 51.20
 16 cm, y el Balsas 35.50 cm. Las características LRP y APRL son diferentes para cada una de las razas
 17 mencionadas, mismas que pueden ser consideradas como apropiadas para diferenciar las razas de
 18 teocintle. En LRP, Chapala tiene un valor de 12.12 cm, Mesa Central de 14.94 cm y Balsas de 8.95 cm.
 19 En el caso de APRL, Chapala tiene un valor de 63.36 cm, Mesa Central de 117.13 cm y Balsas de
 20 43.21cm.

21 La raza que comparte más características agronómicas con los demás es el Chapala, cinco con Balsas
 22 y seis con Mesa Central de Cuitzeo y sus alrededores, mientras que son menos similares Mesa Central
 23 de Cuitzeo con Balsas, debido a que solo comparten dos características, esto indica que estas razas son

1 las más divergentes morfológicamente y quizás también evolutivamente. Wilkes (1967) indica que la
 2 raza Chalco de la spp *mexicana* a la cual pertenece Mesa Central es la que tiene mayor similitud
 3 morfológica con el maíz domesticado (*Zea mays* L. spp *mays*) y recientemente, Fukunaga *et al.*, (2005)
 4 encontraron que el maíz contiene un 25% o más de germoplasma del teocintle Balsas, mientras que la
 5 spp *mexicana* (Chalco y Mesa Central) solo tiene el 8%.

6 Cuadro 3. Comparación de medias con la prueba de Tukey en las características que
 7 fueron estadísticamente diferentes.

Razas	Características								
	LE	NEE	LG	LRP	NRLP	NRLS	NRLT	LVH	AHB
Chapala	44.07ab	7.68b	8.00a	12.12b	10.80b	14.01b	0.00b	8.94b	3.15b
M. Central	51.20a	9.04a	8.97a	14.94a	13.57b	15.85b	0.00b	11.33a	3.85a
Balsas	35.50b	8.96a	6.25b	8.95c	18.37a	23.22a	1.67a	7.83b	2.82b
DSH 0.05	10.81	1.26	1.17	2.54	3.24	7.06	0.52	1.65	0.63

8
9

10 Cuadro 3. Continuación.

Razas	Características							
	NTH	LHPRL	APRL	AURL	NH	NTNMZ	LMZ	PG
Chapala	12.67b	44.10b	63.36b	136.41b	3.48a	5.45b	39.52a	7.97b
M. Central	12.67b	47.70a	117.13a	204.60a	2.32b	5.01b	57.19ab	9.30a
Balsas	15.23a	49.54a	43.21c	128.44b	3.05a	7.39a	9.60b	8.51b
DSH 0.05	2.34	4.90	15.58	9.24	0.74	1.21	44.27	0.56

11
12
13

Descripción morfológica de las razas anuales de teocintle en Michoacán

14 **Mesa Central** (*Zea mays* spp *mexicana*). **Descripción morfológica.** Esta raza es cinco días más
 15 precoz que la Chapala y 25 que la Balsas. **Espiga.** La espiga tiene una longitud aproximada de 51.20
 16 cm, de los cuales 14.19 cm forman la parte ramificada, 14.94 cm la parte de la rama principal y 32.07
 17 cm el pedúnculo. En la parte ramificada se encuentran 14.94 ramas primarias, en las cuales se ubican
 18 15.85 ramas secundarias, y de éstas no se prosperan ramas terciarias. Cada espiga presentó 9.04

1 entrenudos. De la rama principal se estimó la longitud del pedicelo y tamaño de gluma de la espiguilla,
2 los cuales tuvieron los valores respectivos de 6.82 mm y 8.96 mm. **Planta.** Ésta tiene aproximadamente
3 2.67 ramas laterales, las cuales presentan 8.89 nudos con mazorca, mientras que sobre el tallo principal
4 solo se ubican 5.01 nudos con mazorca. En el tallo principal, la primera rama lateral se ubica a 117.13
5 cm y la última a 204.60 cm, sobre el nivel del suelo, tiene 12.67 hojas, y la hoja que se ubica a la altura
6 de la primera rama lateral tiene una longitud de 44.10 cm, de ancho 3.85 cm, y la longitud de la vaina
7 de esta hoja mide 11.33 cm. Por otra parte, la longitud de la hoja bandera mide 31.12 cm y un ancho de
8 3.85 cm. En promedio cada planta tiene 2.32 hijos (Figura 1A). **Mazorca.** La mazorca tiene una
9 longitud de 11.43 cm con 6.36 granos y cada grano pesa 0.46 g. **Distribución geográfica.** En México,
10 esta raza se distribuye en el norte de Michoacán y sur de Guanajuato. En Michoacán se localiza en los
11 alrededores del Lago de Cuitzeo, desde Álvaro Obregón e Indaparapeo hasta los municipios de
12 Morelos y Puruándiro. **Región ecológica.** La vegetación predominante en el área de distribución de la
13 raza Mesa Central es de selva baja caducifolia con climas A(C) y BS (Cuitzeo), a los alrededores del
14 Lago de Cuitzeo, y de encino en Morelos con clima C(w). **Grupos étnicos.** La región de Charo hasta
15 Morelia estuvo habitada por Matlatzincas y la de Cuitzeo por Teotihuacanos, ambos provenientes de la
16 Mesa Central; posteriormente, estas regiones fueron conquistadas por el imperio P'urhépecha que tenía
17 su dominio en Tzintzuntzán.

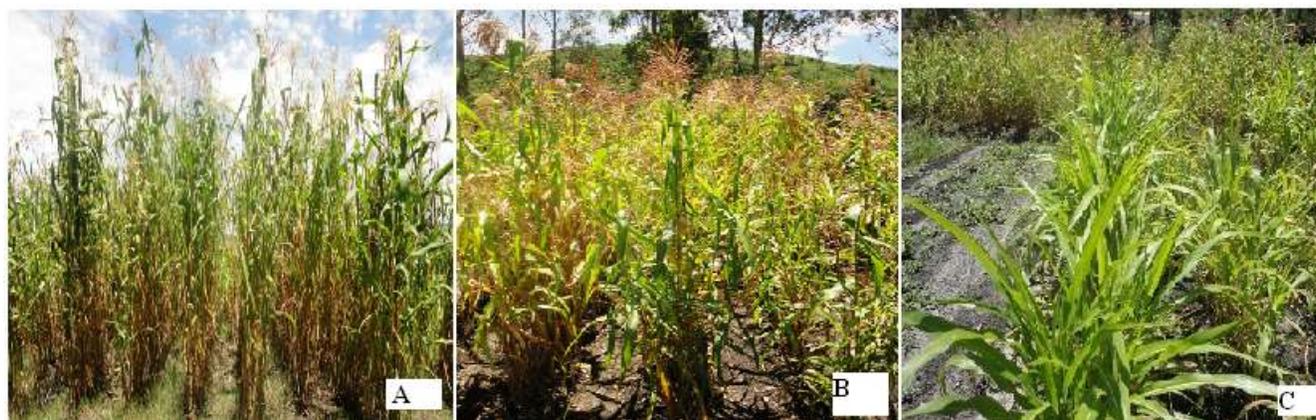
18 **Chapala.** (*Zea mays* spp *mexicana*). Esta raza es intermedia en floración entre la raza Balsas y Mesa
19 Central, su media de floración se presentó cinco días después que Mesa Central y 20 que Balsas.

20 **Espiga.** La espiga tiene una longitud aproximada de 44.07 cm, de los cuales 10.63 cm forman la parte
21 ramificada, 12.13 cm la parte de la rama principal y 22.07 cm el pedúnculo. En la parte ramificada se
22 encuentran 14.10.80 ramas primarias, en las cuales se ubican 14.01 ramas secundarias y de éstas no se
23 ubican ramas terciarias. Cada espiga presentó 7.68 entrenudos. De la rama principal se estimó la

1 longitud del pedicelo y tamaño de gluma de la espiguilla, los cuales tuvieron los valores respectivos de
 2 4.35 mm y 8 mm. **Planta.** Ésta tiene aproximadamente 3.10 ramas laterales, las cuales presentaron 9.73
 3 nudos con mazorca, mientras que sobre el tallo principal solo se ubican 5.45 nudos con mazorca. En el
 4 tallo principal, la primera rama lateral se ubica a 63.36 cm y la última a 136.41 cm, sobre el nivel del
 5 suelo. Tiene 12.65 hojas, la hoja que se ubica a la altura de la primera rama lateral tiene una longitud de
 6 47.70 cm, de ancho 3.91 cm, y con una longitud de la vaina de 8.94 cm. Por otra parte, la longitud de la
 7 hoja bandera mide 28.81 cm, con un ancho de 3.15 cm. En promedio cada planta tiene 3.48 hijos
 8 (Figura 1B). **Mazorca.** La mazorca tiene una longitud de 7.90 cm con 5.56 granos y cada grano pesa
 9 0.39 g. **Distribución geográfica.** Se distribuye en los alrededores de la Laguna de Chapala, desde los
 10 municipios de Chavinda, Tangamandapio y Cojumatlán hasta Churintzio, Zinaparo y Penjamillo,
 11 posiblemente hasta Villa Jiménez y Panindícuaro en el Estado de Michoacán; así como, en La Barca,
 12 Ayotlán y Degollado en el Estado de Jalisco. **Región ecológica.** La vegetación donde se recolectó esta
 13 raza de teocintle es de selva baja caducifolia y clima A(C). **Grupos étnicos.** Esta región estuvo
 14 habitada primero por los grupos étnicos Nahuas y Chichimecas, y posteriormente conquistada por el
 15 imperio P'urhépecha.

16 **Balsas.** (*Zea mays* spp *parviglumis*). Esta raza es más tardía que Mesa Central y Chapala. **Espiga.** La
 17 espiga tiene una longitud aproximada de 35.50 cm; de los cuales, 12.86 cm forman la parte ramificada,
 18 8.95 cm la parte de la rama principal y 31.07 cm el pedúnculo. En la parte ramificada se encuentran
 19 18.37 ramas primarias, en las cuales se distribuyen 22.22 ramas secundarias; y de éstas, 1.67 ramas
 20 terciarias. Cada espiga presentó 8.96 entrenudos. De la rama principal se estimó la longitud del
 21 pedicelo y tamaño de gluma de la espiguilla, los cuales tuvieron los valores respectivos de 3.73 mm y
 22 3.73 mm. **Planta.** Ésta tiene aproximadamente 1.44 ramas laterales, las cuales presentaron 3.87 nudos
 23 con mazorca, mientras que sobre el tallo principal solo se ubicaron 7.37 nudos con mazorca. En el tallo

1 principal, la primera rama lateral se ubicó a 43.21 cm, y la última a 128.44 cm, sobre el nivel del suelo.
 2 Tiene 15.23 hojas, la hoja que se ubica a la altura de la primera rama lateral tiene una longitud de 49.54
 3 cm, y un ancho de 4.10 cm, con una longitud de la vaina de 7.83 cm. Por otra parte, la longitud de la
 4 hoja bandera mide 19.68 cm, con un ancho de 2.82 cm. En promedio cada planta tiene 3.05 hijos
 5 (Figura 1C). **Mazorca.** La mazorca tiene una longitud de 9.60 cm con 5.67 granos y cada grano pesa
 6 0.42 g. **Distribución geográfica.** En México, esta raza se distribuye en una amplia diversidad de
 7 regiones tropicales en los estados de Oaxaca, Guerrero, Edo. de México, Michoacán, Colima y Jalisco.
 8 En Michoacán se localiza en las regiones tropicales de Tierra Caliente y Valle de Apatzingán, desde
 9 500 (Huetamo) hasta 1465 msnm (Punta de la Loma, Tacámbaro). **Región ecológica.** La mayor parte
 10 del teocintle se distribuye en los alrededores de la Cuenca del Balsas, con vegetación de selva baja
 11 caducifolia y clima BS, y una parte colindando con la parte sur del Eje Neovolcánico Transversal, a
 12 elevaciones de 1419 msnm en Puerto Los Laureles en Benito Juárez, 1223 msnm en Taretan y 1437
 13 msnm en La Ceiba en Tzitzio. La vegetación que predomina en la parte sur del Eje Neovolcánico
 14 Transversal es de pino-encino con clima (A)C. **Grupos étnicos.** Regiones habitadas por Chichimecas y
 15 de dominio P'urhépecha.



16
 17
 18 Figura 1. Características morfológicas de planta de las razas Mesa Central (A), Chapala (B) y Balsas (C)
 19 crecidas en el mismo ambiente y manejo agronómico.
 20

1 **Similitudes y diferencias entre las spp *parviglumis* y *mexicana*, así como entre las razas Balsas,**
 2 **Chapala y Mesa Central**

3 A nivel de subespecie existen las siguientes similitudes y diferencias: **Similitudes.** La ssp *mexicana*
 4 aún es similar a la spp *parviglumis* en las siguientes características: LPR, LPE, LHB, AHPRL, NRL y
 5 NGMZ. **Diferencias.** La spp *mexicana* ha cambiado de la spp *parviglumis* en las siguientes
 6 características: en la espiga; en NRLP (12.19 vs 18.37) y NRLS (14.93 vs 23.22), las cuales son
 7 menores en la spp *mexicana* que en *parviglumis*; respectivamente, mientras que en ramas terciarias es
 8 mayor en *parviglumis* (1.67), y en la spp *mexicana* están ausentes. Otro cambio que ocurrió en la
 9 espiga, es que la LG en la espiguilla es mayor en la spp *mexicana* (8.48 mm) que en *parviglumis*
 10 (3.73 mm). En la planta, la spp *mexicana* tiene menor número de hojas por planta (NTH=12.66) que
 11 *parviglumis* (15.23), y los nudos con mazorca (NTNMZ) en el tallo principal 5.23 vs 7.39;
 12 respectivamente.

13 A nivel de raza, Balsas, Chapala y Mesa Central son totalmente diferentes en las siguientes
 14 características: en APRL, en Balsas que es progenitor de Chapala y Mesa Central, se ubica a 43.21 cm,
 15 en Chapala que es un teocintle intermedio entre Balsas y Mesa Central a 63.36 cm y Mesa Central de
 16 Cuitzeo que posiblemente se diferenció a partir de Chapala a 117.13 cm, (Figura 3B). En el caso
 17 anterior, pareciera ser que durante el proceso de evolución del teocintle a maíz, el hombre fue subiendo
 18 la altura de la primera rama lateral (donde se formaría la primera mazorca), de 43.21 a 117.13 cm (38.2
 19 cm de diferencia). Otra característica propia de cada una de las razas, es la LRP, la cual hasta ahora es
 20 difícil de explicar respecto a qué mecanismos evolutivos originaron su modificación.

21 **Clasificación con taxonomía numérica**
 22 **Análisis de conglomerados (AC)**

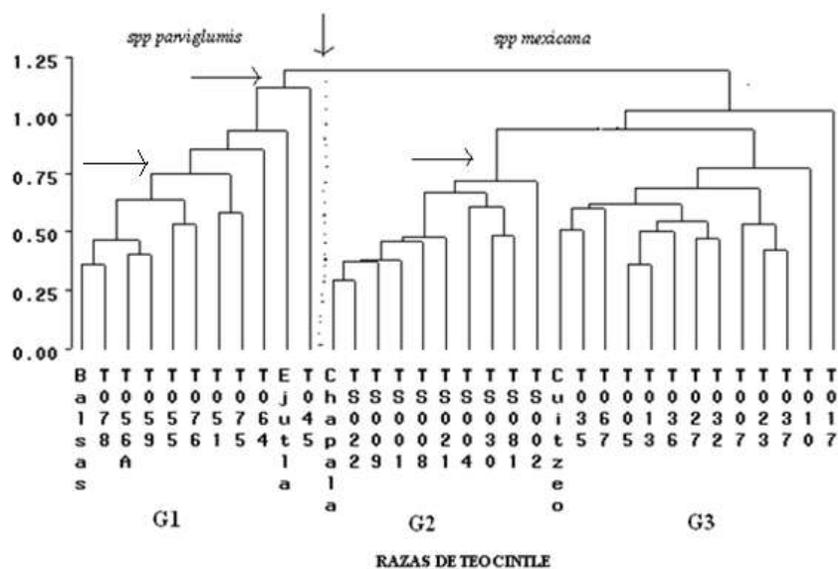
23 De acuerdo con Font-Quer (1979), las clasificaciones raciales vegetales pueden ayudar a definir las
 24 relaciones evolutivas de las poblaciones vegetales y para agruparlas se buscan grados de similitud
 25 (Dobzhansky, 1982) o disimilitud entre ellas. Desde el punto de vista botánico, raza es la jerarquía

1 taxonómica comprendida entre la subespecie y la variedad (Font-Quer, 1979) y para separar una de
2 otra, surge el problema para definir qué tanta diferenciación genética existe entre ambas poblaciones
3 (Stansfield, 1977). En el caso del análisis de conglomerados (AC) (Figura 2), a la distancia de 1.20
4 semiparcial R^2 del método de Ward se puede observar que las colectas de teocintle se agruparon en las
5 spp *parviglumis* y *mexicana*, y a 0.80 la spp *mexicana* se dividió en las razas Chapala (G2) y Mesa
6 Central (G3), de Cuitzeo y sus alrededores, si esta misma distancia la usamos también para subdividir a
7 la raza Balsas en otras razas, los teocintles de El Limón de Papatzindán, Tiquicheo (T-064), El
8 Limoncito en Tzitzio (T-045) y Ejutla en Jalisco, formarían nuevas variantes. Solo la colecta T-017 de
9 Tendeparacua, Huaniqueo, la cual también pertenece a la spp *mexicana*, tuvo una distribución atípica
10 debido a que fue recolectada a la orilla de cultivo de maíz y puede ser un híbrido entre ambos maíces.
11 La nueva raza Chapala (*Zea mays* spp *mexicana*) que se propone, se ubica intermedia entre las razas
12 Balsas (*Zea mays* spp *parviglumis*), y Mesa Central (*Zea mays* spp *mexicana*), debido a que como ya se
13 indicó, omparten similar número de características agronómicas. Por lo antes expuesto, y considerando
14 los criterios de Benson (1962) para definir una raza como son: que sea genéticamente diferente y que
15 comparta un área geográfica y ecológicamente específica, se puede decir que Chapala se distingue de
16 la raza Mesa Central (G3) al formar otro grupo genético diferente (G2) tal y como lo especifica
17 Anderson y Cutler (1942), mismas que varios investigadores las tenían agrupadas como raza Mesa
18 Central (Wilkes, 1967; Iltis y Doebley, 1980; Sánchez *et al.*, 1998). La raza Chapala tiene una
19 distribución geográfica definida, se ubica en los alrededores de la Ciénega de Chapala (donde en el
20 Opeño en los años 2000 a 200 a.C. se inició la agricultura) y ecológicamente, crece en un clima A(C)
21 donde prospera vegetación de matorral espinoso.

22 Usando caracteres agronómicos y de nudos cromosómicos, Sánchez *et al.*, (1998) también
23 encontraron que la raza Chapala (*Zea mays* spp *mexicana*) se agrupó intermedia entre las razas Balsas

1 (*Zea mays* spp *parviglumis*) y Mesa Central (*Zea mays* spp *mexicana*); así como, también mantiene una
 2 relación filogenética con las razas Durango y Nabogame de la spp *mexicana* (Matsuoka *et al.*, 2005;
 3 Buckler *et al.*, 2006). Con análisis moleculares, Matsuoka *et al.*, (2002) y (Fukunaga *et al.*, 2005)
 4 también reportan que muestras de la región de Chapala representan un punto evolutivo intermedio o
 5 son híbridos entre la raza Balsas y Mesa Central.

6 La mayor diversidad morfológica encontrada en la raza Balsas (*Zea mays* spp *parviglumis*) ya había
 7 sido reportada por Smith *et al.*, (1981) y Doebley (1990b). A pesar de ello, la spp *mexicana* se ha
 8 diferenciado en las razas Mesa Central, Chalco, Nabogame, Durango y actualmente en la descrita
 9 Chapala, mientras que la spp *parviglumis* solo en la raza Balsas y otras que proponen otros autores. La
 10 mayor diversidad en la ssp *mexicana* quizás se deba ha fue dispersada a ambientes más contrastantes
 11 (subtrópico y valles altos a altitudes de 1500 a más de 2500 msnm), y por haber estado en contacto con
 12 más grupos étnicos (culturas del Occidente, del norte y Valle de México) que la spp *parviglumis* la cual
 13 se distribuye en el trópico a altitudes de 500 a 1200 msnm y estuvo en contacto con menos culturas.



15 Figura 2. Dendrograma del análisis de conglomerados de las razas de teocintle Balsas (G1)
 16 Chapala (G2) y Mesa Central (G3)
 17

1 **Distancia cuadrada de Mahalanobis (D^2)**

2 La distancia cuadrada de Mahalanobis (D^2), del análisis discriminante canónico (ADC); la cual mide
 3 la divergencia genética y está relacionada con la geográfica de los teocintles estudiados, presentó los
 4 valores de 34.93, 63.53 y 134.61, los cuales de acuerdo a la prueba de F aproximada fueron
 5 estadísticamente altamente significativos ($p \leq 0.01$). El primer valor corresponde a la divergencia
 6 morfológica entre las razas Chapala (*Zea mays* spp *mexicana*) (G2) y Mesa Central (*Zea mays* spp
 7 *mexicana*) (G3), el segundo entre Chapala (G2) y Balsas (*Zea mays* spp *parviglumis*) (G1) y
 8 finalmente, entre Mesa Central (G3) con Balsas (G1). Estos valores indican que la raza Chapala
 9 presentó la mayor similitud con Mesa Central, y la menor se presentó entre Mesa Central de Cuitzeo y
 10 sus alrededores con Balsas, en donde Chapala y Balsas presentaron un valor casi 'intermedio'. Dichos
 11 resultados coinciden con las pruebas de Tukey de comparación de medias (Cuadro 2A), en donde la
 12 raza Chapala es similar a Mesa Central y Balsas, en seis y cinco características; respectivamente,
 13 mientras que Mesa Central con Balsas lo fue solo en dos de las 24 características estudiadas.

14 **Funciones discriminantes (FD)**

15 Sobre el origen y domesticación del maíz se han postulado varias hipótesis (Kato *et al.*, 2009),
 16 acerca de su origen se ha aceptado la hipótesis que éste se originó a partir del teocintle anual raza
 17 Balsas (*Zea mays* L. spp *parviglumis*) (Beadle, 1939; Kato, 1976; Doebley *et al.*, 1984) de la parte
 18 central de Guerrero (Piperno *et al.*, 2007); sin embargo, aún quedan muchas preguntas por responder
 19 sobre cuándo, cómo ocurrió el proceso de domesticación, diferenciación y dispersión.

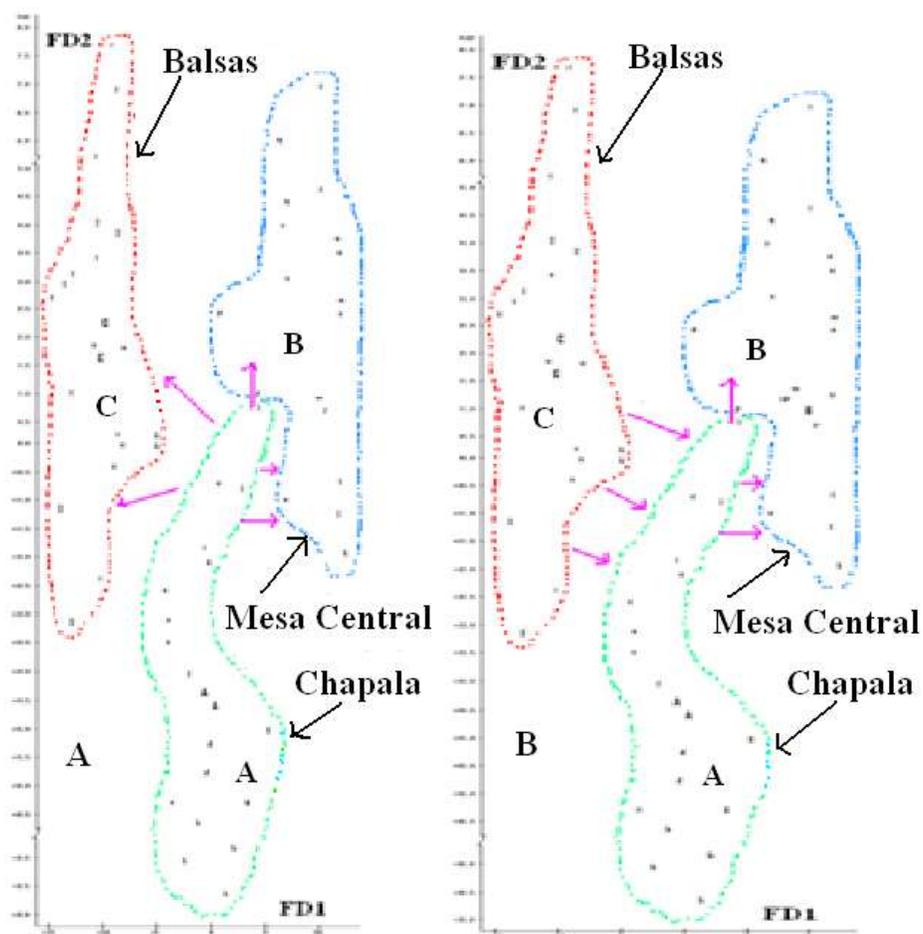
20 Para explicar la posible diferenciación morfológica entre las spp *parviglumis* y *mexicana* en
 21 Michoacán, en la Figura 3A y 3B de las Funciones discriminantes (FD) se plantean dos hipótesis. La
 22 primera (Figura 3A) consiste en que a partir del teocintle raza Chapala se diferenciaron las razas Balsas
 23 y Mesa Central, y la segunda (Figura 3B) que a partir de la raza Balsas se derivó primero la raza

1 Chapala y de ésta la Mesa Central de Cuitzeo, posiblemente también las razas Nabogame, Durango,
2 como lo postulan algunos investigadores (Sánchez *et al.*, 1998; Fukunaga *et al.*, 2005; Buckler *et al.*,
3 2006), así como la raza Chalco.

4 La primer hipótesis está apoyada en el planteamiento que hacen Miranda (2005) y Zizumbo *et al.*,
5 (2008), quienes mencionan que en el Occidente de México se inició la domesticación del maíz, de ahí
6 éste y otras especies fueron dispersadas al Valle y sur de México (Pohl *et al.*, 1996; Sluyter y
7 Domínguez, 2006; Pohl *et al.*, 2007). Sobre este planteamiento, las prueba de medias de Tukey (Cuadro
8 3A) y la F aproximada multivariada de Lambda de Wilks, Traza de Pillai, Traza de Hotelling-Lowley y
9 Raíz Máxima de Roy, así como la distancia cuadrada de Mahalanobis (D^2), indican que todos los
10 teocintles son estadísticamente diferentes; sin embargo, la raza Balsas con Mesa Central son las más
11 divergentes morfológicamente y la raza Chapala es intermedia entre ambas, al compartir similar
12 número de características morfológicas, por lo que no es posible que la raza Chapala sea más antigua
13 que Balsas. Además, Buckler *et al.*, (2006) indican que a partir de la raza Balsas evolucionaron las
14 razas de la *ssp mexicana* a la cual pertenece Chapala, y que dentro de esta subespecie, las razas Chalco
15 y Mesa Central son las más evolucionadas, debido a que tienen mayor similitud morfológica al maíz
16 cultivado (Wilkes, 1967). Otro punto en contra de esta hipótesis se basa en que Fukunaga *et al.*, (2005)
17 encontraron que el maíz domesticado contiene de un 25% o más de germoplasma de la raza Balsas,
18 mientras que de la *ssp mexicana* (Chalco y Mesa Central) solo un 8%.

19 En la Figura 3B se observa que la raza Chapala (A) y Mesa Central (B) de Cuitzeo, formaron un
20 complejo genético bien definido perteneciente a la *ssp mexicana*, mientras que Balsas formó otro grupo
21 genético diferente. En el complejo de la *ssp mexicana* se observa un ‘continuo’, por lo que es posible
22 que la raza Mesa Central de Cuitzeo haya derivado de la raza Chapala, en este ‘continuo’, la colecta de
23 Penjamillo (J=T-017) de la raza Chapala se encuentra muy próxima a las colectas de Puruándiro

1 (0=T-035), Morelos (m=T-013) y Cuitzeo (r=T-005) de la raza Mesa Central, las cuales
 2 geográficamente se encuentran concatenadas y muy próximas geográficamente (municipios cercanos),
 3 por lo que deben ser muy similares y forman el punto de conexión entre las dos razas. Caso contrario
 4 ocurre entre las colectas de Ecuándureo (b=TS-030 y h=TS-022) de la raza Chapala con las de
 5 Chucándiro (q=T-023 y t=T-007) e Indaparapeo (s=T-067) de la raza Mesa Central, las cuales son las
 6 más divergentes geográficamente y posiblemente también morfológicamente. De acuerdo a lo anterior,
 7 es probable que la raza Mesa Central de Cuitzeo y sus alrededores, haya sido derivada de la raza
 8 Chapala y no viceversa, como lo propone Buckler *et al.*, (2006).



9
 10 Figura 3. Funciones discriminantes (FD). Hipótesis de diferenciación (A y B) de las razas
 11 Balsa, Chapala y Mesa Central de Cuitzeo y sus alrededores.
 12

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos con taxonomía numérica permitieron separar morfológicamente a las poblaciones de teocintle ubicadas en los alrededores de la Laguna de Chapala de las del Lago de Cuitzeo, en razas Chapala y Mesa Central; respectivamente, ambas pertenecientes a la spp *mexicana*.

Se sugiere como centro de predomesticación, diversificación y dispersión del teocintle spp *mexicana* la región de la Laguna de Chapala, debido a que al parecer la raza Chapala es el sucesor inmediato del teocintle Balsas de la parte Este (spp *parviglumis*) y progenitor de las razas Mesa Central de Cuitzeo, Nabogame de Chihuahua, Durango y posiblemente también de la raza Chalco.

A partir de la región Laguna de Chapala, el teocintle fue dispersado a través de dos rutas de migración, una hacia el Lago de Cuitzeo y de ahí posiblemente hacia el Valle de México para formar la raza Chalco y otra hacia el norte de México para formar las razas Nabogame y Durango.

BIBLIOGRAFIA

Anderson E, H Cutler (1942) Races of *Zea mays*. I. Their recognition and classification. Ann. Mo. Bot. Garden 21: 69-88.

Beadle G W (1939) Teocintle and the origin of maize. J. Heredity 30:245-247.

Benson L (1962) Plant Taxonomy. Methods and Principles. The Royal Press Co. New York, U.S.A. 494 p.

Buckler E S IV, M M Goodman, T P Holtsford, J F Doebley, J J Sánchez G (2006) Phylogeography of the wild subspecies of the *Zea mays*. Maydica 51:123-134.

Dobzhansky T (1982) Genetics and the Origin of Species. Columbia University Press. Series: The Columbia Classics in Evolution. New York, U.S.A. 364 p.

Doebley J F, H H Iltis (1980) Taxonomy of *Zea* (Gramineae) I. A subgeneric classification with key to taxa. Amer. J. Bot. 67:982-993.

Doebley J F (1983) A Brief note on the rediscovery of Durango teosinte. Maize Genetics Cooperation Newsletter 57:127-128.

Doebley J F, M M Goodman, C W Stuber (1984) Isoenzimatic variation in *Zea* (Gramineae).

- 1 Systematic Botany 9:203-218.
- 2 **Doebley J F (1990b)** Molecular systematics of *Zea* (Gramineae). *Maydica* 35:143-150.
- 3 **Font-Quer P (1979)** Diccionario de Botánica. Labor, S. A. México. 1244 p.
- 4 **Fournier P (2006)** Arqueología de los caminos prehispánicos y coloniales. *Arqueología*
- 5 *Mexicana*. Vol. XIV No. 81:26-31
- 6 **Fukunaga K, H Jason, Y Vigouroux, Y Matsuoka, J Sánchez G, K Liu, E S Buckler, J F Doebley**
- 7 **(2005)** Genetic diversity and population structure of teosinte. *Genetics* 169:2241-2254.
- 8 **García E (1983)** Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. México,
- 9 D.F. 252 p.
- 10 **Guzmán M R (1982)** El teocintle en Jalisco. Su distribución y ecología. Tesis Profesional. Escuela de
- 11 Agricultura. Universidad de Guadalajara. 88 p.
- 12 **Iltis H H, J F Doebley (1980)** Taxonomy of *Zea* (Gramineae). II. Subspecific categories in the *Zea*
- 13 *mays* complex and a generic sinopsis. *Amer. J. Bot.* 67:994-1004.
- 14 **Kato Y T A, C Mapes S, L M Mera O, J A Serratos H y R A Bye B (2009)** Origen y diversificación
- 15 del maíz. Una revisión analítica. UNAM-CONABIO. México, D.F. 116 p.
- 16 **Matsuoka Y, Y Vigouroux, M M Goodman, J J Sánchez G, E S Buckler, J Doebley (2002)**
- 17 A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proc. of*
- 18 *the Nat. Acad. of Sci.* 99:6080-6084.
- 19 **Miranda C S (2005)** El origen genético y geográfico del maíz (*Zea mays* L.) *En:* Muñoz O. A. (ed.).
- 20 Centli-Maíz. 2ª Edición. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Edo. de México. pp. 147-
- 21 159.
- 22 **Piperno D R, J E Moreno, J Iriarte, I Holst, M Lachniet, J Jones, A Renare, R.**
- 23 **Castanzo (2007)** Late Pleistocene and Holocene environmental history of the Iguala
- 24 Valley, Central Balsas watershed of México. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104:11874-11881.
- 25 **Pohl M E, K O Pope, J G Jones, J J Jacob, D R Piperno, S D France, D L Lenz, J A**
- 26 **Gifford, M E Danforth, J K Josserand (1996)** Early agriculture in the Maya
- 27 lowlands. *Latin Am. Antiquity* 7:355-372.
- 28 **Sánchez G, J J, J A Ruíz C (1995)** Distribución del teocintle en México. *En:* Serratos, J. A., M.
- 29 C. Wilcox y F. Castillo (eds.). Memoria del Foro Flujo genético entre maíz criollo, maíz

- 1 mejorado y teocintle: Implicaciones para el maíz transgénico. INIFAP-CIMMyT-CNBA.
2 21 al 25 de septiembre. El Batán, Edo. de México. pp. 20-42.
- 3 **Sánchez G J J, T A Kato Y, M Aguilar S, J M Hernández C, A López R, J A Ruíz C (1998)**
4 Distribución y caracterización del teocintle. Centro de Investigación Regional del Pacífico
5 Centro-Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agropecuarias Pecuarías
6 (INIFAP). Libro Técnico No. 2. Guadalajara, Jalisco. 149 p.
- 7 **SAS Institute Inc (1993)** SAS/STAT Software: Syntax Versión 6. First edition. Cary, N.C., U.S.A.
8 151 p.
- 9 **Sauer C O (1932)** The Road to Cibola. Ibero-Americana. Vol. 3. Berkeley, Cal. U.S. A. 58 p.
- 10 **Sluyter A, G Domínguez (2006)** Early maize (*Zea mays* L.) cultivation in México. Dating
11 sedimentary pollen records and its implications. Proc. Natl. Acad. Sci. 103:1147-1151.
- 12 **Smith J S C, M M Goodman, R N Lester (1981)** Variation within teosinte. I. Numerical
13 analysis of morphological data. Econ. Bot. 35:187-203.
- 14 **Smith, J. S. C., M. M. Goodman and C. W. Stuber (1984)** Variation within teosinte: III. Numerical
15 analysis of allozyme data. Econ. Bot. 38:97-113.
- 16 **Stansfield, W. D. (1977)** The Science of evolution. McMillan Publishing Co. Inc. New York,
17 U.S.A. 614 p.
- 18 **Wilkes H G (1967)** Teosinte: the closest relative of maize. Bussey Inst., Harvard University. U.S.A.
19 159 p.
- 20 **Wilkes H G (1995)** El teosinte en México. Panorama retrospectivo y análisis personal. *En:* Serratos,
21 J. A., M. C. Wilcox y F. Castillo G. (eds.). Memoria del foro flujo genético entre maíz
22 criollo, maíz mejorado y teocintle: Implicaciones para el maíz transgénico. INIFAP-
23 CIMMyT-CNBA. 21 al 25 de septiembre. El Batán, Edo. de México. pp. 11-19.
- 24 **Zizumbo V D, P C García M (2008)** El origen de la agricultura, la domesticación de plantas y el
25 establecimiento de corredores biológicos-culturales en Mesoamérica. Geografía Agrícola
26 41:85-113.