

**RECOPIACION, GENERACION, ACTUALIZACION Y ANALISIS DE
INFORMACION ACERCA DE LA DIVERSIDAD GENETICA DE MAICES Y SUS
PARIENTES SILVESTRES EN MEXICO**

**Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO)
Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara**

DIVERSIDAD DEL MAIZ Y TEOCINTLE¹

**Manuscrito preparado por:
José de Jesús Sánchez González²**

¹ Citar como: Sánchez G.J.J. 2011. Diversidad del Maíz y el Teocintle. Informe preparado para el proyecto: “Recopilación, generación, actualización y análisis de información acerca de la diversidad genética de maíces y sus parientes silvestres en México”. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Manuscrito.

² Documento revisado por Hugo Perales (ECOSUR) y Fernando Castillo (COLPOS).

PARTE I. ANTECEDENTES HISTÓRICOS.....	3
Taxonomía del género Zea	3
Patrones de movimiento de las razas de maíz.....	4
Clasificación racial del maíz.....	6
Variabilidad del maíz de México	8
Diversidad del Teocintle.	10
Valor de la diversidad del maíz y del teocintle.....	11
Uso potencial del teocintle en el mejoramiento del maíz	12
Diversidad genética.....	14
PARTE II. ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD DEL MAÍZ Y TEOCINTLE DE MÉXICO.....	15
Bases de datos, características y limitaciones.....	15
Análisis de los datos.....	16
Presentación de resultados.....	17
Interpretación de los resultados	18
Bases de datos morfológicos y agronómicos de las razas de maíz	20
Razas y Grupos raciales con base en los datos morfológicos, agronómicos y climáticos.....	38
Datos morfológicos de teocintle	40
Bases de datos genéticos	43
1. Datos de isoenzimas (NCSU)	43
Diversidad isoenzimática.....	49
Estructura genética	54
2. Datos de SSRs.....	56
Estructura Genética	64
3. Datos de nudos cromosómicos.....	66
PARTE III. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	76
REFERENCIAS	89

PARTE I. ANTECEDENTES HISTÓRICOS

Las plantas domesticadas han sido un factor importante en la economía de todas las culturas del mundo; han sido usadas como alimento, bebida, medicina, como materiales en la industria y en gran medida en aspectos religiosos y como estimulantes. El maíz tuvo un papel central en el origen y la difusión de la agricultura y en todas las civilizaciones indígenas de Mesoamérica. Las civilizaciones de Mesoamérica dependieron en gran medida del cultivo de maíz; la gran variedad de metates, comales, los instrumentos de cultivo y la cerámica han demostrado su importancia. Adicionalmente, las ceremonias religiosas, festivales seculares, historias y leyendas sobre el origen del maíz y los grupos humanos, y los cientos de usos del grano y otras partes de la planta ilustran su importancia en las culturas antiguas y actuales de México y del resto de Latinoamérica.

El maíz se cultiva desde las costas de casi todo el continente Americano hasta las tierras altas de alrededor de 4,000 msnm en los Andes; se siembra en las regiones secas con una precipitación media inferior a 400 mm y en regiones con precipitación superior a 4,000 mm. Hay una gran variedad de tipos de maíz: variedades con altura de planta de uno a cinco metros, con distintos grados de tolerancia a la sequía, al calor o a las heladas, con adaptación a las diferentes texturas de suelo, altitud, latitud. Todas las partes de la planta de maíz se utilizan: el grano en la alimentación humana (tortillas, tostadas, atole, tamales, ponteduro, totopos, pinole, pozole, arepas, bollos, chicha, mote, confite, kancha), los tallos para el jugo azucarado, tallos secos para cercas y como combustible, los olotes y las raíces como combustible, los hongos de la mazorca del maíz en alimentación (*Ustilago maydis*), las hojas del tallo y de la mazorca para envolver tamales, entre los usos más comunes. Es importante destacar que el maíz en la actualidad se consume en todo el mundo de diversas formas, como verdura, como elote, el grano seco en diferentes modalidades; sin embargo, en los países desarrollados el maíz es un componente importante de muchos alimentos, bebidas y productos industriales. Se ha calculado que en los supermercados modernos, cerca de 2,500 productos contienen maíz en alguna forma (Perales, 2009).

Taxonomía del género *Zea*

El maíz (*Zea mays* L.) y sus parientes más cercanos, los teocintles (*Zea* spp.), son miembros de la tribu Maydeae, de la Subtribu Tripsacinae y de la familia Poaceae. El número cromosómico es $2n = 20$ para el maíz y todas las especies anuales de teocintle; existen dos especies perennes de teocintle, una diploide y una tetraploide. La taxonomía del género *Zea*, fue propuesta por Wilkes (1967), quien describió cuatro razas de teocintle para México (Nobogame, Mesa Central, Chalco y Balsas) y dos para Guatemala (Guatemala y Huehuetenango). Con base en los trabajos de Doebley e Iltis (1980) y Doebley (1990) el género *Zea* se divide en dos secciones: (i) la sección *Luxuriantes* incluye *Zea perennis* (Hitch.) Reeves & Mangelsdorf, 1942; *Zea diploperennis* Iltis, Doebley & Guzmán, 1979; *Zea luxurians* (Durieu & Ascherson) Bird, 1978; y *Zea nicaraguensis* Iltis & Benz, 2000. (ii) la sección *Zea* incluye *Zea mays* L., 1753; dividida en: *Zea mays* ssp. *mexicana* (Schrader) Iltis, 1972 para las razas Chalco, Mesa Central y Nobogame; *Zea mays* ssp. *parviglumis* Iltis & Doebley, 1980, que incluye a la raza de teocintle Balsas; *Zea mays* ssp.

huehuetenangensis (Iltis & Doebley) Doebley, 1990 para la raza de teocintle Huehuetenango y *Zea mays* L. ssp. *mays* para el maíz cultivado.

Patrones de movimiento de las razas de maíz.

Es aceptado en la actualidad que el maíz se domesticó en México hace cerca de 10,000 años a partir de una especie de teocintle (*Zea mays* ssp. *parviglumis*) y se difundió a través de las Américas (Doebley, 2004; Vigoroux et al., 2008); después de su difusión, este cereal ha sido una fuente muy importante de calorías en Asia y África. Aún cuando se ha avanzado de manera extraordinaria en entender las interrelaciones y semejanzas entre las razas de maíz, es difícil establecer las épocas y la dirección de la difusión que causó las similitudes y diferencias que existen en la actualidad. A pesar de que Mesoamérica ha sido considerada como un área cultural importante, Weaver (1981) afirmó que sus límites no funcionaron como barreras culturales y que se mantuvieron relaciones de varios tipos con las áreas vecinas. El movimiento de maíz antes de la conquista ha sido estudiado por varios investigadores dando lugar a diversas propuestas.

Carter (1945), basado en un extenso trabajo de campo, colecciones de plantas, estudios climáticos y materiales arqueológicos, postuló dos movimientos de la agricultura a través de una ruta. La ruta del Occidente de México partió desde la sabana tropical en Sinaloa, a Sonora y finalmente arribó al desierto del sur de Arizona, con cultivos adaptados al calor y a la sequía. Parece haber existido una ruta similar a través de las áreas con verano lluvioso y clima subtropical de la Sierra Madre Occidental de México, caracterizada por cultivos adaptados a las condiciones de las tierras altas. Dado que los restos arqueológicos y los tipos de maíz del noroeste de México se encuentran en el suroeste de Estados Unidos, Mangelsdorf y Lister (1956) postularon la existencia de vínculos culturales entre estas dos regiones y que la ruta para el movimiento de dichos elementos fue el altiplano del noroeste de México vía la Sierra Madre Occidental, con su serie de cañones norte-sur.

Por su parte Galinat y asociados (Galinat y Gunnerson 1963; Galinat y Campbell 1967; Galinat, Reinhart y Frisbie 1970; Galinat 1985; y Upham, MacNeish, Galinat y Stevenson, 1987) han investigado el origen y la difusión de Maíz de Ocho, uno de los maíces considerados más importantes en el origen de varias razas en México y lo que hoy son los EUA (Northern Flints, Northern Flour Corns y Harinoso de Ocho). Basado en gran medida de la evidencia arqueológica, Galinat ha concluido que tanto en México como en el suroeste de los Estados Unidos se sembraba la misma raza indígena antigua, Chapalote, la cual sufrió un cambio evolutivo lento por varios miles de años. La introgresión del Harinoso de Ocho le confirió al Chapalote beneficios adicionales como mayor rendimiento, menor dureza del grano y una mayor capacidad de adaptación; el movimiento del maíz fuera del noroeste de México y del suroeste de los Estados Unidos ocurrió a lo largo de múltiples vías. Galinat concluyó que la dirección de la difusión del Maíz Ocho en América del Norte fue del suroeste al noreste; al parecer, el Maíz de Ocho llegó a Nueva Inglaterra alrededor del año 1400 de nuestra era. La hipótesis de Galinat parece ser congruente con los análisis de isoenzimas de Doebley *et al.* (1986, 1988). Con el descubrimiento de las razas Apachito, Azul, Gordo y la presencia de Cristalino de Chihuahua en Durango y Chihuahua y la presencia de Olotón y Mushito en Oaxaca y Michoacán, respectivamente, Hernández y Alanís (1970) llegaron a la conclusión de que existían dos vías de dispersión del centro de México al suroeste de los Estados Unidos. Una de las vías fue a lo largo de la costa del Pacífico a través de Jalisco, Nayarit, Sinaloa y Sonora. La otra es a través de la parte este de la

Sierra Madre Occidental (Jalisco, Zacatecas, Durango y Chihuahua). Según Hernández y Alanís, estas vías puede explicar la presencia de un complejo de razas de maíz relacionadas con Olotón y Serrano de Chiapas y Guatemala en el suroeste de los Estados Unidos.

Con base en datos de morfología cromosómica (Kato 1984, 1988, 2005; Benz, 1999) y análisis de la interacción genotipo-ambiente de datos morfológicos (Sanchez y Goodman, 1992) se han propuesto las posibles rutas de dispersión de las razas de maíz de México a lo largo de la costa del Pacífico y de la costa del Golfo de México. De acuerdo a los trabajos de Kato (Kato 1984, 1988, 2005; Kato et al., 2009) y Sanchez y Goodman (1992), los complejos raciales que involucran a las razas Pepitilla, Zapalote Chico, Bolita y algunas del Grupo Cónico migraron al occidente y a lo largo de la costa del pacífico al norte y al sur. Hacia el sur, este germoplasma ha influido en las razas de América Central y las costas del Caribe de Colombia y Venezuela (Vigoroux *et al.*, 2008). El movimiento de las razas de maíz del sur de México al norte y al suroeste de los Estados Unidos ocurrió través de la costa del Golfo e involucró a la raza Tuxpeño; en la región norte en los estados de Coahuila, Nuevo León y Chihuahua las razas involucradas en este patrón de difusión son Ratón y Tuxpeño Norteño.

Por otra parte, Kato (1988) indica que un complejo racial de las tierras altas de Guatemala se dispersó de esa área a la región de Oaxaca y Chiapas en México. Morfológicamente, las razas de elevaciones altas y medias del sur de México y Guatemala (Coscomatepec, Tehua, Comitico, Motozinteco, Olotón, Nal-Tel de Altura, Serrano, Quicheño y Negro de Chimaltenango) son muy similares a razas de las tierras altas de Colombia y Ecuador (Sabanero, Montaña, Amagaceño, Pollo, Guirua).

Finalmente, las razas del centro de México, (Grupo Cónico) parecen estar relacionadas con el grupo de maíces palomeros de las partes altas de Guatemala y de la zona Andina; las relaciones entre Palomero Toluqueño y Palomero de Chihuahua con los tipos palomeros América del Sur (Confite Puntiagudo de Perú, Imbricado de Guatemala y Colombia, Canguil de Ecuador y Pisankalla de Bolivia) han sido señalados por varios investigadores (McClintock, 1960; Bretting y Goodman, 1989; Goodman y Bird, 1977; Bird, 1980, 1984, 1989; Sánchez *et al.*, 2006). Bird (1989) indicó que el maíz palomero de la zona de Huánuco, Perú fue introducido a través del comercio durante el siglo 20.

Con base en un análisis de microsatélites de más de 300 razas del continente Americano Matsuoka *et al.* (2002) y Vigoroux *et al.* (2008) confirmaron la mayor parte de las rutas de dispersión antes descritas; sugieren que antes de la conquista, el maíz se difundió en una ruta del occidente de México hacia el suroeste de los Estados Unidos y de ahí hacia el este de los Estados Unidos y Canadá. Una segunda ruta de dispersión es de las partes altas del centro de México hacia Guatemala, las tierras bajas de Sudamérica y El Caribe para llegar finalmente a la región Andina. Con base en análisis filogenéticos, sugieren movimientos posteriores a la conquista desde los Estados Unidos a Sudamérica, especialmente a Chile, Argentina y Brasil.

Merrill et al. (2009) indicaron que las rutas más probables para el movimiento del maíz de Mesoamérica al suroeste de los EUA fueron a través de la Costa del Pacífico y los lados este y oeste de la Sierra Madre Occidental, sin embargo ante la ausencia de datos suficientes es muy difícil identificar los puntos de origen de las rutas de dispersión. Estos autores difieren de la hipótesis ampliamente aceptada de que el maíz fue introducido al suroeste de los EUA por

migrantes de Mesoamérica; la propuesta alternativa, basada en aspectos lingüísticos, arqueológicos y climáticos indica que alrededor de 6900 A.C., cuando las condiciones climáticas del suroeste de los EUA se volvieron más secas varios grupos migraron al sur hasta llegar al área donde actualmente habitan los grupos Cora y Huichol. Con el mejoramiento de las condiciones climáticas, los grupos que ya habían adquirido el maíz en varias partes de Mesoamérica, migraron al norte y arribaron al suroeste de los EUA aproximadamente en 2100 A.C.

Clasificación racial del maíz.

Al inicio del siglo 20, muy poco se había investigado en relación a la diversidad de las variedades de maíz en el ámbito mundial. Uno de los problemas que se han señalado para lograr una clasificación natural aceptable es el tipo de variación que existe en las poblaciones; cuando el tipo de variación es discreta, es decir, que existe una separación clara de las variedades con base en aspectos morfológicos y genéticos, el problema de la clasificación se simplifica. En el caso de maíz, la variación entre variedades y razas es continua, es decir, no existe una línea divisoria clara entre ellas. Entre otras cosas, la enorme diversidad de climas en los que se cultiva el maíz, los sistemas de producción, la selección humana e intercambio de semillas, la multitud de usos y el sistema de reproducción que depende de la fecundación cruzada, han creado la diversidad que se conoce en la actualidad, la cual ofrece un gran número de dificultades para la clasificación.

A finales del siglo 19, Sturtevant (1880, 1899) propuso una clasificación del maíz en seis grupos basado principalmente en la composición del endospermo: *Zea indentata* Sturt. (Dentado), *Zea everta* Sturt. (Palomero), *Zea indurata* Sturt. (Cristalino), *Zea saccharata* Sturt. (Dulce), *Zea tunicata* Sturt. (Tunicado), *Zea amylacea* Sturt. (Harinoso). Con la acumulación de información en citología, genética y antropología durante la primera mitad del siglo 20, Anderson y Cutler (1942) reconocieron formalmente que la clasificación de Sturtevant era sencilla y útil con fines comerciales pero demasiado artificial dado que los caracteres de grano usados en dicha clasificación dependen de genes simples. Estos investigadores señalaron que una clasificación más natural puede ser difícil de lograr, puede ser incompleta y parcialmente subjetiva; en contraparte, una clasificación natural tendrá un gran valor dado que puede dar mayor confianza en el entendimiento de las relaciones y origen de los organismos en estudio. Para Anderson y Cutler (1942), el problema del reconocimiento de las razas de maíz es comparable a la de las razas humanas, por lo que propusieron la agrupación de *Zea mays* L. en razas y sub-razas. Anderson y Cutler (1942) definieron la palabra "raza" como **"un grupo de individuos con suficientes características en común para permitir su reconocimiento como un grupo". Desde el punto de vista genético, la raza es "un grupo de individuos con un número significativo de genes en común, las razas principales con un menor número en común que las sub-razas"**.

Uno de los puntos importantes discutidos por Anderson y Cutler (1942) se relaciona con los caracteres que pueden ser utilizados como criterios para el reconocimiento, la descripción y clasificación de las razas de maíz. Con base en el estudio y la observación de las variedades de maíz en diferentes ambientes de los Estados Unidos y el Caribe, identificaron a los caracteres más afectados por los cambios ambientales (por ejemplo, número de hijos y número de nudos), y aquellos lo suficientemente estables para ser considerados como criterios de clasificación (número de ramas de la espiga, tamaño de espiguillas masculinas, el número de hojas de la mazorca, el número de hileras, etc.). Los caracteres sugeridos por Anderson y Cutler han sido la base para la clasificación racial desde entonces. Goodman y Paterniani (1969) indicaron que de

ser posible, los caracteres apropiados para estudios de taxonomía numérica deben ser aquellos menos afectados por los cambios ambientales. De acuerdo a dichos investigadores, los efectos del ambiente se pueden minimizar de la siguiente manera: (1) sembrar el material experimental en varios ambientes y usar las medias de las razas a través de los ambientes, (2) sembrar los materiales de interés en diferentes ambientes y utilizar sus respuestas (efectos de interacción genotipo-ambiente) para estimar las similitudes entre razas, y (3) calcular la similitud entre las razas usando los caracteres con los menores efectos ambientales e interacciones genotipo-ambiente, relativos a las diferencias entre razas. De acuerdo a Goodman y Paterniani (1969), los caracteres más apropiados con fines de clasificación racial son aquellos con valores altos de la relación:

$$r = [V_c / (V_a + V_{ca})],$$

Donde V_c y V_a son los estimadores de los componentes de varianza debidos a diferencias entre colecciones y ambientes respectivamente, y V_{ca} es el componente de varianza debido a la interacción ambientes por colecciones. Valores bajos de la relación "r" indicarán que las diferencias entre colecciones en diferentes ambientes, serán debidas predominantemente a efectos ambientales e interacciones, más que a diferencias reales entre dichas colecciones. Sánchez et al. (1993) describieron las metodologías para cuantificar los efectos ambientales en la expresión fenotípica de caracteres cuantitativos y para la identificación de grupos de caracteres altamente correlacionados; adicionalmente definieron los criterios básicos para elegir caracteres apropiados en clasificaciones raciales.

A finales de la década de 1960 se iniciaron una serie de esfuerzos para desarrollar un sistema de clasificación y para establecer las relaciones entre las razas de maíz de América Latina mediante el uso de técnicas numéricas. En una serie de publicaciones, Goodman y colaboradores propusieron diferentes técnicas de análisis multivariado y derivaron varias alternativas como parte de un sistema de clasificación racial (Goodman, 1967, 1968, 1972, 1973; Goodman y Paterniani 1969; Goodman y Bird, 1977; Bird y Goodman 1977; Cervantes *et al.* 1978). Usando las formas de análisis definidas por Goodman y colaboradores, Ron (1977) utilizó los efectos de las radiaciones de Cobalto 60, Sánchez (1983) utilizó la interacción genotipo-ambiente y los parámetros de estabilidad, mientras que Hernández (1986) caracterizó las razas mexicanas basado en caracteres químicos del grano. Recientemente Figueroa y colaboradores (Mauricio et al., 2004; Figueroa et al., 2005; Narváez et al., 2007) han usado caracteres físicos del grano (dureza, gravedad específica, tamaño, peso de mil granos) y su relación con la calidad de la tortilla así como aspectos micro-estructurales (tamaño del gránulo de almidón, grado de compactación, grosor del pericarpio, morfología del gránulo, tamaño del gránulo en endospermo suave, porcentaje de endospermo suave y duro) en clasificación racial y especialmente la relación de esos caracteres con el uso final y la calidad del grano. Los resultados encontrados muestran una gran similitud, especialmente para las razas de Sudamérica, con el agrupamiento agronómico de razas latinoamericanas efectuado por Goodman y Bird (1977).

Como parte de estudios iniciados en la década de 1950 por Bárbara McClintock (McClintock, 1960, 1978; McClintock *et al.* 1981; Kato, 1975, 1984, 1988, 2005; Kato et al., 2009), se ha reportado una gran cantidad de información sobre la constitución cromosómica y la distribución geográfica de complejos de nudos cromosómicos. Entre estos estudios, los de McClintock *et al.* (1981), son de particular importancia ya que han proporcionado información muy valiosa

relacionada con el proceso de clasificación (Bretting y Goodman, 1989), centros de origen, introgresión y las rutas de migración de las razas de maíz del Nuevo Mundo (Kato, 1984, 1988, 2005; Kato et al., 2009; Hanson 1984). En la década de 1970 se inició un estudio similar para investigar las relaciones entre las razas de maíz en las Américas mediante técnicas bioquímicas basadas en la variación de isoenzimas. El estudio, realizado en la Universidad Estatal de Carolina del Norte por Goodman, Stuber y diversos colaboradores, ha informado de la variación de isoenzimas en casi todas las razas de América del Norte, América Central, el Caribe y América del Sur (Stuber *et al.* 1977; Goodman y Stuber, 1983; Doebley, Goodman y Stuber, 1983, 1984, 1985, 1986, 1987; Bretting, Goodman y Stuber, 1987; Doebley *et al.* 1988; Sánchez *et al.*, 2000 a y b, 2006, 2007).

Variabilidad del maíz de México

La variabilidad del maíz de México ha sido objeto de varios estudios que han descrito las razas y las relaciones raciales a lo largo de casi un siglo. El primer estudio que documentó con gran detalle el maíz de México fue el de Chávez (1913) quien describió 56 variedades con base en caracteres del grano, olote, mazorca y el período de crecimiento vegetativo. Muchas de las variedades corresponden a las razas descritas recientemente y que se siembran en la actualidad.

Como parte del esfuerzo de recolectar germoplasma de los diferentes cultivos a nivel mundial, Nikolai I. Vavilov y colaboradores describieron el maíz de México a finales de la década de 1920. Kuleshov (1929, 1930) divide el maíz mexicano en tres tipos:

- (1). Centro de México: este tipo es endémico de los Valles Altos Centrales de México, con vainas de las hojas muy pubescentes, con presencia de antocianinas, hojas caídas, número reducido de ramas de la espiga, raíces superficiales (que puede conducir a un acame severo) y al parecer con cierto grado de resistencia al frío y a la sequía.
- (2). Dentados. Plantas con 18 a 25 hojas, con o sin amacollar, distribuidos en las tierras bajas y elevaciones intermedias.
- (3). Tipo de hojas largas y angostas. Variedades distribuidas en el sur de México, plantas con 18 a 35 hojas, con o sin amacollar, hojas caídas, largas y angostas con la presencia de antocianinas, con la coloración más intensa en Chiapas, y las hojas que cubren la mazorca son muy fuertes.

Con respecto al tipo de endospermo, Kuleshov menciona que el maíz del centro de México tiene una variación excepcional que no se encuentra en ningún otro lugar del mundo. Vavilov y Kuleshov (Kuleshov 1929, 1930, 1933; Vavilov 1931) quedaron claramente impresionados por la gran diversidad de tipos de maíz en México y Guatemala. Vavilov (1931) escribió:

América Central, incluyendo la parte sur de México, es de enorme interés, especialmente, como el centro de origen del maíz. Las investigaciones en México y Guatemala han revelado un potencial de tipos varietales muy grande, en particular en la zona montañosa del sur de México. Indudablemente aquí, además de la excepcional diversidad morfológica de las variedades de maíz, que no se conoce en ningún otro país del mundo, está concentrada la diversidad de tipos fisiológicos y ecológicos que hasta ahora han sido insuficientemente usados en el mejoramiento genético.

Más de una década después de los estudios de Vavilov y colaboradores, Edgar Anderson inició una serie de estudios que representan una de las contribuciones más significativas para

clasificación del maíz de México. De 1942 a 1946 Anderson y sus colaboradores estudiaron el maíz de México (Anderson y Cutler 1942; Anderson, 1944a, b, 1946; Kelly y Anderson 1943); como resultado de sus estudios, clasificaron de forma preliminar el maíz en México y describieron los caracteres morfológicos, genéticos y fisiológicos de mayor utilidad en la delimitación y clasificación racial. Anderson en su estudio del maíz de México publicado en 1946 escribió:

México, más que cualquier otro país del Nuevo Mundo es la tierra del maíz. Este es el motivo de vida de la mayoría de los habitantes tanto directa como indirectamente. En la actualidad, como en tiempos prehistóricos, la situación del cultivo del maíz es el tema más común de conversación en la República. El maíz está tan identificado con México que el estudio de las variedades que se siembran ahí podría ser de utilidad a historiadores, geógrafos, antropólogos, así como agrónomos y genetistas. Para los investigadores que estudian el maíz en los Estados Unidos, las variedades de maíz de México tienen un significado especial. Casi todo el maíz que se cultiva aquí tiene su origen, a través de rutas muy complejas, de variedades que alguna vez se sembraron en México. Algunos de los problemas del mejoramiento genético comercial del maíz en los Estados Unidos y algunos de nuestros problemas en aspectos arqueológicos no serán resueltos hasta que logremos un mejor entendimiento del maíz de México (Anderson, 1946: 147).

En la publicación citada anteriormente, Anderson describe varias de las razas reconocidas actualmente y menciona varios tipos adicionales. Algunas de las razas descritas fueron: Maíz Reventador, Mexican Pyramidal (Palomero Toluqueño, Cónico, Chalqueño, Elotes Cónicos y Cacahuacintle de elevaciones altas y Pepitilla de elevaciones bajas), Amarillo de Montaña (Complejo Serrano de Jalisco de Wellhausen *et al.* 1951; Serrano Tapalpa de Benz, 1986), Variedades Eloterías (Elotes Occidentales de Wellhausen *et al.* 1951), Maíz Dulce, Chapalote, Mazorca Delgada (Tabloncillo, Tabloncillo Perla), Tampiqueño y Coamilero (Tuxpeño), Grano Grande Guatemalteco (Olotón).

La primera clasificación natural que incluyó al maíz mexicano en su conjunto se inició en 1943, como parte de la necesidad de obtener material genético para su utilización en un programa de mejoramiento genético. Con base en la recolección sistemática en todas las regiones de México y su caracterización detallada, Wellhausen *et al.* (1951) publicaron sus resultados en “**Razas de Maíz en México**”, en donde se describen e ilustran 25 razas, tres sub-razas y se mencionan siete tipos poco conocidos al momento de la publicación.

A partir de 1967 se llevaron a cabo exploraciones que dieron lugar al reconocimiento de nuevos tipos de maíz en varias zonas geográficas en México. Como resultado de estas exploraciones, Hernández y Alanís (1970) describieron cinco nuevas razas de La Sierra Madre Occidental del noroeste de México: Apachito, Azul, Gordo, Bofo y Tablilla de Ocho.

Las descripciones más reciente de nuevas razas de maíz mexicano son los de Ortega (1985), Benz (1986) y Sánchez (1989). Ortega inició sus estudios de maíz de México en 1977 con la finalidad de revisar y actualizar los resultados del libro **Razas de Maíz en México**; como resultado de sus investigaciones Ortega (1985) describió cinco razas: Ratón, Tuxpeño Norteño, Onaveño, Cristalino de Chihuahua y Palomero de Chihuahua. Por su parte, Benz (1986) describió cinco nuevas razas: Chatino Maizón, Mixeño, Choapaneco, Mixteco, Serrano Mixe. Sánchez (1989),

basado en la caracterización morfológica de 166 colectas típicas en nueve ambientes diferentes, describió las razas “no bien definidas” de Wellhausen *et al.* (1951) Zamorano Amarillo, Mushito, Blando de Sonora y Dulcillo del Noroeste y tres nuevos tipos: Motozinteco, Coscomatepec y Elotero de Sinaloa; adicionalmente, se listaron colecciones típicas para las razas Cristalino de Chihuahua, Palomero de Chihuahua, Elotes Cónicos, Nal-Tel de Altura (Serrano Mixe), Maíz Ancho, Conejo, Onaveño, Ratón, Tuxpeño Norteño, Dzit-Bacal, Complejo Serrano de Jalisco y Olotón.

Por su parte, las clasificaciones más completas de las razas de maíz de México realizadas hasta fecha son las de Sánchez y Goodman (1992), Sánchez *et al.* (2000b) y Ruiz *et al.* (2008), quienes consideran 59 razas ordenadas en cuatro grupos y algunos subgrupos de acuerdo a la similitud de sus características morfológicas, isoenzimáticas y climáticas del sitio de colecta. Los resultados de las investigaciones para elaborar dichas clasificaciones, apoyan firmemente las relaciones propuestas por Wellhausen *et al.* (1951), Hernández y Alanís (1970) y Cervantes *et al.* (1978). Asimismo, la clasificación de Sánchez *et al.* (2000b) permite aclarar la situación de los grupos raciales que antes eran incompletos o confusos.

Diversidad del Teocintle.

Los parientes silvestres del maíz conocidos colectivamente como **teocintle**, están representados por especies anuales y por especies perennes diploides y tetraploides. La distribución del teocintle se encuentra restringida a áreas tropicales y subtropicales de México, Guatemala, Honduras y Nicaragua mayormente como poblaciones aisladas de tamaños variables ocupando superficies de una hectárea hasta varios kilómetros cuadrados. En los últimos 25 años se han logrado grandes avances en la conservación *ex situ* y en el conocimiento de la distribución natural del teocintle en México (Sánchez, 2008). Durante gran parte del siglo 20, los trabajos de Collins fueron la referencia más completa acerca de la distribución del teocintle en México (Collins, 1921; Collins, Kempton y Stadelman, 1937); sin embargo, en la década de 1960 se publicó un trabajo muy completo por Wilkes (1967) que incluyó aspectos de etnobotánica, distribución geográfica, citología, fisiología y algunos aspectos morfológicos del teocintle de México y Guatemala.

Con base en diversos estudios de variación isoenzimática y ADN, Doebley (1990) y Wilkes (2004) presentan la taxonomía del género *Zea* comparando las proposiciones de Wilkes (1967) y Doebley e Iltis (1980). Doebley define a la raza Huehuetenango como una subespecie independiente y no como una variante de *ssp. parviglumis*. Un aspecto que se enfatiza en los estudios de Doebley es la gran variación de *ssp. parviglumis* (Balsas) indicando que si *ssp. mexicana* se divide en las razas Chalco, Mesa Central y Nobogame, *ssp. parviglumis* debería dividirse en las razas Jalisco, sureste de Guerrero y Balsas Central. Posterior al trabajo de Wilkes (1967), el trabajo más reciente de descripción detallada de la morfología, citología y distribución geográfica es el de Sánchez *et al.* (1998). Por su parte Fukunaga *et al.* (2005) y Buckler *et al.* (2006) analizaron aspectos de estructura genética y filogeografía con base en microsatélites e isoenzimas respectivamente.

En general los estudios citados anteriormente muestran una separación de los teocintles anuales mexicanos en grupos claramente distinguibles, lo cual está más acorde con la clasificación racial de Wilkes (1967) que con la taxonomía del género *Zea* propuesta por Doebley e Iltis (1980)

basada en especies y subespecies. Los teocintles perennes y guatemaltecos también tienden a distinguirse en cuatro entidades claramente diferenciables: *Z. perennis*, *Z. diploperennis*, *Z. luxurians* y el teocintle de Huehuetenango.

Valor de la diversidad del maíz y del teocintle

En la actualidad, la superficie sembrada con maíz en México es de alrededor 8 millones de hectáreas, con una producción total de 23 millones de toneladas. El consumo medio per cápita como alimento es de aproximadamente 128 kg / año, la más alta de las Américas. Todas las partes de la planta de maíz se usan de alguna forma, el Museo Nacional de Culturas Populares publicó un libro sobre recetas, que incluye 605 formas diferentes de cocinar el maíz (Museo Nacional de Culturas Populares, 1984).

La mayoría de las razas conocidas de maíz de México fueron caracterizadas respecto a los componentes químicos del grano por Hernández (1986). Los resultados de ese estudio indican que existe gran variabilidad entre las razas para todos los parámetros estudiados (Triptofano, lisina, proteínas, almidón, aceite y el contenido de azúcar). Los resultados de Hernández (1986) se usaron para calcular promedios de varios grupos de razas con base en su uso, los datos se presentan en el Cuadro 1. Entre otras conclusiones, las razas comerciales, las más importantes desde el punto de vista económico, tuvieron una calidad nutricional inferior (Tuxpeño, Vandeño, Celaya y Chalqueño). Sin embargo, las razas de usos especiales como Maíz Dulce y Dulcillo del Noroeste presentaron los valores más altos para todos los parámetros de calidad, algunos de ellos con una calidad muy cerca de variedades opaco-2 (Quality Protein Maize).

Además de los compuestos químicos relacionados con la calidad del grano, en los últimos años se han investigado los compuestos relacionados con los colores de grano. Por ejemplo en el maíz azul de los valles altos centrales, la capa de aleurona contiene pigmentos de antocianina que le dan el color; las antocianinas poseen propiedades químicas relacionadas con la reducción del colesterol y triglicéridos del torrente sanguíneo por lo que reducen las afecciones cardíacas. Las antocianinas del maíz también pueden ser la base en la elaboración de colorantes naturales de vinos, mermeladas y jugos de fruta (Arellano et al., 2003).

Cuadro 1. Componentes químicos del grano de grupos de razas Mexicanas de maíz (J.M. Hernández C., 1986).

Uso	# de Razas	Proteína	Lisina	Aceite	Azucares	Almidón
Tortillas	5	10.87	0.334	5.83	2.25	63.5
Elotes y tamales	8	9.85	0.343	5.48	2.10	63.4
Maíz dulce	2	11.56	0.477	7.26	4.07	39.4
Pozole	2	10.05	0.347	5.22	2.06	64.3
Palomeros	4	11.99	0.291	5.62	1.86	60.2
Razas comerciales	6	10.65	0.312	4.88	1.91	62.5
US comercial		10.82	0.297	4.80	2.00	71.5

Por su parte, Flint-García y Bodnar (2009) evaluaron características químicas del grano de maíz y teocintle y encontraron que el teocintle tiene semillas más pequeñas que el maíz pero el doble en contenido de proteínas; el teocintle mostró porcentajes mayores de alfa zeína y muchas proteínas nuevas en relación al maíz. Este tipo de resultados habían sido reportados por Melhus y Chamberlain (1953) para teocintles de Guatemala y Chalco. El resumen de resultados presentados por Flint-García y Bodnar (2009) se presenta en el Cuadro 2.

Cuadro 2. Composición y características del grano de teocintle, razas de maíz y líneas puras (Flint-García y Bodnar, 2009).

Grupo	No	Humedad	Proteína	Aceite	Fibra	Cenizas	Carbohidratos	Peso de semilla	% Endospermo
Teocintle	11	10.52	28.71	5.61	0.91	2.24	52.92	0.03	90.18
Razas de Maíz	27	10.77	12.13	4.40	1.75	1.55	71.16	0.28	90.13
Líneas	17	11.00	11.11	4.12	1.8	1.40	72.37	0.26	91.85

Figuroa y colaboradores (Figuroa et al., 2005; Narvaez et al., 2007) han estudiado la relación entre las diferentes características del grano y las propiedades funcionales de razas de maíz de América Latina, y su posible uso de acuerdo con la zona geográfica. Tomando como base seis tipos potenciales de uso (tortillas, palomitas, botanas, harinas, pozoles y atoles), las razas de maíz de México tienen la mayor variación actual y potencial de usos respecto al resto de razas de América Latina.

Uso potencial del teocintle en el mejoramiento del maíz

El uso potencial del teocintle en el mejoramiento del maíz se ha evaluado desde la década de 1950; varios investigadores concluyeron que el teocintle puede ser un germoplasma valioso para el mejoramiento del maíz, ofreciendo cierta resistencia a aspectos tales como las enfermedades y otros factores adversos. Adicionalmente, se ha comprobado que el germoplasma de teocintle puede ser transferido al maíz y persiste en las generaciones avanzadas de retrocruzamiento (Rincón, 2001; Kato y Sánchez, 2002).

Reeves (1950) incorporó germoplasma de dos variedades de teocintle (Guatemala y Nobogame) a cuatro líneas Texanas de maíz; la evaluación de las líneas recobradas se hizo con base en tolerancia al calor y aptitud combinatoria para rendimiento. La transferencia de germoplasma de teocintle incrementó la tolerancia al calor y a la sequía pero no cambió significativamente su aptitud de rendimiento en las combinaciones híbridas estudiadas. Los mejores rendimientos se obtuvieron con el uso del teocintle tipo Guatemala (*Zea luxurians*); algunas de las líneas dieron lugar a híbridos con caracteres no deseables y otras con mejores características que las líneas originales. Sehgal (1963) estudió los efectos heteróticos de germoplasma de teocintle en maíz concluyendo que en condición heterocigótica, los efectos heteróticos del germoplasma de teocintle se expresan principalmente en incremento en rendimiento, altura de planta, longitud de la rama central de la espiga y mayor precocidad; ciertos segmentos tienen efectos negativos cuando están en condición homocigótica. Cohen y Galinat (1984) y Casas et al. (2001, 2003) estudiaron los efectos de germoplasma de teocintle en caracteres cuantitativos de líneas de maíz;

en ambos casos se encontraron diferencias significativas en rendimiento de grano, heterosis y valores más altos de aptitud combinatoria. Magoja y Pischedda (1994) usaron *Zea perennis* y *Zea diploperennis* como fuentes de genes silvestres con el fin de incrementar la variabilidad genética y heterosis en diversas fuentes de maíz en Argentina. En base al método de retrocruzamiento y selección de plantas deseables en cada etapa de recuperación, estos autores indican que la variabilidad generada por el uso de teocintle perenne tetraploide es muy grande y que en la segunda retrocruza fue posible recobrar la mayor parte de los caracteres de importancia agronómica del maíz.

Mangelsdorf (1958, 1985) encontró que en materiales modificados por germoplasma de teocintle anual han aparecido mutaciones espontáneas en frecuencias mayores que las producidas por dosis masivas de rayos X; algunas han sido estables y otras inestables; De acuerdo a este autor, los efectos mutagénicos de teocintle pueden ser debidos a que los cromosomas de teocintle no son completamente homólogos a los de maíz y que debido a esto pueden ocurrir pequeñas deficiencias y duplicaciones no detectables citológicamente; así mismo, se sugiere que elementos móviles como los reportados por McClintock y otros pueden estar involucrados. Burak y Magoja (1990) encontraron resultados similares a los referidos anteriormente al usar *Zea perennis* como fuente de germoplasma de teocintle; aún cuando se desconocen los mecanismos que generan las mutaciones, la introgresión de *Zea perennis* en maíz condiciona alta variabilidad que se expresa modificando tanto caracteres cuantitativos como de herencia simple.

Con referencia a resistencia a enfermedades, destacan los trabajos de Nault y colaboradores sobre chicharritas (*Dalbulus* spp.) y su relación con la transmisión de virus al maíz y al teocintle (Nault y Findley, 1981; Nault et al., 1982; Findley et al., 1983; Nault, 1983, 1993). Como resultado de sus observaciones estos investigadores indican que los teocintles anuales fueron susceptibles a los virus que atacan al maíz, mientras que los teocintles perennes presentaron resistencia a la mayoría de los virus estudiados. Eubanks y colaboradores han estudiado la resistencia de *Tripsacum dactyloides* y *Zea diploperennis* a plagas insectiles que atacan la raíz. Con base en bioensayos y trabajos de campo han encontrado que la cruce entre las dos especies referidas es resistente al daño de insectos rizófagos; la mayor parte de dichos trabajos han sido publicados en Maize Genetics Cooperation Newsletter (MNL 67: 39-41; 73: 29-30; 74: 27-32).

Wang et al. (2008) incorporaron germoplasma de *Zea mays* ssp. *mexicana*, a la línea élite Ye515 de China. Después de dos retrocruzas y cuatro ciclos de autofecundación se obtuvieron líneas recobradas las cuales mostraron gran variación con respecto a caracteres de mazorca, resistencia a diversas enfermedades y composición química del grano. Los contenidos de proteína y algunos aminoácidos esenciales se incrementaron, por lo que concluyeron que la introgresión de *Z. mays* ssp. *mexicana* en maíz puede ayudar a producir líneas con mejor valor agronómico y mejor calidad nutricional.

Las inundaciones durante las diferentes etapas de desarrollo de los cultivos es un problema que reduce significativamente los rendimientos en diferentes regiones del mundo. En varias partes de Asia, las lluvias torrenciales de fines de primavera e inicios del verano son un peligro potencial para el cultivo del maíz, el cual se encuentra en sus primeras etapas de desarrollo. Por varios años Mano y colaboradores han buscado germoplasma cultivado con resistencia genética al problema de las inundaciones; sin embargo, hasta la fecha no han identificado germoplasma útil. El uso de germoplasma de teocintle ha probado ser la única opción para conferir resistencia al maíz al

exceso de humedad. La formación de raíces adventicias que auxilian a la planta a obtener oxígeno directamente del aire y la formación de arénquima en las raíces parecen ser los aspectos de mayor importancia en la adaptación a las condiciones de exceso de humedad (Mano y Omori, 2007). Con base en experimentos de campo y el uso de marcadores moleculares, se han identificado fuentes de germoplasma prometedoras entre las que destacan *Zea mays* ssp. *huehuetenangensis* (Mano et al., 2005) y *Zea nicaraguensis* (Mano et al., 2009).

Diversidad genética

La diversidad genética dentro de las especies es la razón principal por la que una determinada especie tenga la oportunidad de evolucionar bajo condiciones cambiantes del ambiente y presiones de selección; así mismo, el conocimiento de la diversidad genética es indispensable para diversificar las fuentes de germoplasma, tratar de minimizar los riesgos de vulnerabilidad genética e incrementar las probabilidades de detectar alelos favorables. No es común llevar a cabo estudios globales para evaluar la diversidad genética de un cultivo y de sus parientes silvestres; en un estudio muy amplio de la diversidad isoenzimática de las razas de maíz y teocintle, se caracterizaron alrededor de 1,200 accesiones, híbridos comerciales de México y líneas de los estados Unidos por los Dres. M.M. Goodman y C.W. Stuber en la Universidad de Carolina del Norte. Con el fin de mostrar la importancia de la diversidad genética de las poblaciones de *Zea* en Mesoamérica, respecto al resto de Las Américas, en los cuadros 3 y 4 se presenta un resumen de los resultados más relevantes (adaptado de Sánchez *et al.*, 2000a; Doebley *et al.*, 1984). Las diferencias en la riqueza alélica en las razas de maíz entre las regiones estudiadas fueron significativas (Cuadro 3). Se registró un total de 250 alelos para México y Guatemala. El teocintle, las razas andinas y el área de Colombia-Venezuela tuvieron 208, 184 y 152, respectivamente. La región del Caribe, los híbridos de México y las líneas más populares de los EU registraron sólo 62, 57 y 35 alelos, respectivamente. Resultados similares se observan para el número de alelos por raza (NAR), los alelos privados, loci polimórficos (LP), la diversidad genética por raza (H_r) y la heterocigosidad observada (H_o).

Cuadro 3. Diversidad isoenzimática de razas y especies del género *Zea* en Las Américas. Número de alelos por región (N_{A_T}), número de alelos por raza (N_{A_R}), alelos privados, loci polimórficos (L_P), diversidad genética por raza (H_r) y heterocigosidad observada (H_o)

REGION	Razas	N _{A_T}	N _{A_R}	Privados	L _P (%)	H _r	H _o
América del Norte	77	133	39	5	56	0.200	0.159
Mexico y Guatemala	80	250	57	31	75	0.233	0.176
El Caribe	8	62	37	1	49	0.177	0.126
Colombia y Venezuela	42	152	45	10	69	0.206	0.154
Los Andes	114	184	40	14	57	0.176	0.131
Cono Sur	70	115	38	2	56	0.193	0.146
Teocintle	11	208	69	11	84	0.270	0.174
Híbridos de México	35	57	27	1	58		
Líneas US	10	35	21	0	0.5		

PARTE II. ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD DEL MAÍZ Y TEOCINTLE DE MÉXICO

Bases de datos, características y limitaciones

Para estudiar la diversidad dentro y entre poblaciones se usaron diferentes tipos de marcadores: morfológicos, agronómicos, genéticos (isoenzimas, nudos cromosómicos) y marcadores moleculares (microsatélites). Los tipos de análisis se orientaron a la estimación de la diversidad genética entre y dentro de poblaciones; adicionalmente se llevaron a cabo análisis filogenéticos a fin de avanzar en el estudio de las relaciones evolutivas entre especies del género *Zea*.

Para lograr lo anterior, se integraron diferentes bases de datos (Cuadro 4), las cuales son muy variables respecto al número de plantas, caracteres considerados, número de loci, número de razas y número de accesiones haciendo muy difícil la integración y comparación de resultados entre estudios. Por ejemplo, se dispone de datos de microsatélites (SSRs) de 454 plantas, mientras que la base de datos climáticos generada por el Dr. Hugo Perales incluye más de 13,000 accesiones. Dado que sería casi imposible estimar las relaciones entre accesiones, especialmente en las bases de datos con varios miles de registros, se decidió tomar a las razas como unidad de estudio.

Cuadro 4. Origen y características de las bases de datos incluidas en este trabajo.

Base de datos	Origen	Razas	Accesiones	Loci/ variables
Morfología Maíz	Sánchez (1989)	50	166	65
Morfología-Teocintle	Sánchez et al., 1998	6	102	15
Recolección-Maíz	CONABIO (2010)	48	2219	13
Agronómicos-Maíz	LAMP (1991)	51	3742	13
Agronómicos-Maíz	Taba et al. (2003)	53	3175	16
Climáticos-Maíz	Ruíz et al., 2008	42	4161	24
Climáticos-Maíz	H. Perales (2010)	54	13199	7
Nudos cromosómicos	McClintock et al., 1981	65	412	49
Isoenzimas	Goodman-NCSU	85	281	21
SSRs	Doebly-Wisconsin	86	374	92

Además de las limitaciones relacionadas con tamaños de muestra y caracteres estudiados, las bases de datos han sido creadas acumulando información a través del tiempo y en pocos casos se planeó la obtención de datos de manera sistemática con fines de lograr un buen entendimiento de la diversidad racial de México; esto es más evidente en los casos de algunos datos agronómicos y climáticos. Adicionalmente, las clasificaciones raciales, en el caso de maíz, fueron basadas predominantemente en aspecto de mazorca y grano, las cuales no siempre fueron realizadas por investigadores con gran experiencia. Una parte importante de las muestras conservadas en los Bancos de Germoplasma del INIFAP y del CIMMYT han sido sembradas con fines de caracterización y evaluación; para varios casos el proceso de evaluación ha permitido validar la clasificación racial, mientras que en otros casos las accesiones han sido reclasificadas erróneamente, lo cual es frecuente en la base de datos del CIMMYT (Taba et al., 2003). Debido a

la falta de concordancia para algunas accesiones, todos los registros de esta última base de datos tuvieron que validarse con respecto a los datos de pasaporte de CONABIO-2010. Aún cuando las muestras colectadas recientemente (período 2007-2010) fueron clasificadas en su gran mayoría por personal especializado, es de esperarse que puedan pasar por un proceso detallado de evaluación agronómica y caracterización de aspectos de planta y espiga en un futuro cercano a fin confirmar o actualizar la clasificación racial.

Por otra parte, recientemente se han identificado variantes no descritas anteriormente y se han propuesto nuevos nombres de razas, por lo que los estudios de diversidad genética y relaciones entre razas pueden dificultarse (Herrera, 2004; Mijangos et al., 2007; Carrera, 2008). Es importante señalar que dentro de las limitaciones indicadas, los estudios morfológicos de Sánchez (1989), Sánchez et al. (1998), los de isoenzimas y los de SSRs referidos en el Cuadro 4, fueron planeados para determinar las variables apropiadas y las relaciones entre las razas de maíz de México; en esos trabajos se llevó a cabo un proceso cuidadoso de observación en campo para elegir las accesiones de cada raza, se tuvieron criterios uniformes en los protocolos de laboratorio y la medición de las variables morfológicas se llevó a cabo en varios años y ambientes de México. Considerando lo anterior, en este trabajo los análisis de agrupamiento tendrán como puntos de comparación los datos morfológicos de Sánchez (1989) y los datos de isoenzimas de Goodman-NCSU.

Análisis de los datos

Como se mencionó anteriormente, tomando en cuenta las dimensiones y complejidad de algunas de las bases de datos, se tomó como unidad de análisis a las razas. Antes de obtener promedios por raza se llevaron a cabo análisis para estimar la importancia de la variación entre razas y la variación dentro de razas para los diferentes tipos de variables; si la variación entre razas es considerablemente mayor que la variación dentro de razas, entonces es posible llevar análisis de taxonomía numérica tomando como unidad los promedios de razas. Como se presentará posteriormente, en este trabajo, la variación entre razas superó hasta en 1300 veces la variación dentro de razas.

Taxonomía Numérica. Para determinar las relaciones entre razas con los datos de tipo cuantitativo, se calculó el coeficiente de correlación con datos estandarizados a media cero y varianza uno y el agrupamiento se llevó a cabo con el método promedio de grupo. A fin de estimar el número óptimo de grupos, se usó el método de validación de Wishart (2006) contenido en el programa Clustan Graphics V8. El método compara el agrupamiento obtenido con los datos originales, con los agrupamientos generados por permutación aleatoria de dichos datos. La distribución e intervalos de confianza obtenidos por permutación se comparan con el dendrograma generado con los datos de interés bajo la hipótesis de que dichos datos se distribuyen aleatoriamente, en otras palabras, no tienen estructura.

Diversidad genética. Cuando se dispone de datos genéticos y datos moleculares es posible estimar la cantidad y distribución de diversidad en las poblaciones. La diversidad dentro de poblaciones se estimó con base en el número de alelos, loci polimórficos y estimación de diversidad genética (Heterocigosis esperada). Por su parte, los patrones de similitud entre poblaciones pueden visualizarse de mejor manera por medio de la combinación de análisis de

agrupamiento y métodos de ordenación como Componentes Principales y Coordenadas Principales.

Análisis de Varianza Molecular (AMOVA): este es un método para estimar la diferenciación entre poblaciones directamente de datos moleculares y permite probar las hipótesis relativas a la diferenciación. Debido a diferentes factores las poblaciones se dividen en fragmentos o sub-poblaciones, las cuales tienen frecuencias alélicas diferentes a la población original. Adicionalmente, la diversidad genética dentro de los fragmentos es menor que la población original de donde fueron derivados. El AMOVA considera a los datos originales como un vector de presencia ausencia del marcador en cuestión, el cual es la base para calcular la matriz de distancias. Las distancias cuadradas se calculan para todas las combinaciones de pares de vectores y se coloca en una matriz, la cual se divide en sub-matrices de acuerdo a las divisiones correspondientes de las poblaciones. Los niveles de significancia para el AMOVA se calculan con base en pruebas no paramétricas de permutación de los datos. Los estadísticos obtenidos se relacionan directamente con los estadísticos F y se derivan de los componentes de varianza obtenidos del AMOVA (Excoffier, 2007). Los análisis tipo AMOVA se han implementado en programas de distribución gratuita como Arlequin 3.5 y Genalex 6.2. Debido a que Genalex es sensible a valores perdidos, en este trabajo se usó Arlequin 3.5 (<http://lgb.unige.ch/arlequin>).

Análisis Filogenéticos. Hay varias razones por las que los datos moleculares, particularmente las secuencias de ADN, son mucho más poderosos que los datos morfológicos, agronómicos o los fisiológicos: (1) Por lo general, las proteínas y las secuencias de ADN evolucionan de una manera más regular que los caracteres morfológicos y fisiológicos y por lo tanto pueden proporcionar una mejor idea de las relaciones entre organismos; (2) Los datos moleculares son por lo general más fáciles de manipular y en la actualidad se ha desarrollado una enorme cantidad de teoría estadística y matemática así como programas de cómputo para el análisis de datos moleculares; (3). Además de lo anterior, los datos moleculares son abundantes.

La estimación de las relaciones filogenéticas fueron obtenidas en este trabajo con base en frecuencias alélicas de isoenzimas, SSRs y nudos cromosómicos. Las frecuencias alélicas fueron entonces usadas para calcular las distancias genéticas, es decir, la magnitud de diferencias genéticas entre pares de poblaciones. Tomando como base los trabajos de Takezaki y Nei (1996; 2008) se eligieron las distancias D_A (Nei et al. (1983) y F_{ST}^* (Latter, 1972) y el método Neighbor-Joining (Saitou y Nei, 1987). La confiabilidad de los resultados, respecto a los patrones de agrupamiento, se estimó con base en la propuesta de Felsenstein (1985), es decir, obtener un consenso a partir de un número determinado de permutaciones de los datos de frecuencias a través de loci.

Presentación de resultados

Con la finalidad de visualizar e interpretar las relaciones entre las razas y accesiones del género *Zea*, se usaron diferentes métodos gráficos:

1. **Dendrogramas.** Estos diagramas ilustran las asociaciones que se llevan a cabo en cada etapa del procedimiento de agrupamiento. Al inicio, las razas representan, cada una, un grupo; gradualmente, se van formando grupos, hasta que se llega a uno que incluye todas las razas. Los

análisis de agrupamiento, la definición del número óptimo de grupos y los dendrogramas se obtuvieron con base en Clustan Graphics V8.

2. Gráficas de dispersión. Con los valores estandarizados de los primeros dos componentes principales o las dos primeras coordenadas principales, se elaboraron gráficas en dos dimensiones, tratando de identificar con colores y símbolos algunos de los grupos más diferenciados. Estas gráficas fueron elaboradas con NTSYS 2.2 y SAS V8.

3. Arboles filogenéticos (dendrogramas, cladogramas): éstos son una gráfica de nudos y ramas, en el que sólo una rama conecta a dos nudos adyacentes. Los nudos representan las unidades taxonómicas y las ramas definen las relaciones entre las unidades en términos de ancestría. La longitud de una rama por lo regular representa el número de cambios que han ocurrido en esa rama, mientras que, las unidades taxonómicas representadas por los nudos pueden ser especies, poblaciones, individuos o genes. Con los datos de isoenzimas, nudos cromosómicos y SSRs se calcularon distancias genéticas y las relaciones evolutivas entre las razas se estimaron con el método Neighbor-Joining; para los cálculos de distancias y frecuencias alélicas se usaron los programas Power Marker 3.25 y SAS V8, mientras que los dendrogramas/ cladogramas se elaboraron con base en TreeView 1.66 y FigTree 1.3.1. El soporte estadístico de las relaciones evolutivas se llevó a cabo con Power Marker 3.25 y Phylip 3.69.

4. Análisis de varianza. Para los datos morfológicos y climáticos se llevaron a cabo análisis de varianza de cada una de las variables y se calcularon los valores de F (Cuadrado medio de razas / Cuadrado medio de accesiones dentro de razas). Esos análisis son la base para decidir si la variación entre razas es superior que la variación de accesiones dentro de razas; de ser así, entonces es factible obtener los promedios por raza y proceder a determinar las interrelaciones entre dichas razas.

Interpretación de los resultados

El objetivo básico del análisis de agrupamiento es el encontrar una clasificación natural de los materiales en estudio; estas técnicas buscan encontrar sub-grupos homogéneos especialmente cuando no se conoce con certeza el número de grupos y las interrelaciones entre los objetos en estudio. El análisis de agrupamiento intenta agrupar los objetos en clases, de tal manera que los individuos dentro de un grupo son mas similares, que los individuos de grupos diferentes. Entre otras cosas, se busca que los resultados sean válidos con base en al menos los siguientes criterios: (i) determinar la tendencia de los datos, es decir, distinguir con claridad la existencia de estructura; (ii) el número de grupos y el número de elementos dentro de grupo deben tener un significado biológico, muchos grupos de un elemento y pocos grupos con la mayoría de objetos pueden indicar falta de estructura; (iii) la congruencia de los grupos debe ser satisfactoria de acuerdo a las variables incluidas, regiones geográficas y poblaciones estudiadas; (iv) los resultados deben reflejar cierto grado de asociación con estudios similares basados en variables diferentes.

Los dendrogramas usados con los datos cuantitativos, son el resultado gráfico del proceso de obtención de medidas de similitud, del uso de un método jerárquico de agrupamiento y del uso de criterios de determinación del número óptimo de grupos con base en permutación de los datos originales. El dendrograma muestra a través de las bifurcaciones de las líneas, como se relacionan

las razas y los grupos de razas; sin embargo, la determinación del número óptimo de grupos requiere de el uso de uno o varios criterios. En este trabajo se usó el método de permutación propuesto por Wishart (2006). En los dendrogramas de las figuras 1 a 8 se encuentran coloreados los grupos identificados por el método de permutaciones; adicionalmente, como parte del análisis Clustan Graphics identifica a los miembros típicos de cada uno de los grupos (subrayados), los cuales tienen el valor mínimo de disimilitud dentro de cada grupo.

Por su parte, el análisis de componentes principales (ACP) consiste en transformar la serie de variables originales en un nuevo conjunto de variables no correlacionadas entre sí, llamadas componentes principales; esas nuevas variables son combinaciones lineales de las variables originales y se derivan en orden decreciente de importancia (varianza), de tal manera que el primer componente principal es responsable de la mayor proporción posible de la variación con respecto a los datos originales. El objetivo del **ACP** es ver si los primeros componentes pueden explicar la mayor parte de la variación en los datos originales; un método común es graficar los dos primeros componentes principales para cada unidad taxonómica, tratando de identificar grupos en los datos. Las gráficas de componentes principales, de la misma manera que los análisis de agrupamiento, intentan simplificar las relaciones entre las unidades taxonómicas. La proximidad espacial de observaciones individuales entre las unidades taxonómicas refleja sus similitudes; los puntos más cercanos tienen valores similares y viceversa. En el caso de SSRs, hay una gran cantidad de alelos por lo que el método de componentes principales tiene serias limitantes en cuanto a requerimientos de memoria y espacio por lo que es recomendable usar Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) ya que se parte de la matriz de distancias genéticas (84x84) en lugar de una matriz de 3805 columnas.

En este trabajo los análisis filogenéticos se incluyeron con la finalidad de representar las relaciones históricas entre las poblaciones y especies del género *Zea*. Dado que los análisis incluyen poblaciones y especies con relaciones relativamente cercanas, se usaron las frecuencias génicas como base de dichos análisis tal y como lo sugieren Nei y Kumar (2000). Cabe señalar que de acuerdo a los trabajos de Nei y asociados (Nei y Kumar, 2000; Takezaki y Nei, 1996; 2008), las probabilidades de obtener las relaciones más congruentes entre poblaciones se incrementan con el incremento del número de loci usados; en este trabajo, se esperaría que los análisis derivados de los SSRs den los mejores resultados.

Aún cuando no se tienen todos los elementos para inferir acerca del ancestro común de las razas y especies en estudio, se usaron como base del análisis las especies de la sección Luxuriantes, en especial *Zea diploperennis*; adicionalmente, los resultados se presentan en forma radial considerando que este método es el menos arbitrario dado que no supone el conocimiento del ancestro común. Por su parte, la confiabilidad de los patrones de interrelaciones se basó en la propuesta del Felsenstein (1985), es decir, elaborar un análisis de consenso basado en las pruebas de permutación; la gráfica resultante incluye el porcentaje de ocurrencia de las unidades taxonómicas, o razas, en el grupo de referencia.

Bases de datos morfológicos y agronómicos de las razas de maíz

1. Datos morfológicos derivados del estudio de Sánchez (1989). Se caracterizaron 166 accesiones de México y 40 de América Central y América del Sur; se midieron 50 variables de manera directa y se calcularon 15 índices adicionales (Cuadro 5). El conjunto de colecciones se sembró en cuatro localidades en México de 1982 a 1984 para un total de nueve ambientes. Las razas mexicanas consideradas fueron:

- i) 25 razas descritas por Wellhausen *et al.* (1951),
- ii) Siete de las “Razas no bien definidas y cuatro sub-razas listadas por Wellhausen *et al.* (1951),
- iii) Cinco razas descritas por Hernández y Alanís (1970), y
- iv) Nueve tipos identificados por Ortega (1979).

Cuadro 5. Caracteres medidos en nueve ambientes de México, razas mexicanas de maíz.

X1	Número de hijos	X23	Diámetro de mazorca 1/4	X45	Longitud de gluma
X2	Jilotes por planta	X24	Diámetro de mazorca 1/2	X46	Ancho de gluma
X3	Jilotes en los hijos	X25	Diámetro de mazorca 3/4	X47	Número de venas en gluma
X4	Altura de planta	X26	Longitud de mazorca	X48	Unidades calor a flor masculina
X5	Altura de mazorca	X27	Diámetro de olote	X49	Unidades calor a flor femenina
X6	Hojas por planta	X28	Longitud del pedúnculo de mazorca	X50	Longitud del pedúnculo de la espiga
X7	Ancho de hoja	X29	Diámetro de pedúnculo de la mazorca	X51	Area de hoja
X8	Longitud de la hoja	X30	Número de ramas de la espiga	X52	Area foliar por planta
X9	Días a floración masculina	X31	Longitud de la espiga	X53	Altura de planta / Altura de mazorca
X10	Días a floración femenina	X32	Longitud de la parte ramificada	X54	Altura de planta / No. hojas
X11	Rendimiento de mazorca por parcela	X33	Longitud de la rama central	X55	UC flor fem / No. hojas
X12	Calidad de planta (1-5)	X34	Long. De entrenudos, rama central	X56	Long. Pedúnculo / Long. espiga
X13	Calidad de mazorca (1-5)	X35	Long. Entrenudos, rama lateral	X57	Long. Parte ramificada / Long. espiga
X14	Adaptación (índice 1-5)	X36	Diámetro de raquis	X58	Long. Rama central / Long. espiga
X15	Número de hileras de grano	X37	Longitud de copilla	X59	Superficie de mazorca
X16	Espesor de grano	X38	Profundidad de copilla	X60	“Volumen” de grano
X17	Longitud de grano	X39	Longitud de segmento de raquis	X61	Diámetro de olote / Diámetro de maz.
X18	Ancho de grano	X40	Espesor de copilla	X62	Dia. De mazorca / Longitud maz.
X19	Peso de 100 semillas	X41	Diámetro de médula	X63	Ancho / Longitud de grano
X20	Volumen de 100 semillas	X42	Ancho de copilla	X64	Espesor / Longitud de grano
X21	Peso de mazorca	X43	Ancho de espiquilla	X65	Espesor / Ancho de grano
X22	Número de hojas de la mazorca	X44	Longitud del pedicelo		

En este trabajo, los caracteres más apropiados con fines de clasificación racial se eligieron de acuerdo al criterio de Goodman y Paterniani (1969), es decir, aquellos con valores altos de la relación:

$$r = [Vc / (Va + Vca)],$$

Donde Vc y Va son los estimadores de los componentes de varianza debidos a diferencias entre colecciones y ambientes respectivamente, y Vca es el cuadrado medio debido a la interacción ambientes por colecciones.

Figura 1. Datos morfológicos. Se incluyeron 25 variables elegidas con base en el criterio de repetibilidad.

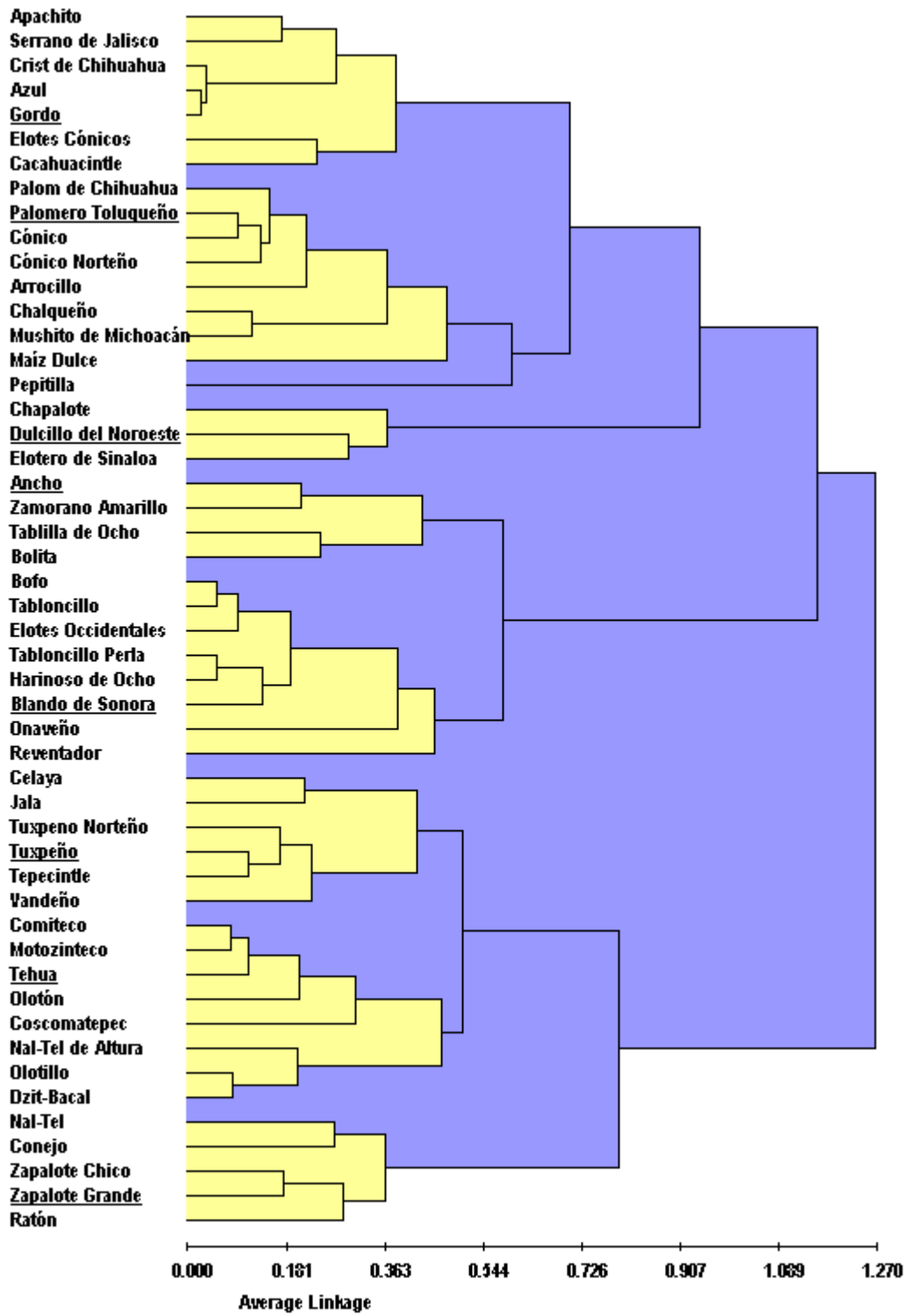
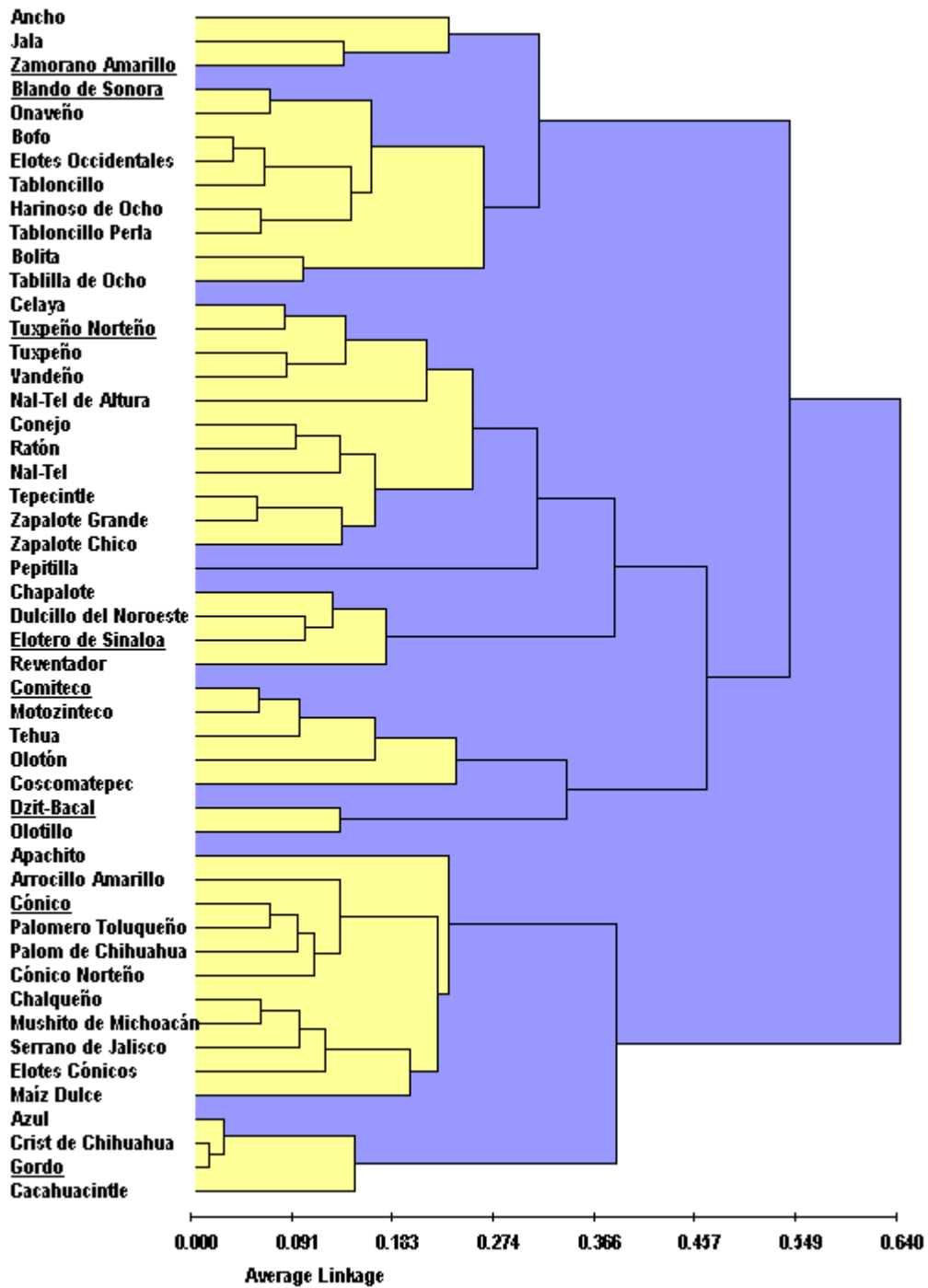


Figura 2. Datos morfológicos e isoenzimas de Sánchez et al. (2000).



2. Datos agronómicos derivados del Proyecto Latinoamericano de Maíz (LAMP, 1991). Se obtuvieron datos de 5172 registros correspondientes a 3669 accesiones evaluadas en varios ambientes. Las variables consideradas son: Días a floración masculina y femenina, altura de planta y mazorca, plantas con acame de tallo, plantas con acame de raíz, mazorcas por planta, calificación de mazorca, rendimiento de grano, humedad de grano en la cosecha y porcentaje de grano en la mazorca. La información se dividió en 51 razas y se analizaron las 13 variables disponibles. Los números de registros por raza y los resultados del análisis de varianza por variable se listan en los cuadros 6 y 7 respectivamente.

Cuadro 6. Número de accesiones de las 51 razas de maíz usadas en el estudio.

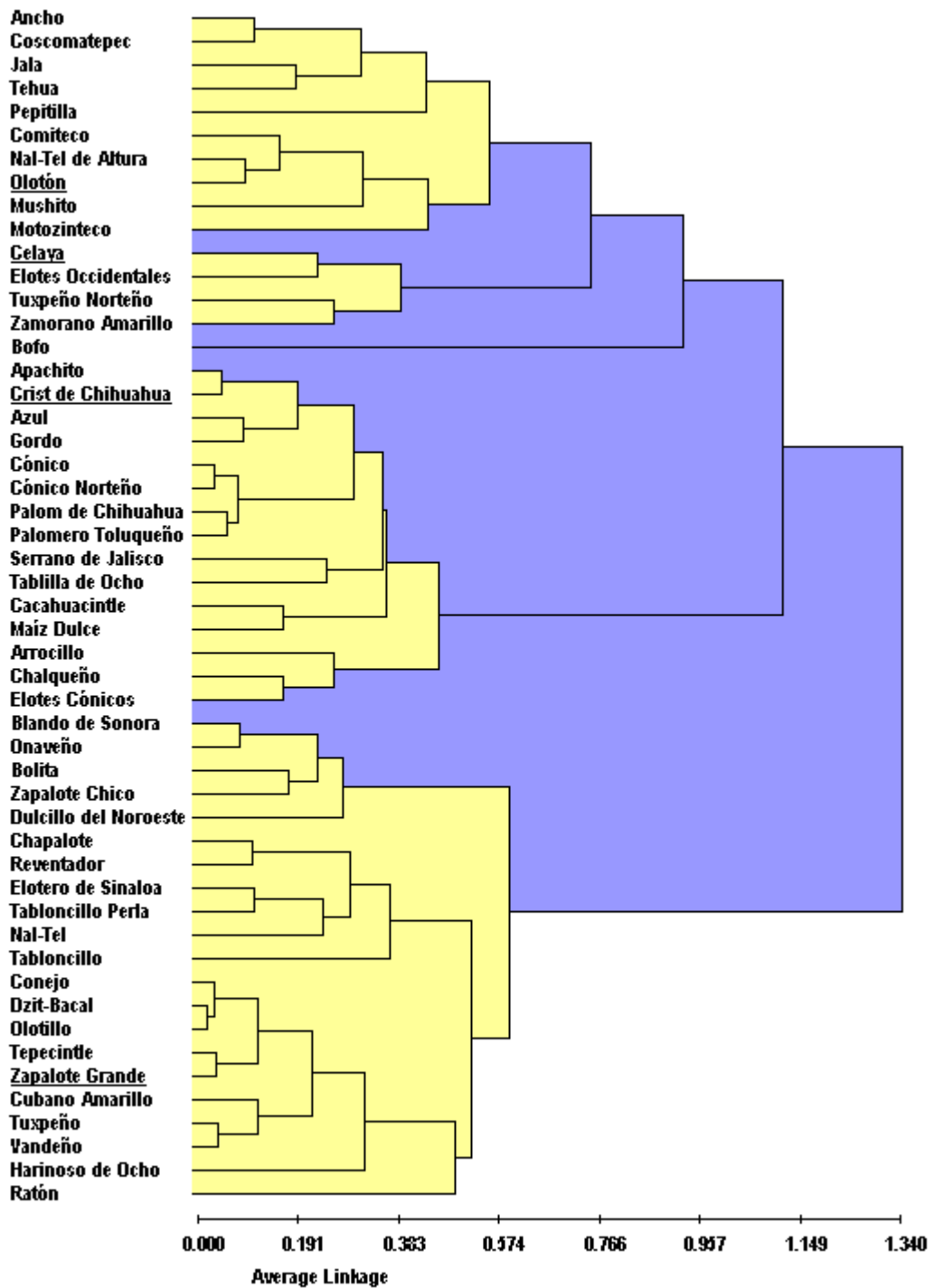
Raza	No. Observaciones	Raza	No. Observaciones
Ancho	21	Maíz Dulce	12
Apachito	23	Motozinteco	2
Arrocillo	60	Mushito	35
Azul	4	Nal-Tel	50
Blando de Sonora	19	Nal-Tel de Altura	20
Bofo	16	Olotillo	130
Bolita	95	Oloton	14
Cacahuacintle	18	Onaveño	28
Celaya	201	Palomero de Chihuahua	5
Chalqueño	490	Palomero Toluqueño	37
Chapalote	17	Pepitilla	84
Comiteco	46	Raton	94
Conejo	22	Reventador	22
Conico	449	Serrano de Jalisco	6
Conico Norteño	343	Tablilla de Ocho	15
Coscomatepec	10	Tabloncillo	81
Cristalino de Chihuahua	34	Tabloncillo Perla	78
Cubano Amarillo	7	Tehua	12
Dulcillo	20	Tepecintle	60
Dzit-Bacal	49	Tuxpeño	519
Elotero de Sinaloa	4	Tuxpeño Norteño	68
Elotes Conicos	119	Vandeyo	99
Elotes Occidentales	28	Zamorano	21
Gordo	10	Zapalote Chico	23
Harinoso de Ocho	1	Zapalote Grande	32
Jala	16		

Cuadro 7. Sumas de cuadrados y valores de F para los datos de LAMP (1991).

Variable	C.V: %	GL Error	SC Error	GL Razas	SC Razas	Fc
Floración masculina	15.4	5108	663515.22	50	835973.56	128.71
Floración femenina	15.1	5108	679290.04	50	861427.43	129.55
Altura de planta	16.3	5104	9416762.43	50	6504466.37	70.51
Altura de mazorca	20.7	5104	5232367.39	50	4618387.32	90.1
Número de plantas	40.7	5111	699885.26	50	39659.05	5.79
Plantas quebradas	169.6	3698	231747.44	49	10038.69	3.27
Plantas caídas	92.5	5109	3153565.7	50	845966.77	27.41
Amacollamiento	48.7	5105	5628.45	50	2311.5	41.93
Mazorcas por planta	51.3	5105	1848.19	50	469.73	25.95
Calificación de mazorca	15	5100	4484.98	50	925.13	21.04
Rendimiento de grano	48.8	5077	28966178470	50	7626663107	26.74
Humedad de grano	25.4	5069	156227.84	50	48321.63	31.36
Porciento de grano	1.3	5096	6645.85	50	87091.95	1335.63

C.V.= Coeficiente de variación, GL=Grados de libertad, SC=Suma de cuadrados, Fc=Valor calculado de F.

Figura 3. Dendrograma de 51 razas de maíz, basado en 11 variables de LAMP (1991).



3. Datos de mazorca derivados del proyecto CONABIO 2007-2010. Las variables incluidas en esta base de datos son Longitud de mazorca, Diámetro de mazorca, Diámetro de olote, Número de hileras de grano, Longitud de grano, espesor de grano, Ancho de grano, Pesos y volumen de 100 semillas, Volumen de grano, Índice diámetro/longitud de mazorca, Índice espesor/ancho de grano, Índice ancho/longitud de grano. Los datos disponibles hasta el momento son 5763 accesiones, las cuales se dividieron en 57 razas y se incluyeron para el análisis únicamente 12 variables con datos completos para todas las razas. Los números de registros por raza y los resultados del análisis de varianza por variable se listan a continuación.

Cuadro 8. Número de accesiones de las 57 razas de maíz usadas en el estudio.

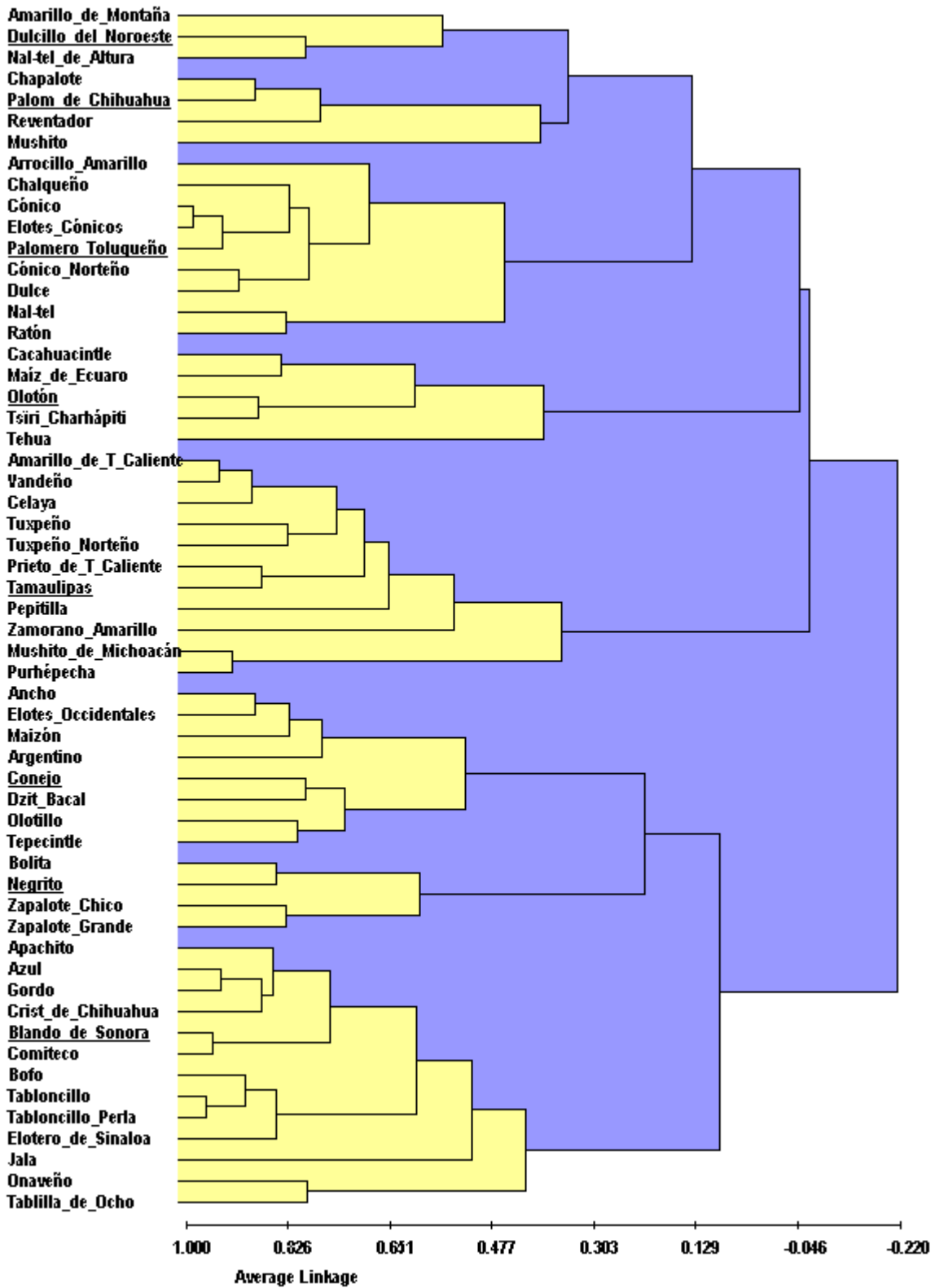
Raza	Accesiones	Raza	Accesiones
Amarillo de Montaña	4	Mushito	51
Amarillo de Tierra Caliente	4	Mushito de Michoacán	48
Ancho	219	Nal-tel	34
Apachito	43	Nal-Tel de Altura	6
Argentino	6	Negrino	2
Arrocillo Amarillo	21	Olotillo	576
Azul	52	Olotón	15
Blando de Sonora	14	Onaveño	34
Bofo	4	Palomero Toluqueño	2
Bolita	57	Palomero de Chihuahua	2
Cacahuacintle	25	Pepitilla	140
Celaya	219	Prieto de Tierra Caliente	26
Chalqueño	158	Purhépecha	21
Chapalote	10	Ratón	265
Comiteco	60	Reventador	33
Conejo	54	Tablilla de Ocho	6
Cristalino de Chihuahua	67	Tabloncillo	209
Cónico	405	Tabloncillo Perla	23
Cónico Norteño	493	Tamaulipas	55
Dulce	6	Tehua	16
Dulcillo del Noroeste	3	Tepecintle	186
Dzit Bacal	34	Tsiri Charhápiti	22
Elotero de Sinaloa	52	Tuxpeño	1022
Elotes Cónicos	245	Tuxpeño Norteño	149
Elotes Occidentales	248	Vandeno	198
Gordo	38	Zamorano Amarillo	33
Jala	1	Zapalote Chico	2
Maizón	19	Zapalote Grande	25
Maíz de Ecuaro	1		

Cuadro 9. Sumas de cuadrados y valores de F para los datos de mazorca de CONABIO 2007-2010

Variable	C.V. %	GL Error	SC Error	GL Razas	SC Razas	Fc
Longitud de mazorca	12.9	5378	23252.93	56	13282.46	54.86
Diámetro de mazorca	16.4	5359	2750.73	56	421.10	14.65
Diámetro de olote	17.9	5349	903.36	56	295.10	31.20
Hileras de grano	13.8	5381	14821.95	56	13150.64	85.25
Granos por hilera	14.7	5081	130798.21	56	75599.78	52.44
Longitud de grano	12.0	5694	12443.05	56	8202.16	67.02
Espesor de grano	13.6	5697	1654.53	56	569.75	35.03
Ancho de grano	12.7	5688	8078.13	56	9938.07	124.96
Volumen de grano	27.0	5675	89923615.21	56	66165150.26	74.57
Peso 100 granos	36.7	5293	1069216.72	53	770536.47	71.97
Indice diam/long mazorca	17.8	5340	12.89	56	5.20	38.44
Indice ancho/long grano	13.9	5684	65.13	56	69.04	107.59
Indice espesor/ancho grano	18.6	5679	37.39	56	17.26	46.81

C.V.= Coeficiente de variación, GL=Grados de libertad, SC=Suma de cuadrados, Fc=Valor calculado de F.

Figura 4. Dendrograma de 57 razas de maíz basado en datos de mazorca CONABIO 2007-2010.



4. Datos de evaluación agronómica del CIMMYT (Taba et al., 2003). La base de datos fue compilada y distribuida a partir del 2003; los datos fueron obtenidos en su mayoría en la década de 1990 en estaciones experimentales del CIMMYT. Algunas accesiones fueron incluidas en varios sitios experimentales. En total, para México se consideraron 3175 accesiones de 53 razas (Cuadro 10) y 7784 observaciones. En el análisis de agrupamiento se consideraron las siguientes 15 variables: Número de hijos por planta, Días de la siembra a floración masculina, Días de la siembra a floración femenina, Altura de planta, Altura a la mazorca, Número de hojas arriba de la mazorca, Días de floración femenina a senescencia de las hojas de la mazorca, Acame de tallo, Acame de raíz, Rendimiento en kg/ha, Humedad del grano a la cosecha, Número de mazorcas por planta, Longitud de mazorca, Diámetro de mazorca, Número de hileras de grano.

Cuadro 10. Número de accesiones de las 53 razas de maíz usadas en el estudio.

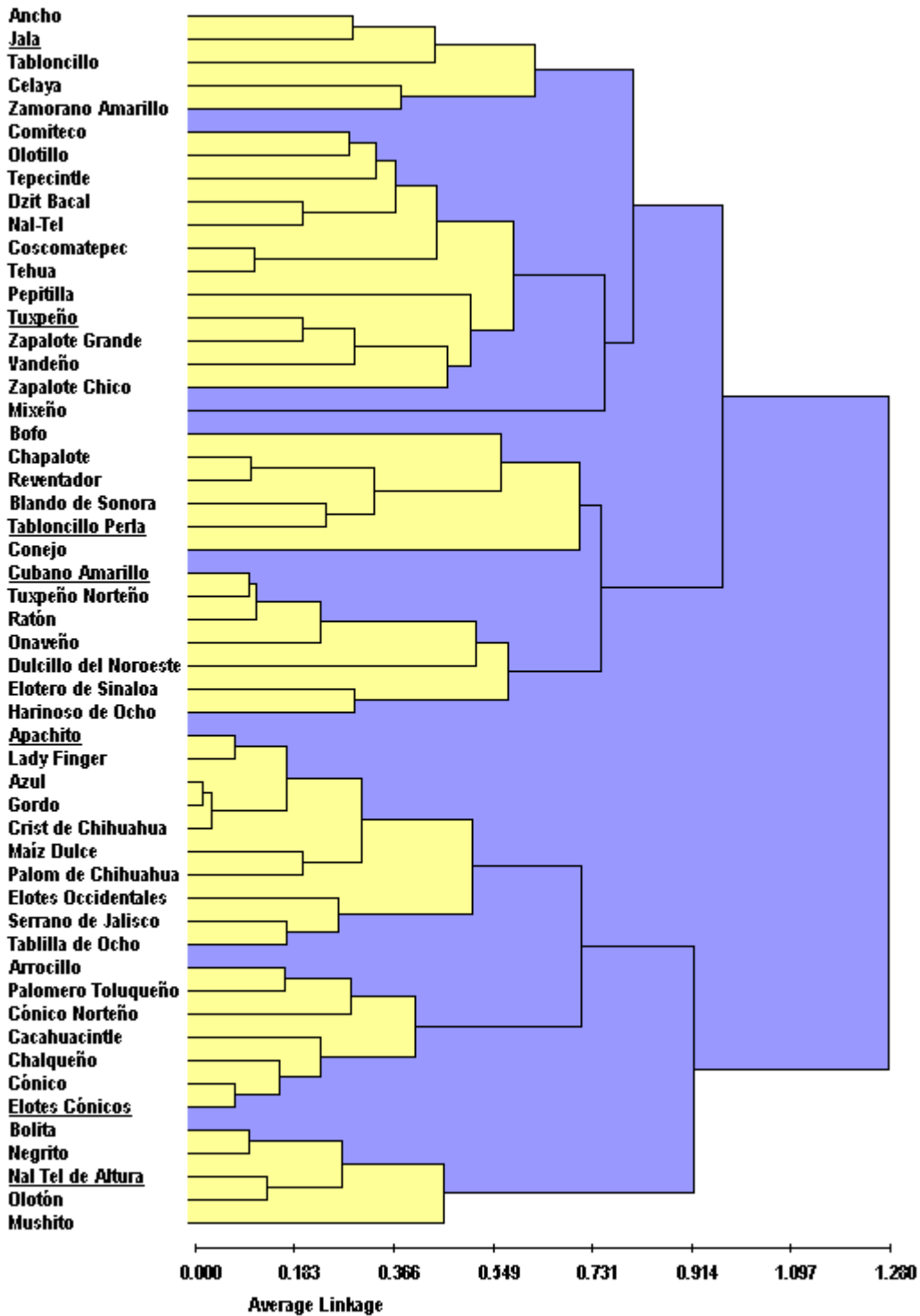
Raza	Accesiones	Raza	Accesiones
Ancho	40	Maiz Dulce	13
Apachito	27	Mixeño	1
Arrocillo	55	Mushito	56
Azul	7	Nal-Tel	79
Bofo	11	Nal Tel de Altura	16
Bolita	71	Negrito	5
Cacahuacintle	17	Olotillo	94
Celaya	277	Olotón	39
Chalqueño	166	Onaveño	22
Chapalote	13	Palomero de Chihuahua	5
Comiteco	12	Palomero Toluqueño	16
Conejo	6	Pepitilla	48
Cónico	469	Ratón	24
Cónico Norteño	216	Reventador	35
Coscomatepec	11	Serrano de Jalisco	14
Cristalino de Chihuahua	57	Tablilla de Ocho	7
Cubano Amarillo	2	Tabloncillo	94
Dulcillo del Noroeste	8	Tabloncillo Perla	56
Dzit Bacal	45	Tehua	2
Elotero de Sinaloa	6	Tepecintle	49
Elotes Conicos	101	Tuxpeño	650
Elotes Occidentales	30	Tuxpeño Norteño	45
Gordo	17	Vandeno	69
Harinoso de Ocho	6	Zamorano Amarillo	9
Jala	2	Zapalote Chico	30
Lady Finger	2	Zapalote Grande	11
Blando de Sonora	12		

Cuadro 11. Sumas de cuadrados para los datos del CIMMYT (Taba et al. 2003)

Variable	CV%	GL Error	SC Error	SC Razas	Fc
Número de hijos por planta	47.3	2723	955.7	2039.2	111.7
Días a floración masculina	13.6	3122	362169.7	166554.8	27.6
Días a floración femenina	13.7	3122	401874.1	218173.1	32.6
Altura de planta	13.3	3122	3318155.1	1723112.4	31.2
Altura de mazorca	20.2	3122	2742312.8	1491118.8	32.6
Hojas arriba de la mazorca	10.9	3122	939.1	1965.5	125.7
Acame de tallo	88.3	3122	476676.7	253424.8	31.9
Rendimiento de grano	37.3	3122	5639087003.9	1232379466.9	13.1
Humedad de grano	24.5	3122	90193.7	16611.3	11.1
Senescencia hojas mazorca	12.9	3121	152583.9	314056.2	123.5
Acame de raíz	65.9	3084	414920.8	128315.4	18.3
Mazorcas por planta	23.3	3011	307.8	173.6	32.7
Longitud de mazorca	10.9	2720	8009.3	5365.3	35.7
Diámetro de mazorca	8.3	2720	416.0	179.2	23.0
Hileras de grano	11.7	2720	7036.6	5892.8	44.7

C.V.= Coeficiente de variación, GL=Grados de libertad, SC=Suma de cuadrados, Fc=Valor calculado de F.

Figura 5. Dendrograma de 53 razas de maíz basado en datos agronómicos (Taba et al., 2003).



5. Datos climáticos del estudio de Ruíz et al. (2008). Se usó la base de datos ambientales del INIFAP compilada en IDRISI para caracterizar 4161 sitios de colecta que contaban con clasificación racial. Las variables usadas fueron: Temperatura media anual y de mayo-octubre, precipitación acumulada anual y mayo-octubre, fotoperiodo mayo-octubre y altitud del sitio de colecta. Se incluyeron seis índices de precipitación total y mayo-octubre /temperatura mínima, media, máxima. Se analizaron 42 razas con 24 variables. Los números de registros por raza y los resultados del análisis de varianza por variable se listan a continuación.

Cuadro 12. Número de accesiones de las 42 razas de maíz usadas en el estudio.

Raza	Accesiones	Raza	Accesiones
Ancho	61	Jala	22
Apachito	15	Mushito	61
Arrocillo	106	Nal-Tel	59
Azul	5	Olotillo	139
Blando de Sonora	20	Olotón	78
Bofo	24	Onaveño	19
Bolita	52	Palomero Toluqueño	18
Cacahuacinte	32	Pepitilla	72
Celaya	273	Reventador	15
Chalqueño	368	Tabloncillo Perla	29
Chapalote	18	Tablilla de Ocho	77
Comiteco	52	Tabloncillo	11
Cónico	971	Ratón	136
Cónico Norteño	317	Tehua	8
Cristalino de Chihuahua	65	Tepecintle	51
Maíz Dulce	13	Tuxpeño Norteño	23
Dulcillo del Noroeste	26	Tuxpeño	565
Dzit Bacal	55	Vandeño	49
Elotes Cónicos	137	Zamorano Amarillo	16
Elotes Occidentales	38	Zapalote Chico	34
Gordo	11	Zapalote Grande	20

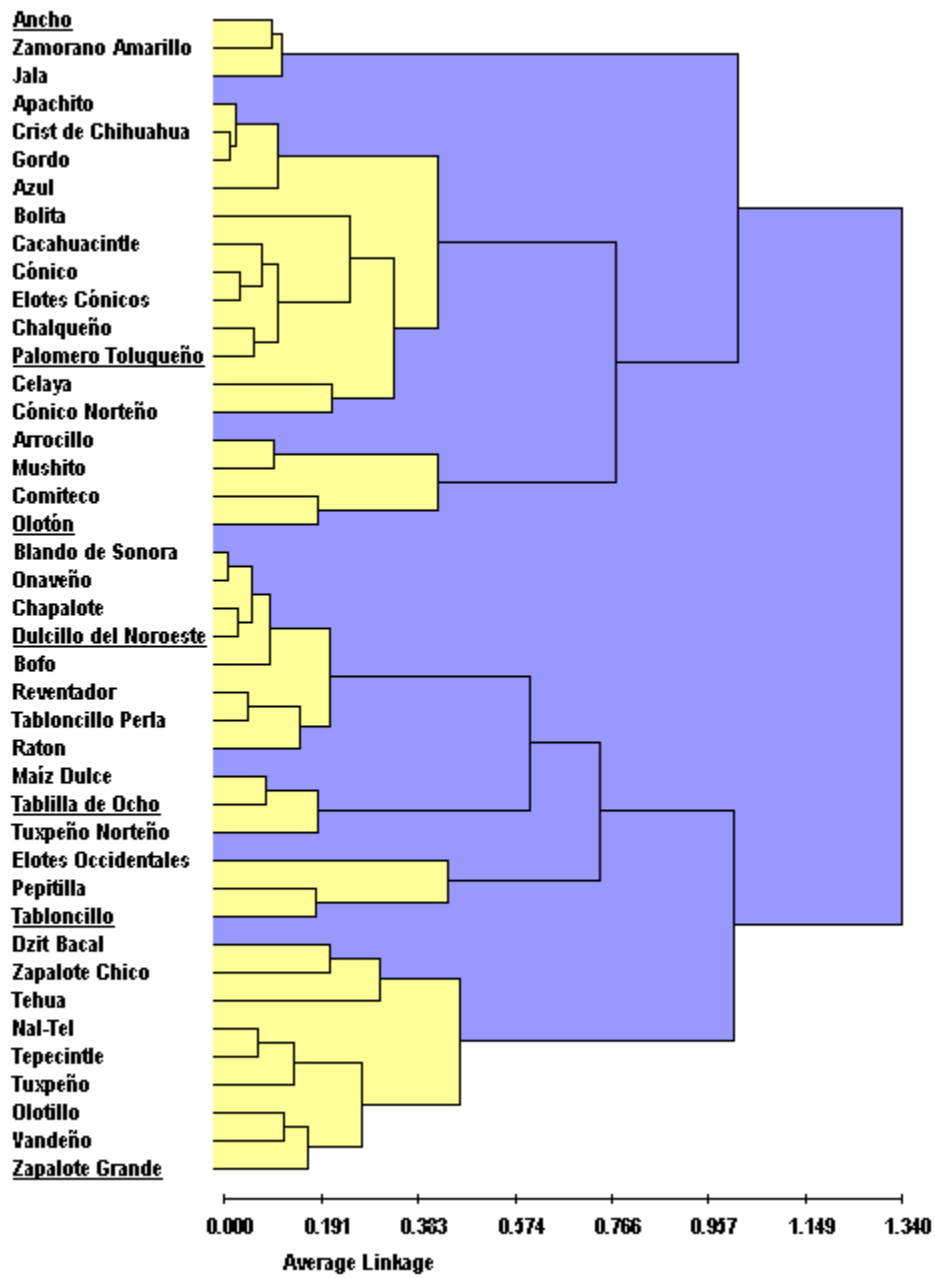
Cuadro 13. Sumas de cuadrados para los datos climáticos de Ruíz et al. 2008

Variable	C.V. %	GL Error	SC Error	GL Razas	SC Razas	Fc
Altitud	23.5	4685	597270306	41	2785490953	532.913
Temperatura anual	9.1	4685	14191.82	41	67341.23	542.212
Temperatura Mayo-Octubre	9.1	4685	16509.78	41	73943.81	511.783
TC	26.4	4685	86346.22	41	179600.72	237.679
Precipitación Mayo-Octubre	41.1	4685	628481611	41	318399984	57.89
Precipitación invernal	83.6	4685	66799395.9	41	16477550.5	28.187
Precipitación anual	42.5	4685	906589875	41	451736862	56.938

C.V.= Coeficiente de variación, GL=Grados de libertad, SC=Suma de cuadrados, Fc=Valor calculado de F.

Primera Versión

Figura 6. Dendrograma de 42 razas de maíz basado en datos climáticos (Ruiz et al., 2008).



5. Datos climáticos derivados del proyecto CONABIO 2007-2009, obtenidos por el Dr. Hugo Perales. Las variables climáticas incluidas son: Temperatura máxima en Junio, Temperatura mínima en Enero, Precipitación pluvial en Enero, Precipitación pluvial en Junio, Temperatura mensual máxima y mínima, diferencia máxima, Temperatura máxima y mínima diaria, diferencia máxima para un mes, Número de meses de crecimiento, precipitación mensual > 100 mm. Se utilizaron 13,199 observaciones divididas en 54 razas. Los números de registros por raza y los resultados del análisis de varianza por variable se listan a continuación.

Cuadro 14. Número de accesiones de las 54 razas de maíz usadas en el estudio.

Raza	Accesiones	Raza	Accesiones
Ancho	133	Harinoso de Ocho	1
Apachito	22	Jala	36
Arrocillo	211	Mixeño	11
Azul	24	Motozinteco	1
Blando de Sonora	45	Mushito	426
Bofo	36	Nal-Tel	102
Bolita	453	Nal-Tel de Altura	54
Cacahuacintle	32	Negro Mixteco	4
Celaya	644	Olotillo	812
Chalqueño	475	Olotón	514
Chapalote	30	Onaveño	66
Chiquito	42	Palomero de Chihuahua	4
Comiteco	1186	Palomero Toluqueño	37
Complejo Serrano de Jalisco	24	Pepitilla	167
Conejo	72	Raton	227
Cónico	1472	Reventador	63
Cónico Norteño	698	Tablilla de Ocho	32
Coscomatepec	69	Tabloncillo	454
Cristalino de Chihuahua	206	Tabloncillo Perla	186
Cubano Amarillo	56	Tehua	24
Dulce	38	Tepecintle	317
Dulcillo del Noroeste	37	Tuxpeño	2395
Dzit-Bacal	85	Tuxpeño Norteño	177
Elotero de Sinaloa	77	Vandeno	138
Elotes Cónicos	332	Zamorano Amarillo	75
Elotes Occidentales	153	Zapalote Chico	143
Gordo	21	Zapalote Grande	60

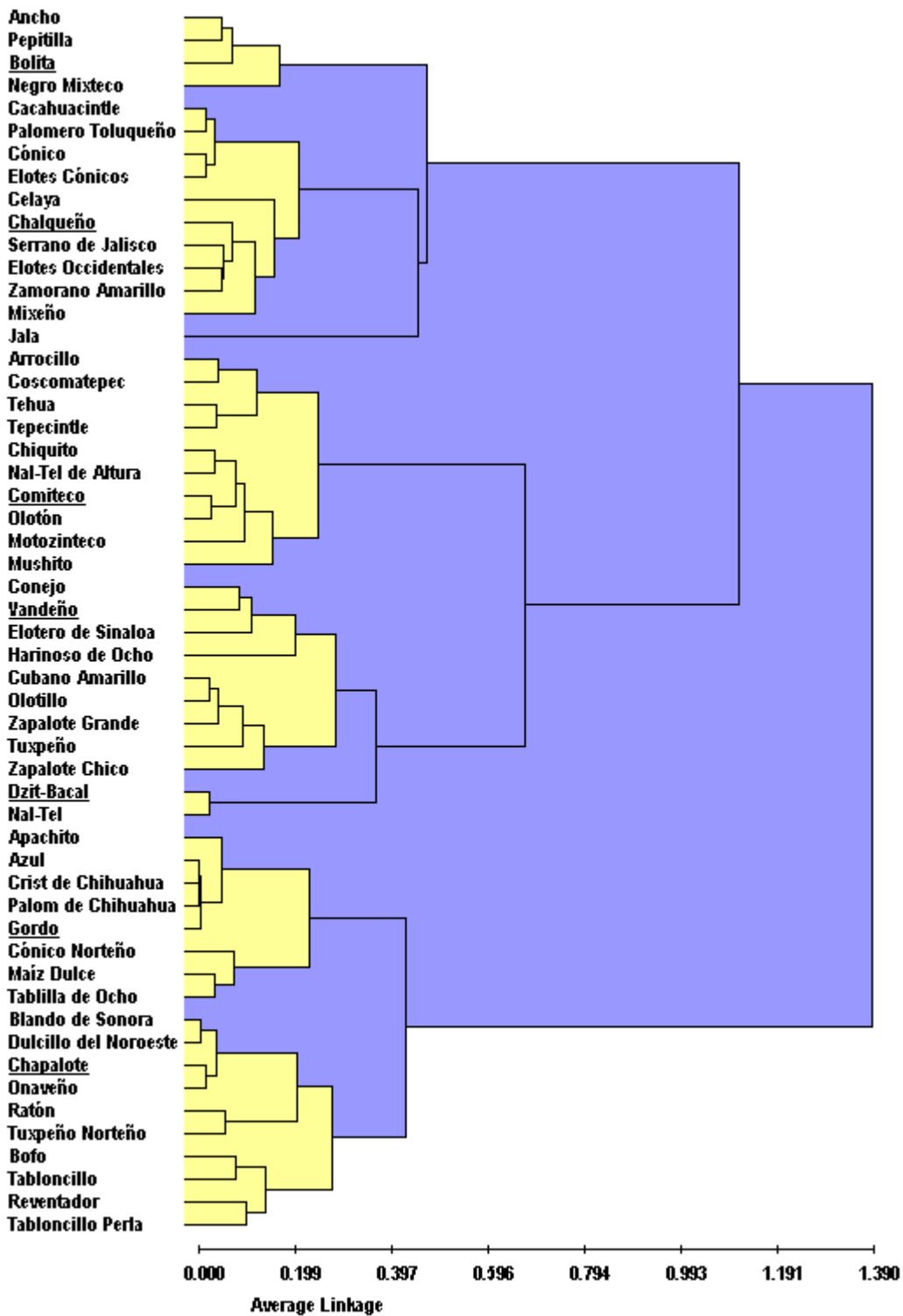
Cuadro 15. Sumas de cuadrados para los datos climáticos de CONABIO 2007-2009 (Dr. Hugo Perales)

Variable	C.V.%	GL Error	SC Error	GL Razas	SC Razas	Fc
Tmax-Junio	9.8	13145	103057.11	53	191176.65	460.09
Tmin-Enero	35.3	13145	108605.31	53	260911.36	595.84
Precip-Enero	92.7	13145	5928397.15	53	1150932.72	48.15
Precip-Junio	38.5	13145	66942651.97	53	56060678.37	207.70
Dif-Tmax-min	33.4	13145	57800.81	53	77791.19	333.80
Dif-Tmax-min_Diaria	10.8	13145	44918.61	53	41260.93	227.82
Meses de crecimiento	29.4	13145	21096.57	53	23147.25	272.13

C.V.= Coeficiente de variación, GL=Grados de libertad, SC=Suma de cuadrados, Fc=Valor calculado de F.

Primera Versión

Figura 7. Dendrograma de 54 razas de maíz basado en datos climáticos CONABIO 2007-2009.



Razas y Grupos raciales con base en los datos morfológicos, agronómicos y climáticos

Con excepción de las variables número de plantas y acamé de raíz de los datos LAMP (1991), en todos los casos la variabilidad entre razas es al menos 10 veces mayor que la variabilidad entre accesiones dentro de razas. Con base en lo anterior, los análisis de agrupamiento presentados en las figuras 1 a 7 se basaron en los promedios de razas; en el caso de los datos de LAMP (1991), las variables referidas anteriormente no se incluyeron en el análisis de agrupamiento. Como era de esperarse, los resultados presentados en las figuras 1 a 7 difieren en el número de grupos y en los componentes de cada grupo, sin embargo hay consistencia en gran parte de los agrupamientos obtenidos.

Los análisis con datos morfológicos (figuras 1 y 2) que involucran caracteres de espiga, espiguilla, mazorca y planta tienden a dar agrupamientos congruentes con los agrupamientos descritos en estudios publicados anteriormente (Wellhausen et al., 1951; Cervantes, 1978; Sánchez, 1989). Cuando se combinan los datos morfológicos e isoenzimáticos, se mejora la resolución y orden en los agrupamientos, algunas razas se ubican de tal manera que se apoya con gran claridad los resultados de los estudios usados como referencia. Los grupos definidos con suficiente claridad son Cónico, Sierra de Chihuahua, Ocho Hileras de Grano, Chapalote, Dentados Tropicales y Tardíos del Sureste. Pepitilla parece estar más cercanamente relacionado al grupo de Tropicales Tardíos, mientras que Ancho y Jala aparecen más relacionados con el grupo de Ocho Hileras.

Los datos climáticos provenientes de Ruíz et al. (2008), Figura 6, y Perales (2010), Figura 7, dividen a las razas de maíz en cuatro grandes grupos, los cuales concuerdan en gran medida con los datos agronómicos del Programa Latinoamericano de Maíz (LAMP, 1991), Figura 3, los datos de mazorca de CONABIO (Figura 4) y los datos del CIMMYT (Figura 5); en conjunto los grupos tienen una relación clara con las áreas de adaptación de las razas, la diferencia más notable ocurre en las figuras 4 y 7, en donde las razas de la Sierra de Chihuahua parecen más semejantes a las del noroeste de México, que a las del Valle de México. Se considera que las diferencias encontradas en los agrupamientos de las figuras 3, 4, 5 y 7 son debidos sobre todo a efectos del muestreo, es decir, el origen de los datos, el número de variables consideradas y el número de accesiones para cada raza; a pesar de las diferencias entre agrupamientos, los resultados son bastante satisfactorios.

Desde el punto de vista climático, las razas quedan agrupadas en: (i) Razas con adaptación a ambientes templados a semi-cálidos del Valle de México, Sierra de Chihuahua y áreas de precipitación mayor de 1000 mm de los estados de Veracruz, Oaxaca y Chiapas. Las dos primeras áreas corresponden en su mayoría al Grupo Cónico y al Grupo Sierra de Chihuahua descritos por Sánchez y Goodman (1992), mientras que la tercera área incluye gran parte de las razas conocidas como Tardíos del Sureste (Sánchez et al., 2000b). (ii) La segunda división incluye razas adaptadas a ambientes semi-cálidos y cálidos de la Planicie Costera del Pacífico, partes del Bajío, Mesa del Norte y zonas intermedias de Guerrero; con excepción de Pepitilla y Tuxpeño Norteño, la mayoría de las razas involucradas aquí, se relacionan cercanamente con los grupos Chapalote y Ocho Hileras descritos por Sánchez et al. (2000b). (iii) El tercer grupo comprende las razas adaptadas a ambientes muy cálidos, incluyendo a los maíces tropicales tardíos y precoces del sureste de México como Tuxpeño, Vandeño, Tepecintle, Olotillo, los Zapalotes, Nal-Tel y Conejo.

Ancho, Pepitilla, Tuxpeño Norteño, Zamorano Amarillo, Maíz Dulce y Jala son razas que no tienen una afiliación muy clara y por lo general muestran similitud con diferentes grupos dependiendo del tipo de variables y grupos de accesiones involucradas; estas razas tienen una distribución cercana a los límites ecológicos y geográficos de algunos de los grupos mencionados. Algunas de las razas como Tuxpeño Norteño y Ancho, consideradas como razas comerciales relativamente modernas, han tenido una distribución amplia como resultado de su potencial agronómico y valor comercial del grano. Por su parte, Maíz Dulce, a pesar de su frecuencia limitada, debido a su uso tradicional (esquites, ponteduro, huachales, pinoles) se ha distribuido en diversas condiciones ambientales del Occidente de México incluyendo regiones semi-áridas de los estados de Jalisco, Guanajuato y Zacatecas y en áreas templadas a semi-cálidas de los estados de Jalisco y Michoacán.

Cabe señalar que los grupos más claramente definidos, sin importar el tipo de datos usados son el Cónico (Valles Altos centrales), Sierra de Chihuahua, Tardíos del Sureste, el Grupo Chapalote, y el Grupo Ocho Hileras con distribución casi exclusiva del Occidente y Noroeste de México.

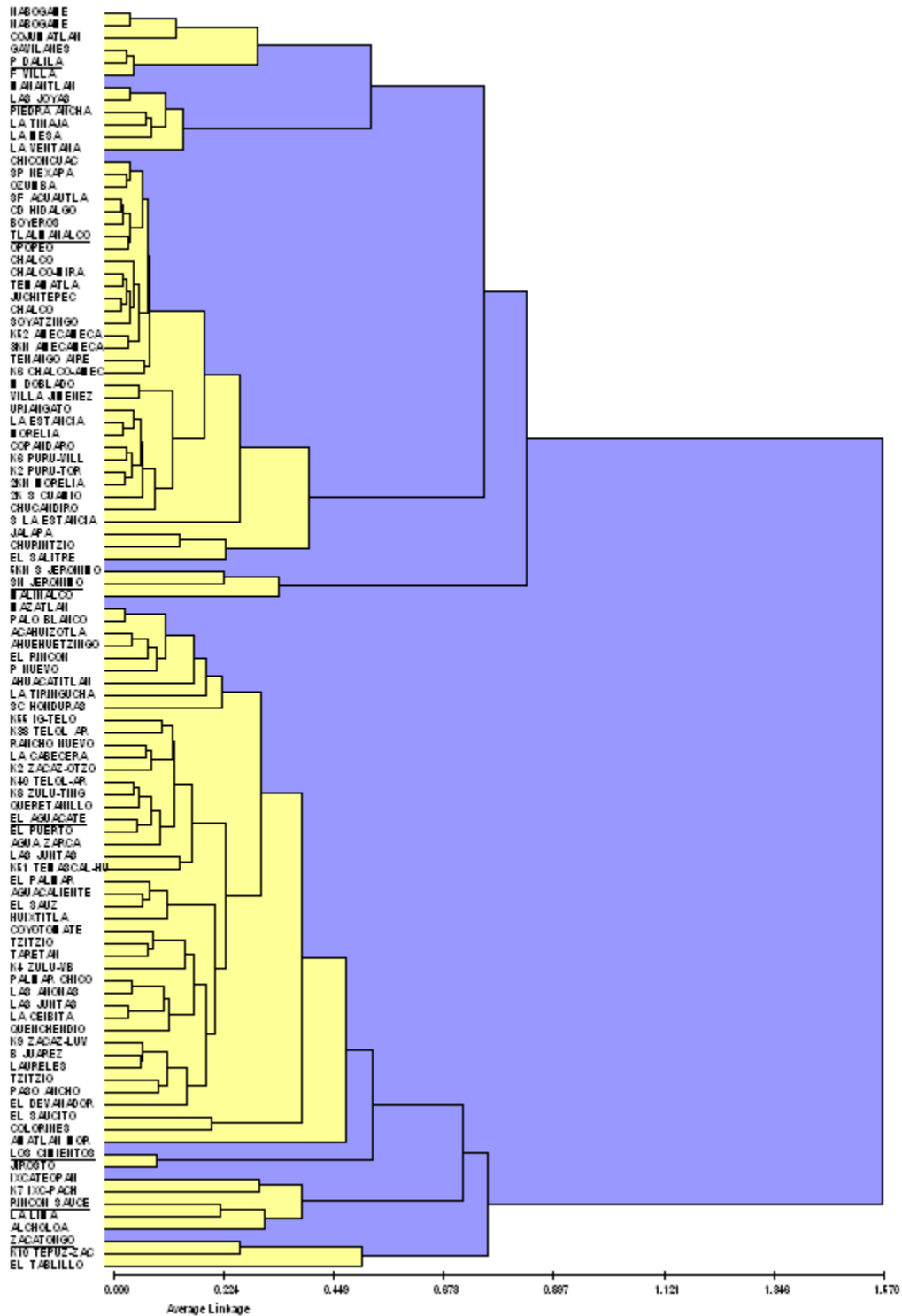
Datos morfológicos de teocintle

Se incluyeron datos de 102 accesiones, caracterizadas con base en 15 variables: Altitud del sitio de colecta, Días al floración masculina y femenina, Número de hojas, Longitud de hoja, Ancho de hoja, Altura de planta, Número de hijos, Peso de 100 semillas, Ramas de la espiga, Longitud de espiga, Longitud de la parte ramificada, Longitud de la rama central, Longitud y ancho de espiguilla. Los datos provienen del trabajo de Sánchez et al. (1998).

Cuadro 16. Accesiones de teocintle caracterizadas en México (Sánchez et al., 1998)

Accesión	Población	Raza	Accesión	Población	Raza
JSG Y LOS-83	NABOGAME	Nobogame	JSG Y LOS-4	5KN_S_JERONIMO	M.Central
K-1-78	NABOGAME	Nobogame	JSG Y LOS-5	SN_JERONIMO	M.Central
JSG Y LOS-1	CHICONCUAC	Chalco	JSG Y LOS-40	ZACATONGO	Balsas
JSG Y LOS-91	CHALCO	Chalco	JSG Y LOS-43	EL_TABLILLO	Balsas
JSG Y LOS-92	CHALCO-MIRA	Chalco	JSG Y LOS-45	K10_TEPUZ-ZAC	Balsas
JSG Y LOS-93	K52_AMECAMECA	Chalco	JSG Y LOS-73	EL_PALMAR	Balsas
JSG Y LOS-94	3KN_AMECAMECA	Chalco	JSG Y LOS-74	LOS_CIMENTOS	Balsas
JSG Y LOS-95	SP_NEXAPA	Chalco	JSG Y LOS-142	EL_SAUCITO	Balsas
JSG Y LOS-96	SOYATZINGO	Chalco	JSG-200	LA_LIMA	Balsas
JSG Y LOS-97	OZUMBA	Chalco	JSG-202	JIROSTO	Balsas
JSG Y LOS-99	JUCHITEPEC	Chalco	JSG-203	AGUACALIENTE	Balsas
JSG Y LOS-101	TENANGO_AIRE	Chalco	JSG-205	COYOTOMATE	Balsas
JSG Y LOS-102	SF_ACUAUTLA	Chalco	JSG Y LOS-159	MALINALCO	Balsas
JSG Y LOS-103	CHALCO	Chalco	JSG Y LOS-161	LA_CABECERA	Balsas
JSG Y LOS-105	TEMAMATLA	Chalco	JSG Y LOS-163	LAS_JUNTAS	Balsas
JSG Y LOS-135	BOYEROS	Chalco	JSG Y LOS-165	HUIXTITLA	Balsas
C-1-78	K6_CHALCO-AMEC	Chalco	JSG Y LOS-167	PALMAR_CHICO	Balsas
C-2-78	TLALMANALCO	Chalco	JSG Y LOS-168	EL_AGUACATE	Balsas
JSG Y LOS-128	CD_HIDALGO	Chalco	JSG Y LOS-169	P_NUEVO	Balsas
JSG-194	OPOPEO	Chalco	JSG Y LOS-170	EL_PUERTO	Balsas
JSG Y LOS-55	M_DOBLADO	M.Central	JSG Y LOS-171	K2_ZACAZ-OTZO	Balsas
C-19-78	URIANGATO	M.Central	JSG Y LOS-172	COLORINES	Balsas
C-18-78	COPANDARO	M.Central	JSG Y LOS-176	K8_ZULU-TING	Balsas
JSG Y LOS-47	JALAPA	M.Central	JSG Y LOS-178	K4_ZULU-VB	Balsas
JSG Y LOS-48	CHURINTZIO	M.Central	JSG-185	AGUA_ZARCA	Balsas
JSG Y LOS-49	K6_PURU-VILL	M.Central	JSG-186	LAS_ANONAS	Balsas
JSG Y LOS-50	K2_PURU-TOR	M.Central	C-14-78	K9_ZACAZ-LUV	Balsas
JSG Y LOS-51	LA_ESTANCIA	M.Central	JSG Y LOS-75	COJUMATLAN	Balsas
JSG Y LOS-52	S_LA_ESTANCIA	M.Central	JSG Y LOS-123	LA_TIRINGUCHA	Balsas
JSG Y LOS-53	CHUCANDIRO	M.Central	JSG Y LOS-124	B_JUAREZ	Balsas
JSG Y LOS-54	2K_S_CUAMIO	M.Central	JSG Y LOS-126	LAURELES	Balsas
JSG Y LOS-132	MORELIA	M.Central	JSG Y LOS-130	TZITZIO	Balsas
JSG Y LOS-133	2KN_MORELIA	M.Central	JSG-187	QUENCHENDIO	Balsas
JSG Y LOS-134	EL_SALITRE	M.Central	JSG-189	LAS_JUNTAS	Balsas
JSG Y LOS-86	GAVILANES	M.Central	JSG-190	LA_CEBITA	Balsas
JSG Y LOS-87	P_DALILA	M.Central	JSG-191	EL_DEVANADOR	Balsas
JSG Y LOS-88	F_VILLA	M.Central	JSG-192	TZITZIO	Balsas
JSG Y LOS-106	MAZATLAN	Balsas	JSG-193	PASO_ANCHO	Balsas
JSG Y LOS-107	ACAHUIZOTLA	Balsas	JSG-196	TARETAN	Balsas
JSG Y LOS-109	PALO_BLANCO	Balsas	C-15-78	QUERETANILLO	Balsas
JSG Y LOS-111	IXCATEOPAN	Balsas	C-16-78	K51_TEMASCAL-HU	Balsas
JSG Y LOS-112	K7_IXC-PACH	Balsas	JSG-183	AMATLAN_MOR	Balsas
JSG Y LOS-113	K55_IG-TELO	Balsas	JSG-197	SC_HONDURAS	Balsas
JSG Y LOS-114	RINCON_SAUCE	Balsas	JSG Y LOS-68	MANANTLAN	<i>Z.diploperennis</i>
JSG Y LOS-117	ALCHOLAO	Balsas	U DE G	LAS_JOYAS	<i>Z.diploperennis</i>
JSG Y LOS-119	RANCHO_NUEVO	Balsas	JSG Y LOS-15	PIEDRA_ANCHA	<i>Z.perennis</i>
JSG Y LOS-121	K40_TELOL-AR	Balsas	JSG Y LOS-17	LA_MESA	<i>Z.perennis</i>
C-6-78	AHUHUETZINGO	Balsas	JSG Y LOS-63	LA_TINAJA	<i>Z.perennis</i>
C-7-78	EL_RINCON	Balsas	MAS-15	EL_SAUZ	Balsas
C-9-78	AHUACATITLAN	Balsas	MAS-13	LA_VENTANA	<i>Z.diploperennis</i>
C-11-78	K38_TELOL_AR	Balsas	MAS-18	VILLA_JIMENEZ	M.Central

Figura 8. Dendrograma de 102 accesiones de teocintle basado en 15 variables (Sánchez et al., 1998).



Los resultados de la Figura 8 indican que las razas Chalco y Mesa Central se relacionan entre sí, aunque con características propias que permiten su reconocimiento como grupos individuales. A diferencia de Chalco, Mesa Central muestra gran variación con algunas poblaciones más cercanas a Chalco y algunas a Balsas. La gran variación tanto dentro como entre poblaciones en Mesa Central también ha sido comunicada por Doebley et al. (1984) con base en datos de isoenzimas. Nobogame queda identificada como una raza diferente al resto y no como una simple variante dentro de *Zea mays* ssp. *mexicana* como lo proponen Iltis y Doebley (1980). Por su parte las poblaciones del estado de Durango se asocian claramente con Nobogame, aunque en otros estudios morfológicos se ha asociado más cercanamente a Mesa Central (Doebley e Iltis, 1980). Las poblaciones hasta ahora reconocidas como Balsas, incluyendo a las de los estados de Oaxaca, Morelos, Jalisco, Guerrero, Michoacán y México muestran el mayor grado de variación en relación al resto de los grupos estudiados. Estas poblaciones tienen una gran amplitud de adaptación, encontrándose desde los 250 hasta los 1900 msnm, en climas tipo BS, AC y Aw, con precipitaciones pluviales de 800 hasta 2000 mm anuales y temperaturas medias de 19 a 29 °C. Smith et al. (1982), Doebley (1990) y Sánchez et al. (1998) concuerdan en el sentido de que si Chalco, Mesa Central y Nobogame son reconocidas como razas, Balsas debería subdividirse con base en su distribución geográfica natural. Los grupos más claramente definidos dentro de Balsas corresponden al sur de Chilpancingo, Gro., Teloloapan, Gro., sur del estado de México y este de Michoacán, Villa Purificación, Jal. y Cuenca del Río Atenguillo en Jalisco (ver Cuadro 16 y Figura 8). Por su parte, los teocintles perennes quedan siempre relacionados entre sí, sin una clara distinción entre los diploides y los tetraploides, con mayor cercanía a Nobogame y Durango, pero separados del resto de teocintles anuales.

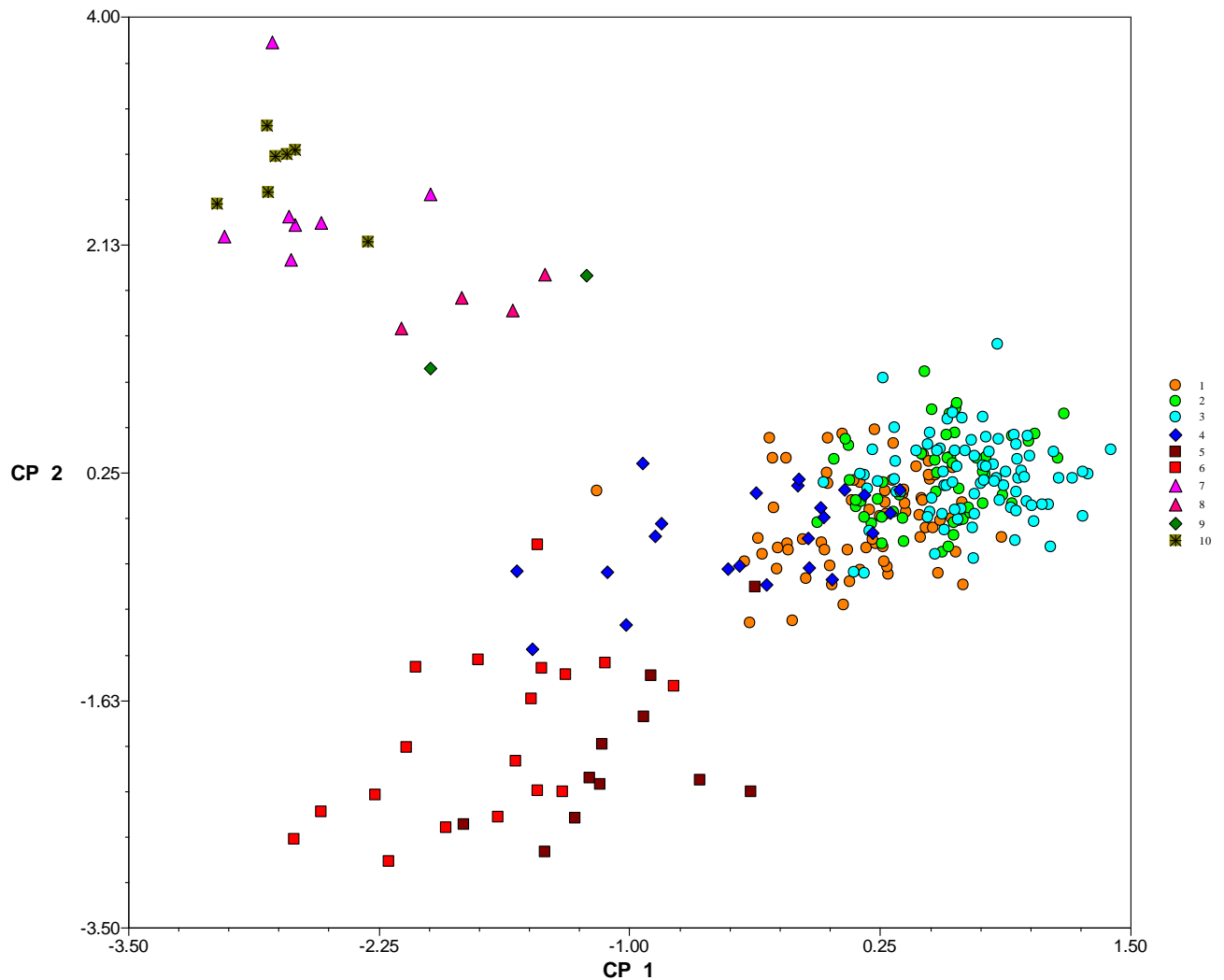
Bases de datos genéticos

1. Datos de isoenzimas (NCSU). La combinación de técnicas de electroforesis e histoquímicas han permitido descubrir las grandes cantidades de variación genética en forma de isoenzimas. Las isoenzimas son las múltiples variantes moleculares de enzimas controladas genéticamente para un locus en particular. Los protocolos de laboratorio para el género *Zea* fueron implementados a finales de la década de 1970 en la Universidad Estatal de Carolina del Norte por Goodman y Stuber (Stuber et al., 1988). El procedimiento general se basa en la existencia de variación debida a tamaños de las moléculas y diferencias en carga eléctrica; las variantes enzimáticas se determinan por electroforesis en geles de almidón. Los datos reportados aquí se basan en la extracción de enzimas de tejidos de coleótilos de plántulas de cinco días de edad desarrolladas en la obscuridad. Los protocolos de laboratorio y determinación de las variantes enzimáticas fueron descritos por Stuber et al. (1988). Para la gran mayoría de alelos encontrados en maíz y teocintle, se llevaron cabo pruebas de alelismo; la gran mayoría de variantes están controlados por un locus y los alelos se expresan de manera codominante, sin embargo, varios loci presentan alelos nulos (alelos con falta de actividad enzimática) los cuales son recesivos. Estas situaciones fueron tomadas en cuenta para calcular las frecuencias alélicas.

La base de datos usada en este trabajo involucra 3792 plantas de 281 accesiones y 21 loci de los sistemas: Acid phosphatase (ACP), Alcohol dehydrogenase (ADH), Catalase (CAT), Endopeptidase (EP), Esterase (EST), β -Glucosidase (GLU), Glutamate-oxaloacetate transaminase (GOT), Isocitrate dehydrogenase (IDH), Malate dehydrogenase (MDH), Malic enzyme (ME), 6-Phosphogluconate dehydrogenase (PGD), Phosphoglucomutase (PGM) and Phosphohexose isomerase (PHI). Los datos fueron proporcionados por el Dr. Major M. Goodman (Department of Crop Science, North Carolina State University, Raleigh, NC, USA). Se calcularon las frecuencias alélicas por raza y las distancias genéticas con base en Nei et al. (1983) y Latter (1972).

Con las frecuencias alélicas se llevó a cabo un análisis de componentes principales, cuyos resultados se presentan gráficamente en la Figura 9. Con las distancias genéticas se llevó a cabo un análisis de agrupamiento con base en el método Neighbor-joining de Saitou y Nei (1987). La confiabilidad de los patrones de interrelaciones se basó en la propuesta del Felsenstein (1985), es decir, elaborar un análisis de consenso basado en las pruebas de permutación (1000 repeticiones); la gráfica resultante incluye el porcentaje de ocurrencia de las unidades taxonómicas, o razas, en el grupo de referencia (Figura 10 a).

Figura 9. Análisis de componentes principales de frecuencias alélicas



Los símbolos indican: (1) maíz de valles altos, (2) maíz de zonas intermedias, (3) maíz de zonas tropicales, (4) Teocintle Balsas, (5) Teocintle Chalco, (6) Teocintle Mesa Cental, Durango y Nabogame, (7) *Zea diploperennis*, (8) *Zea perennis*, (9) Teocintle Huehuetenango y (10) *Zea luxurians* y *Zea Nicaraguensis*.

El primer componente de la Figura 9 explica un 27% de la variación, el segundo 14% y el tercero 7.5%. Es clara la separación entre las secciones *Zea* y *Luxuriantes* (teocintles perennes, *Zea luxurians* y *Zea nicaraguensis*) a través del componente 1. Es también evidente la separación, en forma general entre el teocintle y el maíz. Por otra parte, existe un grupo de poblaciones de teocintle de la región del Balsas que tiene una diversidad alélica similar a ciertas razas de maíz. Las poblaciones de teocintle que se encuentran dentro del grupo de razas de maíz provienen de La Lima y El Palmar en Jalisco, Amates Grandes, Gro., Tzitzio, Mich., San Cristobal Honduras, Oax. y tres poblaciones de las cercanías de Valle de Bravo, Méx. Algunas razas de maíz

cercanamente relacionadas a teocintle son Chalqueño, Mixteco, Cónico, Elotes Cónicos, Complejo Serrano de Jalisco, Palomero de Chihuahua y Azul.

Las figuras 10a, 10b y 10c presentan los resultados del análisis filogenético basado en el método Neighbor-Joining y la distancia de Latter (1972). Todos los grupos raciales de maíz quedan asociados con gran claridad, con un soporte estadístico superior al 70%; las poblaciones de teocintle de la raza Balsas distribuidas en Michoacán, Teloloapan, Oaxaca, México, Huetamo y Jalisco son basales a todas las razas de maíz sugiriendo que evolucionaron de este tipo de teocintle en alguna de estas áreas. De acuerdo a la Figura 10c, el tiempo que pudo haber transcurrido durante la diversificación de los teocintles es mucho mayor que el ocurrido desde el origen del maíz y su diversificación en las razas actuales. Antes de estos eventos, la diversificación del teocintle parece haber ocurrido dando lugar a dos ramas principales: la sección Luxuriantes incluyendo *Zea diploperennis*, *Zea perennis*, *Zea luxurians*, *Zea nicaraguensis* y *Zea mays* ssp. *huehuetenangensis*, pudiendo haber tenido alguna influencia importante en los teocintles de Morelos y Huitzuco, Gro. Por otra parte, se diversificaron todos los tipos de teocintle incluidos en la ssp. *mexicana*, los que probablemente dieron origen a algunas formas de la raza Balsas del sur de Chilpancingo.

Figura 10a. Relaciones filogenéticas con base en frecuencias de Isoenzimas. Distancia de Letter (1972).

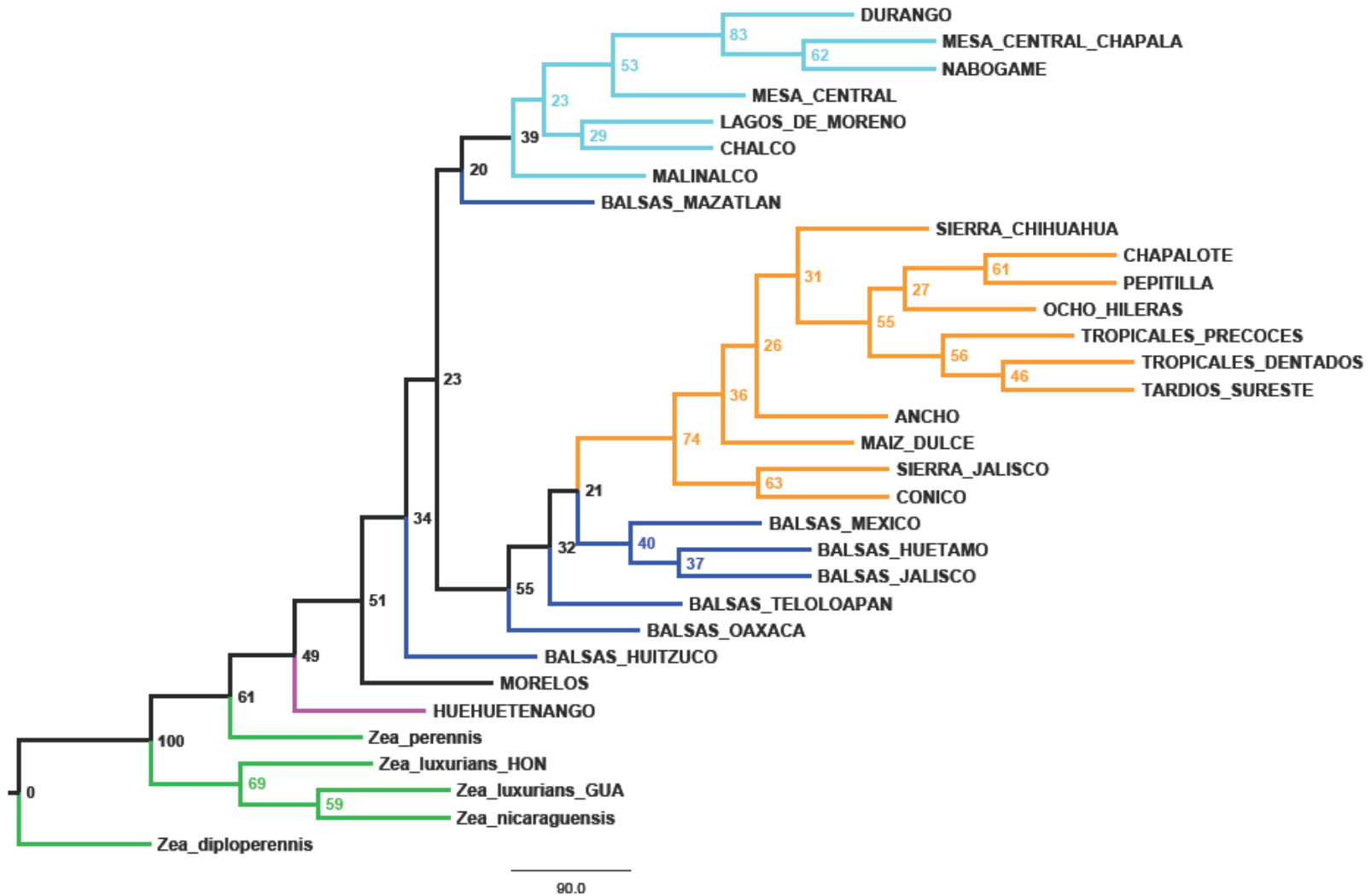


Figura 10b. Relaciones filogenéticas con base en frecuencias de Isoenzimas. Distancia de Letter (1972).

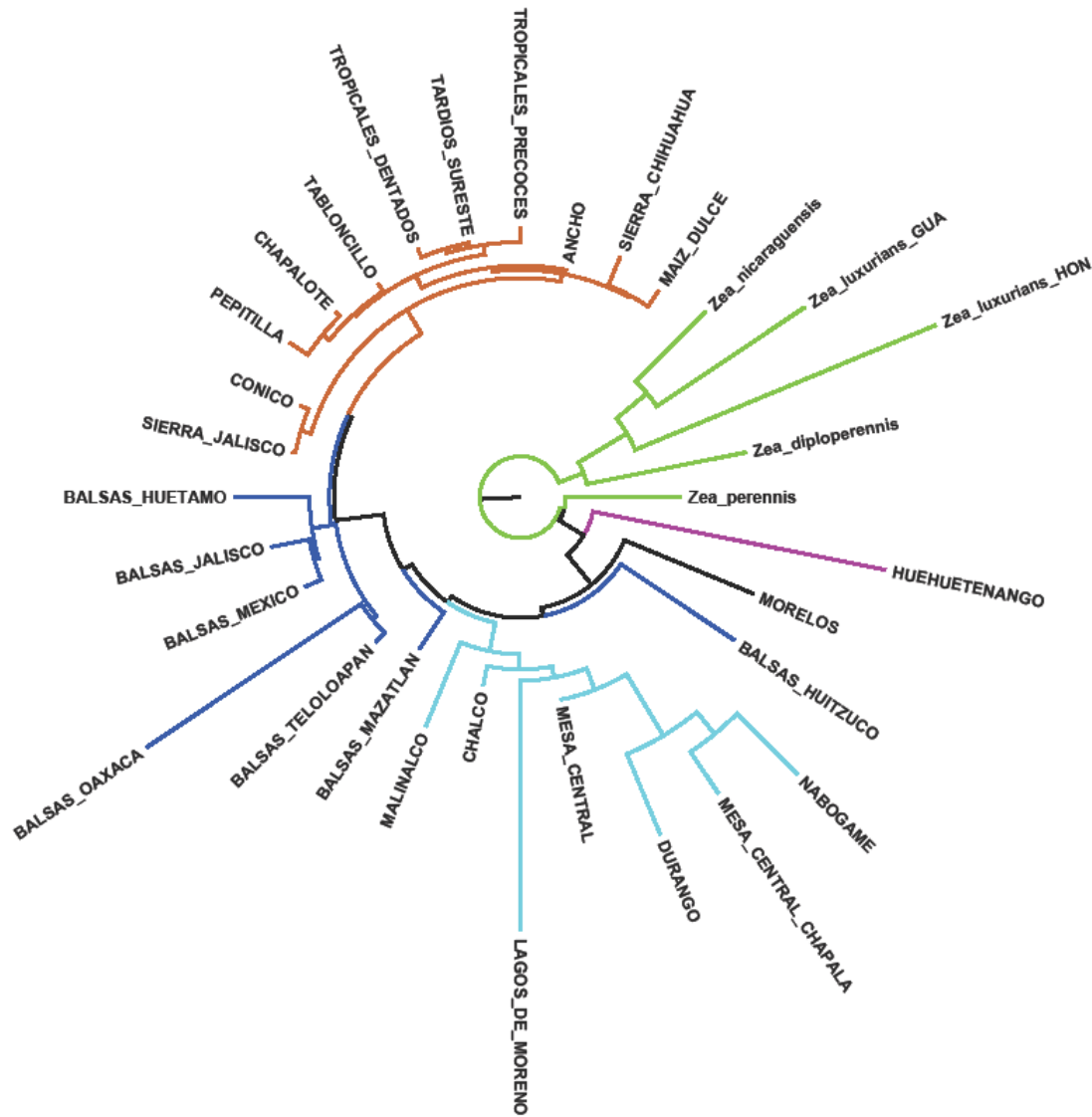


Figura 10c. Relaciones filogenéticas con base en frecuencias de Isoenzimas. Distancia de Letter (1972).



0.06

Diversidad isoenzimática

Los estadísticos de diversidad de las razas y poblaciones de maíz y teocintle se presentan en los cuadros 17 al 20. Los valores más altos de diversidad genética y riqueza alélica correspondieron al teocintle de la raza Balsas (*Zea mays* ssp. *parviglumis* (*Zp*)) de los estados de Guerrero, México y Michoacán y las poblaciones de las razas de la Mesa Central y Chalco (*Zea mays* ssp. *mexicana* (*Zm*)). Los valores más bajos de las estadísticas de la diversidad genética se encuentra en teocintes de Guatemala (*Zea luxurians* y *Zea mays* ssp. *huehuetenangensis*) y Balsas de Jalisco.

Cuadro 17. Medias de diversidad isoenzimática en teocintle. Número de alelos por población (NA_P), número de alelos por grupo (NA_G), loci polimórficos (L_P), diversidad genética por población (H_p) y diferenciación genética relativa (G_{pg}).

Grupo Racial	No. poblaciones	NA_P	NA_G	$L_P(\%)$	H_p	G_{pg}
Chalco (<i>Zm</i>)	10	42	81	66	0.242	0.211
Mesa Central (<i>Zm</i>)	10	45	91	67	0.270	0.228
Nabogame (<i>Zm</i>)	2	35	39	57	0.215	0.130
Este de Jalisco (<i>Zm</i>)	5	38	56	60	0.205	0.197
Balsas (<i>Zp</i>)	14	45	122	62	0.228	0.187
Sur de Guerrero (<i>Zp</i>)	3	53	85	81	0.325	0.064
Balsas Jalisco (<i>Zp</i>)	8	37	79	49	0.157	0.340
<i>Zea perennis</i>	4	37	56	57	0.237	0.184
<i>Zea diploperennis</i>	7	38	55	63	0.230	0.188
<i>Zea luxurians</i>	7	32	56	38	0.114	0.318
Huehuetenango	2	34	42	43	0.148	0.082

Dentro de poblaciones, la mayor diversidad, estimada con base en número de alelos y heterocigosidad esperada ocurrió (Cuadro 20) en las poblaciones de Mazatlán, El Salado y El Rincón al sur de Chilpancingo y Teloloapan en Guerrero; en Opopeo, Uriangato, Copándaro y Chucándiro en Michoacán. Las poblaciones con menor diversidad se ubicaron en su mayoría en Guatemala y en el estado de Jalisco; de manera similar la mayor diferenciación genética correspondió a dichas poblaciones.

Por su parte, las razas de maíz de México muestran gran variación respecto a los estadísticos de diversidad (Cuadro 18). Las razas de los grupos Chapalote y Tropicales Precoces así como los híbridos comerciales mostraron los menores valores de diversidad, mientras que las razas de los grupos Cónico, Ocho Hileras y Tropicales Dentados presentaron los mayores valores. La mayoría de accesiones con valores bajos de diversidad corresponden a razas de usos especiales usadas como elotes, palomitas, Maíz Dulce, y pinoles; varias poblaciones se cultivan en pequeñas parcelas y la semilla para el ciclo siguiente proviene de muestras pequeñas de mazorcas. Entre los menores valores de diversidad a nivel de razas (Cuadro 19) se encuentran Gordo, Dulcillo del

Noroeste, Harinoso de Ocho, Tabloncillo Perla, Jala y Nal-Tel. Los mayores valores de diversidad ocurrieron en Tuxpeño Norteño, Tuxpeño, Chalqueño, Celaya, Cónico, Cónico Norteño, Mixteco y Negroito.

Cuadro 18. Medias de diversidad isoenzimática en grupos raciales de maíz de México. Número de alelos por población (NA_P), número de alelos por grupo (NA_G), loci polimórficos (L_P), diversidad genética por población (H_p) y diferenciación genética relativa (G_{pg}).

Grupo racial	Razas	NA_P	NA_G	$L_P(\%)$	H_p	G_{pg}
Chapalote	4	50	68	68	0.209	0.064
Cónico	14	61	139	77	0.246	0.069
Ocho hileras	12	63	149	79	0.228	0.072
Tardíos del sureste	9	59	111	77	0.244	0.061
Sierra de Chihuahua	4	61	87	71	0.222	0.028
Dentados Tropicales	9	60	126	80	0.243	0.071
Tropicales Precoces	10	52	117	72	0.222	0.099
Híbridos de México	35	27	57	58		

Cuadro 19. Diversidad genética dentro de razas de maíz de México. 21 loci isoenzimáticos.

Nombre	Muestra	Loci polimórficos	Alelos/ loci polimórfico	Alelos Total	He	He corregida	Fsg
Apachito	36	0.667	3.857	61	0.241	0.238	0.082
Azul	48	0.714	3.400	57	0.225	0.223	0.140
Cristalino de Chihuahua	36	0.667	3.214	52	0.229	0.226	0.128
Gordo	36	0.667	3.286	53	0.206	0.204	0.214
Palomero de Chihuahua	48	0.714	3.200	54	0.273	0.270	0.000
Arrocillo Amarillo	60	0.810	3.529	64	0.264	0.262	0.101
Cacahuacintle	48	0.762	3.313	58	0.243	0.241	0.172
Chalqueno	48	0.762	3.813	66	0.280	0.277	0.048
Complejo Serrano de Jalisco	60	0.810	3.529	65	0.241	0.239	0.180
Conico	48	0.857	3.222	61	0.268	0.265	0.090
Conico Norteno	36	0.714	3.267	55	0.276	0.272	0.065
Elotes Conicos	36	0.762	3.188	56	0.264	0.260	0.107
Maiz Dulce	48	0.762	3.125	55	0.234	0.232	0.204
Mixteco	48	0.905	3.368	66	0.288	0.285	0.022
Mountain Yellow	48	0.762	3.250	57	0.238	0.235	0.192
Mushito (Michoacan)	36	0.762	3.438	60	0.231	0.228	0.216
Palomero de Jalisco	36	0.714	3.600	60	0.243	0.239	0.178
Palomero Toluqueno	48	0.762	3.125	55	0.227	0.224	0.230
Uruapeno	12	0.667	3.000	49	0.254	0.244	0.163
Zamorano Amarillo	60	0.857	4.000	76	0.266	0.264	0.093
Chapalote	36	0.619	3.385	52	0.220	0.217	0.067
Dulcillo del Noroeste	48	0.571	2.833	43	0.178	0.176	0.242
Elotero de Sinaloa	36	0.619	2.769	44	0.213	0.210	0.097
Maiz Blando de Sonora	48	0.762	3.000	53	0.196	0.194	0.166

Onaveno	48	0.762	3.188	56	0.227	0.225	0.031
Reventador	36	0.714	3.067	52	0.252	0.248	0.000
Ancho	60	0.905	3.526	72	0.254	0.251	0.042
Bofo	36	0.762	2.938	52	0.225	0.222	0.156
Bolita	36	0.810	3.059	56	0.263	0.259	0.011
Elotes Occidentales	60	0.810	3.118	58	0.220	0.219	0.167
Harinoso de Ocho	12	0.429	2.222	32	0.180	0.172	0.344
Negrito	24	0.762	3.000	53	0.277	0.272	0.000
Tablilla De Ocho	60	0.857	3.667	69	0.262	0.260	0.010
Tabloncillo	48	0.714	3.067	52	0.226	0.223	0.148
Tabloncillo Perla	36	0.667	3.143	51	0.201	0.198	0.245
Celaya	48	0.810	3.353	61	0.261	0.258	0.112
Choapaneco	60	0.810	2.824	53	0.239	0.237	0.186
Pepitilla	48	0.810	3.294	60	0.225	0.222	0.235
Tepecintle	48	0.810	3.000	55	0.252	0.250	0.142
Tuxpeno	48	0.857	3.167	60	0.266	0.263	0.095
Tuxpeno Norteno	72	0.857	3.333	63	0.298	0.296	-0.017
Vandeno	48	0.762	3.250	57	0.236	0.234	0.196
Comiteco	36	0.762	2.938	52	0.235	0.232	0.169
Coscomatepec	48	0.667	3.429	55	0.268	0.265	0.048
Dzit Bacal	36	0.762	3.000	53	0.243	0.240	0.139
Jala	36	0.667	3.000	49	0.203	0.200	0.281
Mixeno	12	0.619	2.846	45	0.233	0.223	0.199
Motozinteco	36	0.714	3.133	53	0.231	0.228	0.181
Nal-Tel De Altura	48	0.810	3.353	61	0.266	0.263	0.054
Serrano Mixe	24	0.762	3.000	53	0.268	0.262	0.058
Negro de Chimaltenango	24	0.667	2.357	40	0.227	0.222	0.204
Olotillo	48	0.810	3.412	62	0.248	0.245	0.120
Oloton	36	0.810	3.000	55	0.256	0.253	0.093
Tehua	36	0.857	2.889	55	0.253	0.250	0.104
Conejo	48	0.762	2.750	49	0.223	0.221	0.084
Nal-Tel	48	0.524	3.364	47	0.168	0.167	0.309
Raton	48	0.810	2.941	54	0.254	0.251	0.000
Zapalote Chico	48	0.810	2.824	52	0.229	0.227	0.060
Zapalote Grande	36	0.619	3.000	47	0.218	0.215	0.108

Cuadro 20. Diversidad isoenzimática dentro de accesiones de teocintle con base en 21 loci.

Raza/Especie	Colecta	Sitio	Municipio	Estado	Plantas	Alelos Total	Loci polimórficos	Alelos/loci polimórfico	Ho	Hs	Fsg	Fis
Balsas	ILTIS & COCHRANE 78	km 103 Iguala-Arcelia	Acapetlahuaya	Guerrero	12	37	0.476	2.600	0.171	0.197	0.346	0.135
Balsas	W-71-2	km 75 Teloaloapan-Arcelia	Arcelia	Guerrero	12	52	0.667	3.214	0.238	0.282	0.066	0.156
Balsas	BEADLE S-4	Palo Blanco	Chilpancingo	Guerrero	12	57	0.857	3.000	0.272	0.340	-0.125	0.200
Balsas	JSG Y W-305	Paso Morelos	Huitzucó	Guerrero	24	46	0.571	3.083	0.219	0.272	0.099	0.193
Balsas	BEADLE S-2	El Salado	Mochitlán	Guerrero	12	49	0.714	2.867	0.258	0.313	-0.038	0.177
Balsas	K-69-14	El Rincon	Mochitlán	Guerrero	12	53	0.857	2.778	0.232	0.322	-0.068	0.281
Balsas	K-77-13	km 53 Iguala-Teloaloapan	Teloaloapan	Guerrero	12	47	0.619	3.000	0.171	0.269	0.109	0.365
Balsas	GUZMAN S-1	La Huertita	Casimiro Castillo	Jalisco	12	31	0.476	2.000	0.107	0.103	0.660	-0.044
Balsas	PUGA 11065	El Palmar (Cerro La Mesa)	Ejutla	Jalisco	24	36	0.524	2.364	0.103	0.130	0.571	0.204
Balsas	JSG ET AL.-298	Ciénega de los Ahumada	Guachinango	Jalisco	25	46	0.619	2.923	0.143	0.194	0.356	0.263
Balsas	JSG Y LOS-43	El Tablillo	Guachinango	Jalisco	24	51	0.762	2.875	0.184	0.255	0.157	0.277
Balsas	GUZMAN & ANAYA 32	El Saucito	Jilotlán	Jalisco	16	37	0.476	2.600	0.155	0.173	0.426	0.107
Balsas	COBIA S.N.	Agua Caliente	Juchitlán	Jalisco	12	31	0.381	2.250	0.083	0.120	0.602	0.306
Balsas	ILTIS ET AL.28888	La Lima	Tolimán	Jalisco	12	35	0.524	2.273	0.179	0.194	0.356	0.082
Balsas	ILTIS & NEE 1480	Jirosto	Villa Purificación	Jalisco	22	26	0.190	2.250	0.054	0.085	0.720	0.360
Balsas	K-67-20	Santo Tomás	Santo Tomás	México	11	47	0.667	2.857	0.186	0.245	0.189	0.239
Balsas	K-67-17	El estanco	Tejupilco de Hidalgo	México	12	52	0.714	3.067	0.214	0.220	0.273	0.024
Balsas	K-67-22	km 3 Tingambato-Tuzantla	Tuzantla	México	12	47	0.762	2.625	0.172	0.236	0.218	0.270
Balsas	K-67-13	Quenchendio	Huetamo	Michoacán	12	40	0.619	2.462	0.174	0.211	0.300	0.175
Balsas	JSG-196	Las Colonias	Taretan	Michoacán	25	39	0.524	2.636	0.142	0.178	0.410	0.203
Balsas	ILTIS & COCHRANE 308	Tzitzio	Tzitzio	Michoacán	14	45	0.619	2.846	0.099	0.177	0.413	0.443
Balsas	K-67-15	km 127 Huetamo-Morelia	Tzitzio	Michoacán	12	47	0.571	3.167	0.198	0.243	0.194	0.184
Balsas	JSG-197	San Cristobal Honduras	San Pedro Juchatengo	Oaxaca	24	35	0.429	2.556	0.092	0.129	0.573	0.287
Chalco	K-68-2	San Mateo	Xochimilco	D.F.	12	43	0.667	2.571	0.202	0.270	0.090	0.251
Chalco	ILTIS & DOEBLEY 401	Chalco	Chalco	México	12	44	0.762	2.438	0.226	0.268	0.099	0.155
Chalco	JSG ET AL.-319	Chapultepec	Chapultepec	México	25	46	0.714	2.667	0.194	0.231	0.223	0.158
Chalco	DOEBLEY 482	Los Reyes	La Paz	México	12	42	0.667	2.500	0.214	0.246	0.170	0.130
Chalco	ILTIS ET AL.769	Los Reyes	La Paz	México	12	36	0.571	2.250	0.187	0.214	0.278	0.129
Chalco	DOEBLEY 479	Boyeros	Texcoco	México	9	41	0.667	2.429	0.159	0.200	0.326	0.207
Chalco	DOEBLEY 481	Boyeros	Texcoco	México	10	39	0.571	2.500	0.233	0.236	0.205	0.012
Chalco	ILTIS & COCHRANE 178	Tlalmanalco	Tlalmanalco	México	12	42	0.667	2.500	0.194	0.223	0.250	0.127
Chalco	PRIOR S.N.	Patambicho	Tzintzuntzan	Michoacán	12	33	0.524	2.091	0.131	0.208	0.300	0.369
Chalco	JSG-194	Opopeo	Villa escalante	Michoacán	25	41	0.619	2.538	0.200	0.269	0.093	0.257
Chalco	JSG ET AL.-316	Km 3 El Seco-Coatepec	San Salv. El Seco	Puebla	25	49	0.762	2.750	0.268	0.319	-0.075	0.160
Huehuetenango	ILTIS & LIND G-119	San Antonio Huista	Huehuetenango	Guatemala	14	28	0.286	2.167	0.126	0.122	0.265	-0.033
Huehuetenango	ILTIS & LIND G-120	San Antonio Huista	Huehuetenango	Guatemala	12	39	0.571	2.500	0.111	0.174	-0.052	0.363
Mesa Central	DOEBLEY 625	Durango	Durango	Durango	12	42	0.571	2.750	0.214	0.252	0.292	0.150
Mesa Central	K-69-2	Manuel Doblado	Manuel Doblado	Guanajuato	12	40	0.619	2.462	0.190	0.238	0.330	0.201

Mesa Central	K-69-7	Uriangato-Moroleon	Uriangato	Guanajuato	12	41	0.667	2.429	0.167	0.259	0.272	0.357
Mesa Central	JSG Y LOS-4	San Jerónimo	Ayotlán	Jalisco	25	40	0.571	2.583	0.126	0.182	0.488	0.307
Mesa Central	JSG Y LOS-5	San Jerónimo	Ayotlán	Jalisco	24	41	0.762	2.250	0.144	0.218	0.387	0.342
Mesa Central	PUGA 11066	10 km SW Degollado	Degollado	Jalisco	31	29	0.333	2.143	0.092	0.124	0.652	0.256
Mesa Central	GUZMAN & PEREZ 110	La Estancia	Lagos de Moreno	Jalisco	12	29	0.333	2.143	0.111	0.131	0.631	0.154
Mesa Central	JSG Y LOS-159	Malinalco	Malinalco	México	24	51	0.714	3.000	0.183	0.272	0.099	0.327
Mesa Central	JSG Y LOS-53	Chucándiro	Chucándiro	Michoacán	50	57	0.762	3.250	0.252	0.327	0.082	0.227
Mesa Central	K-69-5	Chucándiro	Chucándiro	Michoacán	12	50	0.810	2.706	0.254	0.319	0.105	0.203
Mesa Central	K-69-3	Churintzio	Churintzio	Michoacán	15	40	0.714	2.267	0.184	0.257	0.279	0.283
Mesa Central	JSG Y LOS-75	5-7 km SW Cojumatlán	Cojumatlán	Michoacán	24	38	0.619	2.308	0.149	0.245	0.312	0.391
Mesa Central	JSG Y JLRD-344	San Agustín del Maíz	Copándaro	Michoacán	50	62	0.857	3.278	0.210	0.325	0.086	0.356
Mesa Central	ILTIS & COCHRANE 276	Quinceo	Morelia	Michoacán	12	43	0.762	2.375	0.266	0.289	0.189	0.079
Mesa Central	K-69-9	Puruándiro	Puruándiro	Michoacán	12	43	0.667	2.571	0.242	0.292	0.178	0.172
Mesa Central	JSG-183	Amatlán	Tepoztlán	Morelos	25	47	0.714	2.733	0.193	0.256	0.151	0.247
Nobogame	BEADLE S-1	Nabogame	Guadalupe y Calvo	Chihuahua	15	36	0.667	2.071	0.194	0.272	-0.072	0.288
Nobogame	K-1-78	Nabogame	Guadalupe y Calvo	Chihuahua	15	33	0.476	2.200	0.133	0.157	0.381	0.152
<i>Zea diploperennis</i>	GUZMAN 1120	Las Joyas	Cuaautitlán	Jalisco	26	42	0.762	2.313	0.161	0.259	0.121	0.378
<i>Zea diploperennis</i>	GUZMAN 777	La Ventana	Cuaautitlán	Jalisco	10	40	0.667	2.357	0.214	0.244	0.173	0.120
<i>Zea diploperennis</i>	ILTIS ET AL.1155	Rincon de Manantlán	Cuaautitlán	Jalisco	7	31	0.476	2.000	0.184	0.191	0.352	0.038
<i>Zea diploperennis</i>	ILTIS ET AL.1190	Manantlán	Cuaautitlán	Jalisco	11	41	0.762	2.250	0.208	0.273	0.072	0.240
<i>Zea diploperennis</i>	ILTIS ET AL.1250	Las Joyas	Cuaautitlán	Jalisco	12	38	0.619	2.308	0.127	0.226	0.232	0.439
<i>Zea diploperennis</i>	ILTIS ET AL.1375	Las Joyas	Cuaautitlán	Jalisco	12	38	0.524	2.545	0.147	0.205	0.303	0.284
<i>Zea diploperennis</i>	ILTIS ET AL.2265A	Las Joyas	Cuaautitlán	Jalisco	12	39	0.571	2.500	0.115	0.210	0.288	0.451
<i>Zea luxurians</i>	ILTIS G-42	Ipala	Chiquimula	Guatemala	21	32	0.381	2.375	0.050	0.107	0.438	0.534
<i>Zea luxurians</i>	ILTIS G-27	El Tablón	Jutiapa	Guatemala	12	30	0.381	2.125	0.032	0.085	0.552	0.627
<i>Zea luxurians</i>	ILTIS G-36	El Progreso	Jutiapa	Guatemala	21	34	0.476	2.300	0.088	0.129	0.322	0.315
<i>Zea luxurians</i>	ILTIS G-38	Agua Blanca	Jutiapa	Guatemala	23	34	0.429	2.444	0.104	0.150	0.211	0.311
<i>Zea luxurians</i>	ILTIS G-5	El Progreso	Jutiapa	Guatemala	34	32	0.381	2.375	0.060	0.118	0.379	0.490
<i>Zea luxurians</i>	GALINAT 2076-B	San Antonio de Padua	Choluteca	Honduras	17	26	0.190	2.250	0.045	0.063	0.667	0.292
<i>Zea nicaraguensis</i>	ILTIS 30919	3 km NW Apacunca	Chinandega	Nicaragua	25	33	0.429	2.333	0.086	0.149	0.218	0.424
<i>Zea perennis</i>	GUZMAN 1388	Piedra Ancha	Ven. Carranza	Jalisco	24	42	0.667	2.500	0.238	0.243	0.169	0.020
<i>Zea perennis</i>	COLLINS S.N.	1.6 km S Ciudad Guzmán	Zapotlán el Grande	Jalisco	12	31	0.429	2.111	0.341	0.205	0.300	-0.667
<i>Zea perennis</i>	GUZMAN S-2	Los Depósitos	Zapotlán el Grande	Jalisco	24	35	0.571	2.167	0.337	0.237	0.190	-0.423
<i>Zea perennis</i>	ILTIS ET AL.1050	Los Depósitos	Zapotlán el Grande	Jalisco	24	41	0.619	2.538	0.274	0.261	0.106	-0.047

Estructura genética

La estructura genética se estudió con la finalidad de cuantificar los niveles de diversidad genética entre grupos y dentro de grupos raciales. Los resultados se presentan en los cuadros 21 y 22 para maíz y teocintle, respectivamente; en cada caso se presentan dos modelos, el Modelo I divide la variación entre grupos, entre poblaciones dentro de grupos y entre individuos dentro de poblaciones. El modelo II incluye las divisiones del Modelo I además de la variación dentro de individuos para los loci involucrados.

Los estadísticos F se relacionan con las hipótesis acerca de la diferenciación a diferentes niveles; por ejemplo F_{ST} se refiere a la hipótesis acerca de la diferenciación entre individuos dentro de las poblaciones. Cuando los valores de los estadísticos F tienden a 1, entonces no existe flujo genético entre los individuos, poblaciones o sub-poblaciones; por el contrario, valores cercanos a cero indicarán niveles muy altos de flujo genético, es decir no existe diferenciación.

Cuadro 21. Análisis de varianza (AMOVA) de datos de isoenzimas. Razas de maíz de México.

Fuente de variación	Modelo I			Modelo II		
	G.L.	Suma de Cuadrados	Porcentaje de variación	G.L.	Suma de Cuadrados	Porcentaje de variación
Entre Grupos	6	495.4	3.25	6	495.4	3.26
Entre Poblaciones dentro de grupos	52	890.1	6.08	52	890.1	5.77
Entre Individuos Dentro de Poblaciones	4981	12775.7	90.67	2461	8129.7	25.80
Dentro de Individuos				2520	4646.0	65.17
Total	5039	14161.1		5039	14161.1	

F_{ST} :	0.09329	F_{IS} :	0.28361
F_{SC} :	0.06281	F_{SC} :	0.05962
F_{CT} :	0.03253	F_{CT} :	0.03256
		F_{IT} :	0.34825

Los resultados del AMOVA para las razas de maíz indican que existe una gran diferenciación genética; todos los niveles de variación considerados resultaron significativos. Del total de la variación genética, para el Modelo I, los mayores porcentajes (91%) correspondieron a la variación entre individuos dentro de las poblaciones, mientras que para el Modelo II, los mayores porcentajes ocurrieron dentro y entre individuos dentro de poblaciones, respectivamente. Aún cuando la variación entre grupos raciales y entre poblaciones dentro de los grupos fue significativa, no superaron juntos 10% de la variación total.

Cuadro 22. Análisis de varianza (AMOVA) de datos de isoenzimas. Poblaciones de teocintle.

Fuente de variación	Modelo I			Modelo II		
	G.L.	Suma de Cuadrados	Porcentaje de variación	G.L.	Suma de Cuadrados	Porcentaje de variación
Entre Grupos	7	2259.4	24.66	7	2259.4	24.66
Entre Poblaciones dentro de grupos	63	1879.9	18.85	63	1879.9	18.45
Entre Individuos Dentro de Poblaciones	2473	5741.5	56.49	1201	3499.0	14.00
Dentro de Individuos				1272	2242.5	42.90
Total	2543	9880.8		2543	9880.8	

FST :	0.43511	FIS :	0.24601
FSC :	0.25025	FSC :	0.24488
FCT :	0.24656	FCT :	0.24659
		FIT :	0.57105

A diferencia de lo encontrado en el análisis de las razas de maíz, la diferenciación entre grupos y la diferenciación entre poblaciones dentro de los grupos raciales de teocintle son importantes, relativos a la variación entre individuos dentro de poblaciones y dentro de individuos.

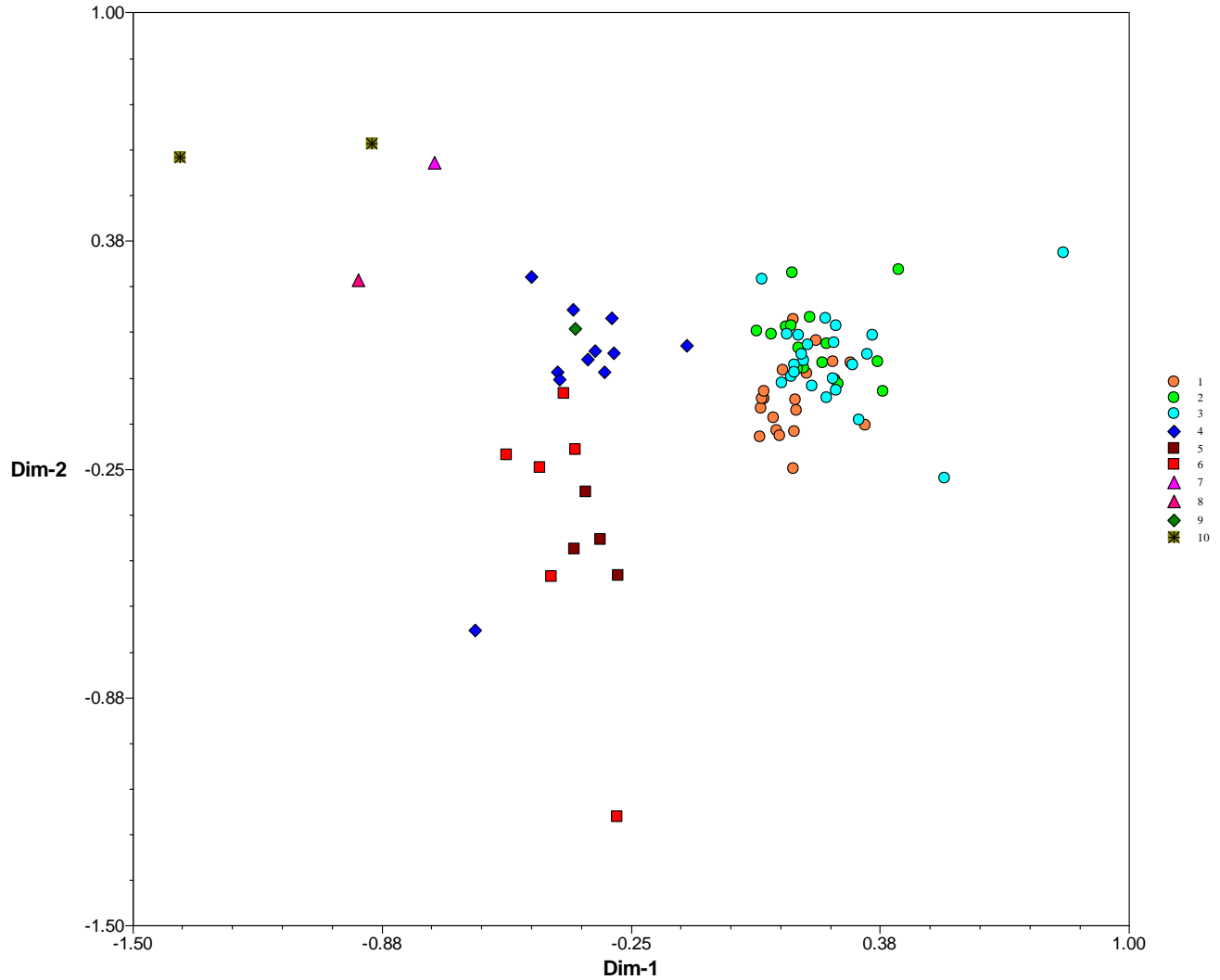
Algunos de los valores de diferenciación para los grupos respecto a la diversidad general y para las poblaciones respecto a los grupos raciales se encuentran en los cuadros 17 al 20, los cuales reflejan lo descrito anteriormente para los AMOVAs de los cuadros 21 y 22. Los resultados respecto a los valores de diferenciación del Cuadro 20 reflejan la fragmentación y reducción acelerada de varias poblaciones de teocintle de Jalisco y de algunas áreas de El Bajío; como consecuencia de la fragmentación de las poblaciones, la deriva genética y flujo genético limitado, se espera que los efectos de la endogamia causen fragilidad de las poblaciones y su desaparición en un período muy corto de tiempo.

2. Datos de SSRs: Los microsatélites o secuencias simples, consisten de secuencias repetidas, cuya unidad de repetición es entre una y cinco pares de bases tales como $(TG)_n$ o $(AAT)_n$. Los alelos en un locus determinado se identifican a través de amplificación via PCR y posteriormente por su migración relativa usando electroforesis; por lo regular se usa un testigo de peso molecular conocido para apoyar la identificación. Los microsatélites son codominantes, se heredan de manera Mendeliana simple, se consideran selectivamente neutrales y por lo general son altamente polimórficos en poblaciones naturales. Adicionalmente, una característica de gran valor de este tipo de marcadores es que los primers desarrollados en una especie pueden ser utilizados en taxa relacionados.

Los datos incluidos en este trabajo provienen de los estudios de Doebley y colaboradores disponible en línea de la página (http://www.panzea.org/data_sets.html). El ADN fue extraído de plantas individuales de acuerdo a lo descrito por Saghai-Marroof et al. (1984); las regiones de los microsatélites en el genoma fueron amplificadas por PCR con primers seleccionados de la lista publicada por Matsuoka *et al.* (2002). Las secuencias de los primers están disponibles en (www.agron.missouri.edu/ssr.html) Maize Genetics Data Base. Los productos PCR fueron separados por electroforesis capilar con un secuenciador automatizado equipado con el software de análisis de fragmentos de ADN, GENESCAN y GENOTYPER. El tamaño de los fragmentos de ADN fue calculado automáticamente y de manera uniforme para todas las muestras analizadas. Se incluyeron datos de 454 plantas y 92 SSRs distribuidos en los 10 cromosomas.

Dado que en el caso de SSRs ocurre gran polimorfismo, en este trabajo se detectaron 3805 alelos, es decir más de 40 alelos por locus. Debido a lo anterior, el método de componentes principales tiene serias limitantes en cuanto a requerimientos de memoria y tiempo para los cálculos por lo que es recomendable usar PCoA ya que se parte de la matriz de distancias genéticas (84x84) en lugar de una matriz de 3805 columnas. De manera similar que para los datos de isoenzimas, se calcularon las frecuencias génicas, las distancias genéticas de acuerdo a Nei et al. (1983) y Latter (1972) y se usó el método Neighbor-joining para estimar las relaciones filogenéticas entre las razas de maíz y teocintle.

Figura 11. Principal Coordinates Analysis (PCoA):



Los símbolos indican: (1) maíz de valles altos, (2) maíz de zonas intermedias, (3) maíz de zonas tropicales, (4) Teocintle Balsas, (5) Teocintle Chalco, (6) Teocintle Mesa Cental, Durango y Nabogame, (7) *Zea diploperennis*, (8) *Zea perennis*, (9) Teocintle Huehuetenango y (10) *Zea luxurians* y *Zea Nicaraguensis*.

La primera dimensión explica el 23% de la variación, la segunda el 11% y la tercera el 9.3%. De nueva cuenta, el maíz y el teocintle tienden a formar grupos con diferencias notorias, separados claramente por la dimensión-1. En este análisis no hay traslape entre maíz y teocintles. Aún cuando se pueden encontrar algunas diferencias entre las figuras 9 y 11, se mantienen las interrelaciones. Las razas de maíz se mantienen como un grupo muy compacto, con el teocintle de la región del Balsas como su pariente más cercano. *Zea mays* ssp. *mexicana* se mantiene intermedia respecto a la sección *Luxuriantes*.

Los valores de diversidad genética basados en los 92 SSRs, se presentan en los cuadros 23 y 24. Una limitante para los valores estimados es el número de plantas analizadas para cada raza; con todo y las limitaciones, los valores de diversidad mayores correspondieron, como en el caso de isoenzimas a la raza Balsas de teocintle, con los menores valores para las poblaciones fragmentadas de Villa Purificación Y Lagos de Moreno en Jalisco, San C. Honduras, Oax. y *Zea nicaraguensis*.

Los análisis filogenéticos basados en los 92 SSRs muestran básicamente los mismos resultados presentados por Matsuoka et al. (2002), es decir, todas las razas de maíz forman un grupo simple derivado de la raza Balsas de teocintle, específicamente de la región de Teloloapan, Gro. El soporte estadístico para este grupo simple es de 78%.

A diferencia del análisis con isoenzimas, los SSRs separan con gran claridad todas las razas y poblaciones de la *ssp. mexicana* de las poblaciones de la raza Balsas (*ssp. parviglumis*). De la misma manera que en el caso de isoenzimas, las poblaciones de teocintle se diversifican inicialmente en dos grupos: la sección Luxuriantes incluyendo *Zea diploperennis*, *Zea perennis*, *Zea luxurians*, *Zea nicaraguensis* y *Zea mays ssp. huehuetenangensis* y la subespecie *mexicana* que también incluye a las poblaciones de Morelos y Malinalco, Méx. Estas últimas dos poblaciones parecen ser híbridos entre *ssp. mexicana* y *ssp. parviglumis*, aunque podrían ser formas ancestrales que dieron origen a dichas subespecies, tal y como lo señaló Fukunaga et al. (2005). Otro aspecto que cabe resaltar es la relación estrecha entre los teocintles de Nabogame, Chihuahua y los de la región de la Ciénega de Chapala, incluyendo Churintzio; esta relación se mantiene tanto con el uso de isoenzimas como con los SSRs de las figuras 10a y 12a.

Figura 12a. Análisis filogenético con base a frecuencias alélicas de 92 SSRs (Distancias de Latter,1972).

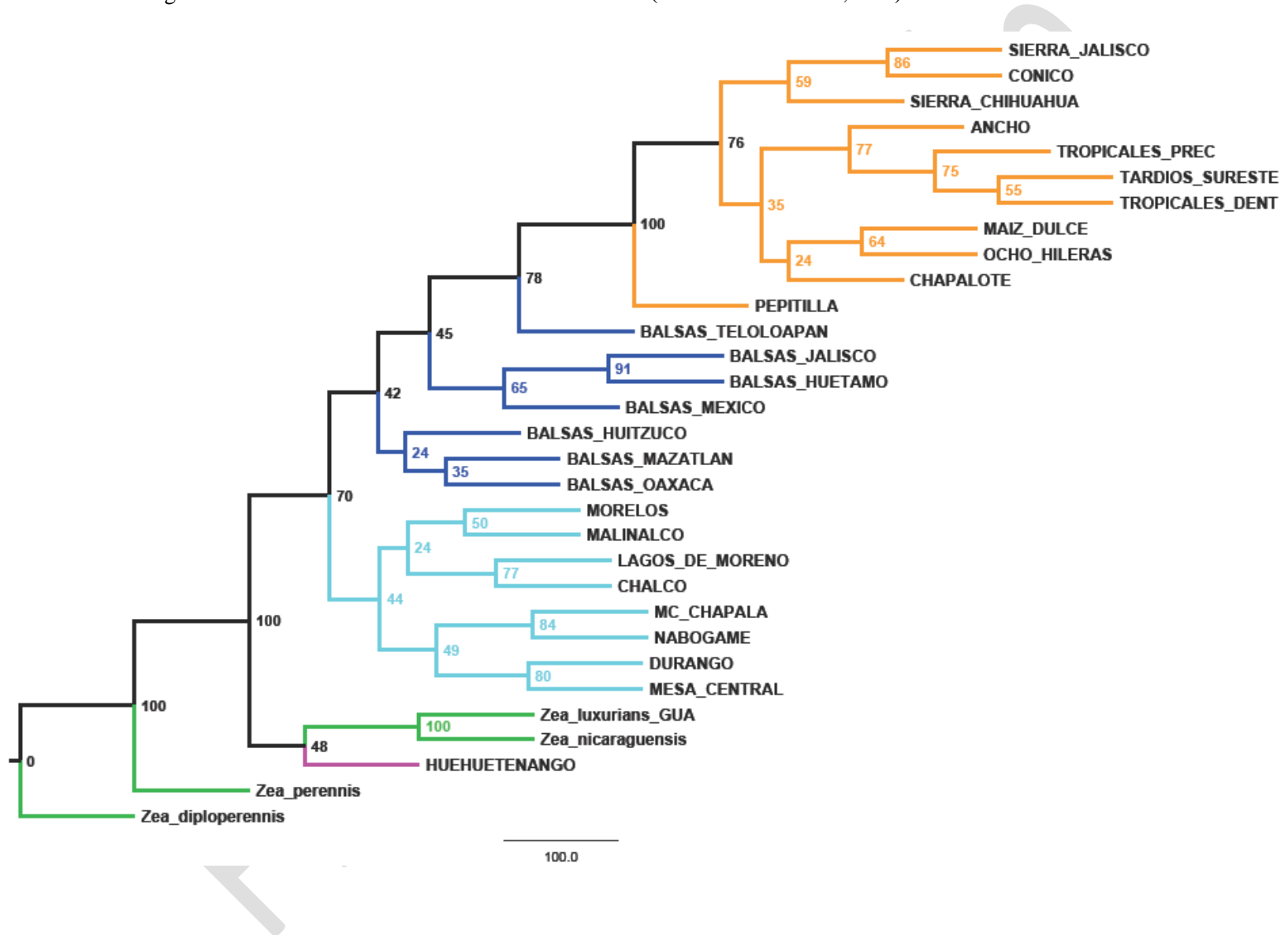


Figura 12b. Análisis filogenético con base a frecuencias alélicas de 92 SSRs (Distancias de Letter,1972).

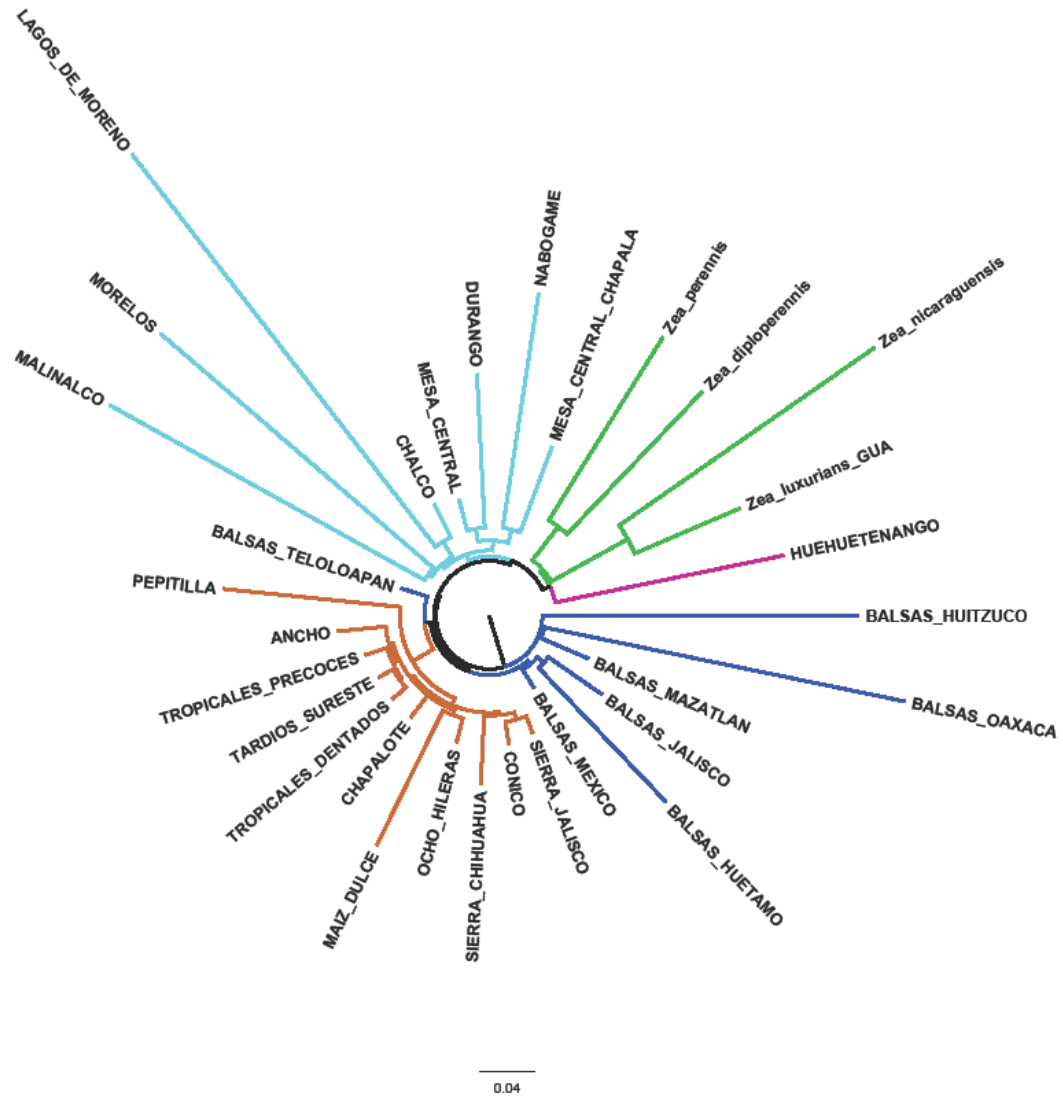
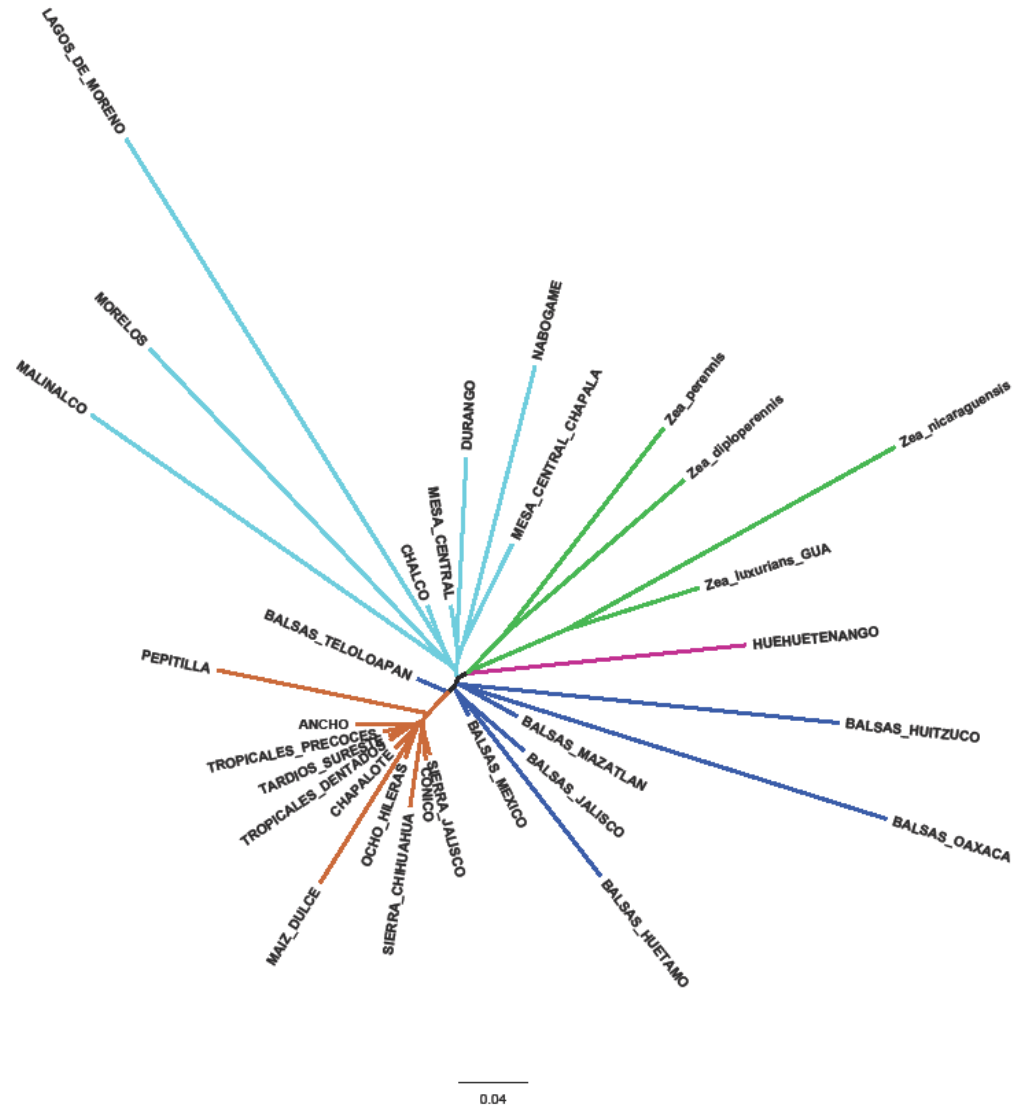


Figura 12c. Análisis filogenético con base a frecuencias alélicas de 92 SSRs (Distancias de Letter,1972).



Cuadro 23. Diversidad genética dentro de razas de maíz de México. 92 SSRs

Raza	No. Plantas	Alelos/ loci polimórfico	Alelos por locus	Alelos Total	Loci polimórficos	He	Gst
Apachito	4	4.2	4.1	379	0.967	0.740	0.057
Azul	5	4.8	4.7	436	0.989	0.744	0.051
Cristalino de Chihuahua	3	3.5	3.4	310	0.946	0.722	0.080
Gordo	4	4.2	4.1	377	0.978	0.738	0.060
Palomero Tipo Chihuahua	4	3.8	3.8	346	0.978	0.712	0.093
Arrocillo Amarillo	5	4.7	4.7	428	1.000	0.752	0.071
Cacahuacintle	4	4.2	4.1	373	0.967	0.753	0.070
Chalqueno	3	3.4	3.3	304	0.946	0.711	0.121
Complejo Serrano de Jalisco	5	4.9	4.9	451	1.000	0.779	0.038
Cónico	4	4.2	4.1	379	0.978	0.752	0.071
Cónico Norteño	4	4.4	4.3	399	0.978	0.783	0.033
Elotes Cónicos	3	3.5	3.4	309	0.956	0.736	0.091
Maiz Dulce	4	4.0	3.9	358	0.978	0.729	0.100
Mixteco	2	2.8	2.7	239	0.900	0.717	0.115
Mountain Yellow	4	4.5	4.4	406	0.967	0.753	0.070
Mushito	5	5.1	5.1	465	0.989	0.776	0.042
Palomero de Jalisco	3	3.5	3.5	320	0.978	0.766	0.053
Palomero Toluqueño	4	4.2	4.2	386	1.000	0.758	0.064
Uruapeño	1	2.0	1.6	132	0.610	0.610	0.247
Zamorano Amarillo	4	4.5	4.4	409	0.989	0.794	0.019
Chapalote	4	4.0	3.9	360	0.967	0.726	0.112
Dulcillo del Noroeste	4	4.2	4.2	383	1.000	0.782	0.043
Elotero de Sinaloa	3	3.6	3.5	323	0.957	0.762	0.068
Blando de Sonora	4	4.5	4.5	415	1.000	0.804	0.017
Onaveño	5	5.3	5.2	481	0.989	0.799	0.022
Reventador	4	4.2	4.2	389	1.000	0.767	0.062
Ancho	2	2.9	2.7	243	0.890	0.722	0.117
Bofo	3	3.7	3.6	333	0.978	0.778	0.049
Bolita	4	4.2	4.2	383	0.978	0.751	0.081
Elotes Occidentales	6	5.7	5.7	527	1.000	0.797	0.025
Harinoso de Ocho	1	2.0	1.6	138	0.568	0.568	0.305
Negrilo	2	2.8	2.6	241	0.880	0.687	0.160
Tablilla de Ocho	6	5.9	5.9	545	1.000	0.810	0.009
Tabloncillo	4	4.4	4.3	398	0.978	0.763	0.066
Tabloncillo Perla	3	3.6	3.6	328	0.989	0.745	0.089
Celaya	5	5.3	5.3	487	1.000	0.806	0.007
Pepitilla	3	3.6	3.5	317	0.967	0.752	0.073
Tepecintle	4	4.3	4.2	390	0.967	0.749	0.077
Tuxpeño	2	2.9	2.6	241	0.890	0.716	0.118
Tuxpeno Norteño	6	5.6	5.6	516	1.000	0.777	0.043
Vandefío	4	4.2	4.2	382	0.978	0.759	0.065
Comiteco	2	2.6	2.5	228	0.923	0.689	0.147
Coscomatepec	3	3.7	3.7	336	0.978	0.781	0.033
Dzit Bacal	4	4.5	4.5	410	1.000	0.796	0.014
Jala	4	4.3	4.3	395	0.989	0.764	0.054
Mixeño	1	2.0	1.6	139	0.598	0.598	0.260
Motozinteco	4	4.0	4.0	368	0.989	0.740	0.084
Nal-Tel de Altura	4	4.4	4.3	395	0.978	0.764	0.054
Serrano Mixe	2	2.7	2.6	236	0.945	0.727	0.100
Negro de Chimaltenango	1	2.0	1.5	133	0.511	0.511	0.367
Olotillo	5	5.0	5.0	461	1.000	0.764	0.055
Olotón	3	3.7	3.5	323	0.946	0.735	0.090
Tehua	4	4.0	3.9	355	0.946	0.714	0.115
Conejo	5	5.1	5.1	467	1.000	0.796	0.030
Nal-Tel	5	4.7	4.6	426	0.978	0.763	0.070
Ratón	4	4.2	4.1	381	0.989	0.738	0.101
Zapalote Chico	5	5.2	5.2	474	0.989	0.792	0.034
Zapalote Grande	4	4.3	4.2	389	0.978	0.761	0.072

Cuadro 24. Diversidad genética dentro de razas de teocintle. 92 SSRs

Raza	No. Plantas	Alelos/ loci polimórfico	Alelos por locus	Alelos Total	Loci polimórficos	He	Gst
Balsas Ejutla, Jalisco	5	4.2	4.0	368	0.935	0.694	0.214
Balsas Manantlán, Jalisco	4	4.0	4.0	369	1.000	0.757	0.143
Balsas Guachinango, Jalisco	5	4.7	4.6	424	0.967	0.764	0.135
Balsas Villa Purificacion, Jal.	4	3.4	3.1	279	0.868	0.581	0.342
Balsas Huitzuco, Guerrero	4	4.3	4.1	375	0.946	0.741	0.161
Balsas Teloloapan, Guerrero	35	15.6	15.6	1438	1.000	0.855	0.032
Balsas Mazatlan, Guerrero	17	10.4	10.4	958	1.000	0.848	0.040
Amatlán, Morelos	2	2.6	2.2	201	0.789	0.567	0.358
Balsas Estado de Mexico	20	12.7	12.7	1169	1.000	0.864	0.022
Balsas Michoacán	19	12.5	12.5	1153	1.000	0.858	0.029
Balsas S.C. Honduras, Oaxaca	2	2.5	2.2	201	0.804	0.562	0.364
Chalco Puebla	7	5.1	5.1	461	0.989	0.718	0.123
Chalco Amecameca y DF	28	12.6	12.6	1162	1.000	0.817	0.002
Chalco Toluca	4	4.4	4.3	393	0.967	0.764	0.067
Opopeo y Cd. Hidalgo, Mich.	4	4.0	3.9	358	0.967	0.740	0.097
Mesa Central, Churintzio	10	6.8	6.8	621	1.000	0.784	0.074
Mesa Central, Cuitzeo	24	12.1	12.1	1113	1.000	0.826	0.024
Mesa Central, Lagos de Moreno	2	2.2	1.6	138	0.494	0.312	0.631
Malinalco, México	2	2.6	2.2	203	0.769	0.568	0.329
Durango	5	4.5	4.4	409	0.989	0.736	0.000
Nabogame	7	4.3	4.2	383	0.946	0.612	0.000
<i>Zea diploperennis</i>	6	4.4	4.3	391	0.978	0.665	0.000
<i>Zea perennis</i>	4	3.7	3.5	322	0.945	0.683	0.000
<i>Huehuetenango</i>	7	4.6	4.5	411	0.967	0.674	0.000
<i>Zea luxurians</i>	10	6.1	5.9	533	0.956	0.696	0.000
<i>Zea nicaraguensis</i>	3	2.9	2.4	215	0.742	0.488	0.000

Estructura Genética

Los resultados del AMOVA para las razas de maíz (Cuadro 25) indican que existe una gran diferenciación genética; todos los niveles de variación considerados resultaron significativos. Del total de la variación genética, para el Modelo I, los mayores porcentajes (93%) correspondieron a la variación entre individuos dentro de las poblaciones, mientras que para el Modelo II, los mayores porcentajes ocurrieron dentro (77%) y entre individuos dentro de poblaciones (20%), respectivamente. Aún cuando la variación entre grupos raciales y entre poblaciones dentro de los grupos fue significativa, no superaron juntos más del 7% de la variación total.

Cuadro 25. Análisis de varianza (AMOVA) de datos de microsatélites. Razas de maíz.

Fuente de variación	Modelo I			Modelo II		
	G.L.	Suma de Cuadrados	Porcentaje de variación	G.L.	Suma de Cuadrados	Porcentaje de variación
Entre Grupos	6	290.5	1.71	6	290.5	1.77
Entre Poblaciones dentro de grupos	51	1346.3	4.89	51	1346.3	1.73
Entre Individuos Dentro de Poblaciones	370	7079.7	93.4	156	3717.2	19.81
Dentro de Individuos				214	3362.5	76.70
Total	427	8716.5		427	8716.5	

FST:	0.066	FIS :	0.20524
FSC:	0.0498	FSC :	0.01763
FCT:	0.01705	FCT :	0.01765
		FIT :	0.23304

Algunos de los valores de diferenciación para las poblaciones respecto a los grupos raciales se encuentran en los cuadros 23 y 24; en el caso de maíz, los valores altos de diferenciación corresponden a razas de usos especiales como Gordo, Dulcillo del Noroeste, Harinoso de Ocho, Tabloncillo Perla, Jala y Nal-Tel.

De manera similar a lo encontrado en el análisis de las razas de maíz, la diferenciación entre grupos y la diferenciación entre poblaciones dentro de los grupos raciales de teocintle son poco importantes, relativos a la variación entre individuos dentro de poblaciones y dentro de individuos.

Cuadro 26. Análisis de varianza (AMOVA) de datos microsatélites. Poblaciones de teocintle.

Fuente de variación	Modelo I			Modelo II		
	G.L.	Suma de Cuadrados	Porcentaje de variación	G.L.	Suma de Cuadrados	Porcentaje de variación
Entre Grupos	7	583.5	5.41	7	583.5	5.72
Entre Poblaciones dentro de grupos	27	773.5	7.45	27	773.5	5.16
Entre Individuos Dentro de Poblaciones	445	6373.3	87.14	205	3840.3	24.89
Dentro de Individuos				240	2533.0	64.23
Total	479	7730.3		479	7730.3	

FST :	0.12865	FIS :	0.27926
FSC :	0.07879	FSC :	0.05472
FCT :	0.05413	FCT :	0.05717
		FIT :	0.35766

Los resultados respecto a los valores de diferenciación del Cuadro 24 reflejan la fragmentación y reducción acelerada de varias poblaciones de teocintle de Jalisco y varias poblaciones aisladas como las de Amatlán, Mor., Malinalco, Méx., San Cristobal Honduras, Oax., Lagos de Moreno, Jal, y Huitzuco, Gro.

3. Datos de nudos cromosómicos. Los nudos cromosómicos son estructuras heterocromáticas que pueden observarse mejor en los cromosomas paquiténicos de la microsporogénesis, constituidos en su mayoría por secuencias de ADN de 180 pares de bases, que se repiten miles o incluso millones de veces, dependiendo del tamaño del nudo (Kato et al, 2009). Hasta la fecha se conocen 47 posiciones que han mostrado algún tipo de nudo en los cromosomas paquiténicos. En el maíz y en los teocintles anuales mexicanos predominan nudos intercalares, mientras que en los teocintles perennes y Guatemaltecos, además de tener pocos nudos en común con el maíz, solamente poseen nudos terminales. En el cromosoma 10 del maíz y del teocintle existe una variante que posee unido al extremo de su brazo largo un segmento eucromático de longitud similar al de su brazo corto, que contiene un nudo grande subterminal; esta variante se ha denominado cromosoma 10 anormal tipo I. Otra variante conocida como 10 anormal tipo II, cuyo segmento extra del brazo largo termina en un nódulo pequeño se ha observado en poblaciones de teocintle anual mexicano. Adicionalmente, existen cromosomas accesorios, supernumerarios o de tipo B, los cuales se han encontrado únicamente en poblaciones de maíz y teocintles anuales mexicanos (Kato, 2005). Los nudos cromosómicos se han considerado como marcadores genéticos estables para posiciones fijas en los cromosomas de todas las especies del género *Zea*; la distribución no-aleatoria de los nudos en las razas y poblaciones de maíz y teocintle sugiere que dichas estructuras pueden usarse en estudios taxonómicos y para definir las relaciones evolutivas dentro y entre especies del género *Zea* (Kato, 1975, 1984; Smith et al., 1982). Cabe señalar que Matsuoka et al. (2002) indicaron que los datos cromosómicos no han sido examinados desde el punto de vista filogenético, aunque podrían no ser apropiados para dichos estudios dado que las frecuencias de los tipos de nudos pueden cambiar de manera no-neutral debido a segregación preferente. En realidad, no hay marcadores perfectos, sin embargo se considera que los datos de nudos cromosómicos publicados por McClintock et al. (1981) son de gran valor en examinar las relaciones evolutivas entre los miembros del género *Zea* y ya fueron usados por Benz (1999) en un análisis filogenético; desafortunadamente, en dicho estudio únicamente se incluyeron tres poblaciones de teocintle como referencia.

Los datos del tamaño y ocurrencia de las 47 posiciones de nudos cromosómicos de las razas de maíz y teocintle de México, publicados por Kato (1975), McClintock et al. (1981) y Sánchez et al. (1998) se transformaron en frecuencias para cada posición y tamaño de nudo; la presencia de cromosomas B y 10 anormal fueron incluidas en el estudio. En total, se consideraron 412 accesiones, de las cuales 340 correspondieron a maíz y 65 a teocintle de México y siete a teocintles de Guatemala; previo al análisis se revisaron las clasificaciones raciales de cada una de las accesiones de maíz, tomando como referencia principal las bases de datos de CONABIO (2010) y LAMP (1991); cuando fue necesario se actualizaron las clasificaciones raciales. Para los análisis filogenéticos, las colecciones de maíz se dividieron en razas y en grupos raciales. Los grupos raciales de maíz incluyeron 11 grupos y las poblaciones de teocintle se dividieron en 15 grupos. La frecuencia de ocurrencia de cada tamaño de nudo, grande, mediano, pequeño y ausente, así como la presencia de cromosomas B y 10 anormal dieron lugar a 192 variables; cabe señalar que algunas posiciones de nudos no mostraron variación por lo que fueron eliminadas para quedar únicamente con 174.

En la Figura 13 se presenta el análisis de agrupamiento de las poblaciones de teocintle con base en el método promedio de grupo (UPGMA) y la distancia de Nei (1972). Los resultados del agrupamiento muestran una resolución bastante clara y congruente con otro tipo de marcadores genéticos y datos morfológicos como los de la Figura 8. Las secciones *Zea* y Luxuriantes quedan perfectamente definidas, con sus especies y sub-especies separadas razonablemente. De nuevo es notoria la separación de Nobogame, Durango, Mesa Central y Chalco como grupos independientes y varias de las poblaciones de la raza Balsas agrupadas en regiones geográficas como Mazatlán-El Salado y Teloloapan en Guerrero, Huetamo en Michoacán y las dos muestras de Jalisco.

Cuadro 27. Lista de accesiones de teocintle usadas en el análisis de nudos cromosómicos.

No	Accesión	Alt.	Sitio	Clave	Edo.	Raza	No	Accesión	Alt.	Sitio	Clave	Edo.	Raza
1	NOBOGAME	1850	NABOGAME	NABOGAME1	CHIH	NOBOGAME	37	K-67-20	1110	K175 TOL.-V.BRAVO-TINGAM	K175_TEJUP	MEX	BALSAS
2	NOBOGW64	1850	NABOGAME	NABOGAME2	CHIH	NOBOGAME	38	K-69-4	1900	VILLA JIMENEZ	V_JIMENEZ	MICH	MESA CENTRAL
3	K-69-2	1700	MANUEL DOBLADO	M_DOB2	GTO	MESA CENTRAL	39	K-69-6	1800	COPANDARO-CHUCANDIRO	COPANDARO	MICH	MESA CENTRAL
4	K-69-10	2100	MOROLEON-PIÑICUARO	MOROLEON	GTO	MESA CENTRAL	40	K-69-8	2000	PURUANDIRO	PURUAN8	MICH	MESA CENTRAL
5	K-69-11	2150	PIÑICUARO	PIÑICUARO	GTO	MESA CENTRAL	41	K-69-9	2000	PURUANDIRO	PURUAN9	MICH	MESA CENTRAL
6	K-69-1	1710	MANUEL DOBLADO	M_DOB1	GTO	MESA CENTRAL	42	K-69-3	1800	CHURINTZIO	CHURINTZIO	MICH	MESA CENTRAL
7	K-69-7	1925	MOROLEON-URIANGATO	MORO_URI	GTO	MESA CENTRAL	43	K-69-5	1800	CHUCANDIRO	CHUCANDIRO	MICH	MESA CENTRAL
8	K-67-7	1560	K48 IGUALA-TEOLOAPAN	K48_IG_TE	GRO	BALSAS	44	W-45470	1950	LOS ESPINOS	ESPINOS	MICH	MESA CENTRAL
9	K-67-9	1620	K11 TEOLOAPAN-ARCELIA	K11_TE_AR	GRO	BALSAS	45	K-67-14	820	K43 HUETAMO-MORELIA	K43_HUETAMO	MICH	BALSAS
10	K-67-12	1130	K47 TEOLOAPAN ARCELIA	K47_TE_AR	GRO	BALSAS	46	K-67-13	800	K24 HUETAMO MORELIA	K24_HUETAMO	MICH	BALSAS
11	K-67-8	1570	K52 IGUALA-TEOLOAPAN	K52_IG_TE	GRO	BALSAS	47	W-47942	600	HUETAMO	HUETAMO	MICH	BALSAS
12	K-69-13	1350	MAZATLAN	MAZ13	GRO	BALSAS	48	W-47890	700	CERRO HUETAMO	CE_HUETAMO	MICH	BALSAS
13	BEADLE-72	1100	EL SALADO	EL_SAL1	GRO	BALSAS	49	K-67-15	1000	K127 HUETAMO-MORELIA	K127_TZITZIO	MICH	BALSAS
14	BEADLE-72	1100	EL SALADO	EL_SAL2	GRO	BALSAS	50	K-67-23	1040	K27 TINGAMBAJO-TUZANTLA	K27_TINGAMBATO	MICH	BALSAS
15	BEADLE-72	1100	EL SALADO	EL_SAL3	GRO	BALSAS	51	K-67-25	1235	K37 ZITACUARO-TUZANTLA	K37_ZITACUARO	MICH	BALSAS
16	W63 47711	1510	RANCHOS NUEVOS	R_NUEVOS	GRO	BALSAS	52	K-67-24	880	K46 ZITACUARO-TUZANTLA	K46_ZITACUARO	MICH	BALSAS
17	W63 47335	1350	MAZATLAN	MAZ335	GRO	BALSAS	53	W-48897	2040	CIUDAD HIDALGO	C_HIDALGO	MICH	BALSAS
18	K-65-2	2200	MIRAFLORES	MIRAFLORES2	MEX	CHALCO	54	W-48085	1310	QUERETANILLO	QUERETANILLO	MICH	BALSAS
19	K-66-1	2300	OZUMBA	OZUMBA	MEX	CHALCO	55	GAVILANES DGO.	1950	PUNTE GAVILANES	GAVILANES	DGO	DURANGO
20	K-67-1	2250	TEMAMATLA	TEMAMATLA	MEX	CHALCO	56	H.DOLORES DGO	1950	HACIENDA DE DOLORES	H_DOLORES	DGO	DURANGO
21	K-67-2	2470	JUCHITEPEC	JUCHITEPEC	MEX	CHALCO	57	FCO.VILLA DGO.	1900	FRANCISCO VILLA	F_VILLA	DGO	DURANGO
22	K-68-1	2400	SAN ANTONIO TECOMI	SA_TECOM	DF	CHALCO	58	LLANO GDE.	1100	LLANO GRANDE	LL_GRANDE	JAL	BALSAS
23	K-68-2	2300	SAN MATEO	S_MATEO	DF	CHALCO	59	LOS CIMIENTOS	520	LOS CIMIENTOS	LOS_CIMIENTOS	JAL	BALSAS
24	K-68-6	2300	ZOQUIAPAN	ZOQUIAPAN	MEX	CHALCO	60	SAN MIGUEL	2250	LA VENTANA	ZD_VENTANA	JAL	<i>Zea diploperennis</i>
25	K-69-12	2300	SAN FCO. ACUAUTLA	SF_ACUAUTLA	MEX	CHALCO	61	MANANTLAN	1350	MANANTLAN	ZD_MANANTLAN	JAL	<i>Zea diploperennis</i>
26	K-67-3	2320	TEPETLIXPA	TEPETLIXPA	MEX	CHALCO	62	LAS JOYAS	1800	LAS JOYAS	ZD_JOYAS	JAL	<i>Zea diploperennis</i>
27	K-68-4	2260	CHALCO	CHALCO4	MEX	CHALCO	63	PIEDRA ANCHA	2100	PIEDRA ANCHA	ZP_P_ANCHA	JAL	<i>Zea perennis</i>
28	T-1-1970	2400	TLALMANALCO	TLALMANALCO	MEX	CHALCO	64	OAXACA TLAJ.91	1120	SAN CRISTOBAL HONDURAS	SC_HONDURAS1	OAX	BALSAS
29	T-2-1970	2260	CHALCO	CHALCO 2	MEX	CHALCO	65	51850 WILKES		EL AMATILLO, CHIQUIMULA	ZL_CHIQUIMULA	GUAT	GUATEMALA
30	T-3-1970	2340	MIRAFLORES	MIRAFLORES3	MEX	CHALCO	66	51839 WILKES		CUESTA DE GRACIA, JUTIAPA	ZL_JUTIAPA	GUAT	GUATEMALA
31	T-4-1970	2250	XOCHIMILCO	XOCHIMILCO	DF	CHALCO	67	51764 WILKES		BUENAVIATA, JUTIAPA	ZL_BUENA	GUAT	GUATEMALA
32	K-67-17	1390	K116 TOLUCA-TEJ-LUVIANOS	K116_TEJUP	MEX	BALSAS	68	CUTLER 202A		JUTIAPA	ZL_JUTIAPA_A	GUAT	GUATEMALA
33	K-67-18	1371	K151 TOLUCA TEJ-LUVIANOS	K151_TEJUP	MEX	BALSAS	69	WILKES	1300	SA HUISTA, HUEHUETENANGO	H_SA_HUISTA	GUAT	HUEHUETENANGO
34	K-67-19	1490	K168 TOLUCA TEJ-LUVIANOS	K168_TEJUP	MEX	BALSAS	70	WILKES		TZISBAJ, HUEHUETENANGO	H_TZISBAJ	GUAT	HUEHUETENANGO
35	K-67-21	1185	TOLUCA-V.BRAVO-TINGAM	V_BRAVO	MEX	BALSAS	71	WILKES		MONAJIL, HUEHUETENANGO	H_MONAJIL	GUAT	HUEHUETENANGO
36	K-67-16	1410	K112 TOLUCA-TEJ-LUVIANOS	K112_TEJUP	MEX	BALSAS	72	OAXACA MONT.91	1120	SAN CRISTOBAL HONDURAS	SC_HONDURAS2	OAX	BALSAS



Figura 13. Análisis de agrupamiento de poblaciones de teocintle con base en frecuencias de nudos cromosómicos, las claves de las razas y sitios de colecta se listan en el Cuadro 27. Distancia de Nei (1972) y método de agrupamiento promedio de grupo (UPGMA).

Los análisis filogenéticos se presentan en dos grupos; las figuras 14a, 14b y 14c incluyen las 40 razas de maíz y 16 grupos de teocintle, mientras que las figuras 15a, 15b y 15c incluyen los 26 grupos raciales antes mencionados.

El dendrograma de la Figura 14a divide las 56 razas en cuatro grupos principales; la mayor divergencia se observa en la sección Luxuriantes respecto al resto de razas de la sección Zea. El árbol filogenético de la Figura 14c permite tener una idea del proceso de diversificación del género *Zea*; entre otras cosas, la posición taxonómica de la ssp. *huehuetenangensis* es más cercana a *Zea luxurians* y a los teocintles perennes que al resto de teocintles anuales de la sección *Zea*.

Hay al menos dos grupos bien definidos que contienen razas de maíz y teocintle; dichos resultados apoyan la idea de orígenes múltiples del maíz. En un caso, la raza Nobogame y la población de Teocintle de Oaxaca (ssp. *parviglumis*) parecen haber tenido influencia en el origen de las razas de los valles altos del centro y sur de México (Cónico, Arrocillo, Palomero Toluqueño, Chalqueño, Cacahuacintle y Olotón). Por su parte, el resto de los teocintles anuales mexicanos (probablemente tanto de las razas Balsas como Chalco) dieron origen a Pepitilla, Ancho, Tabloncillo, Elotes Cónicos y Zamorano Amarillo. Posterior a estos eventos, se originaron otras razas en áreas reducidas y finalmente ocurrió mayor diversificación y difusión a través de lo que hoy es México. De acuerdo a la Figura 14c, un grupo de razas se difundió a lo largo de las costas del Pacífico incluyendo las razas del grupo Chapalote, del grupo Ocho hileras y los Zapalotes; el otro grupo involucra todas las razas tropicales dentadas y del sureste de México (Los Tuxpeños, Celaya, Olotillo, Tepecintle, Conejo, Ratón, Dzit-Bacal y Nal-Tel).

Las figuras 15a, 15b y 15c incluyen los análisis de 26 grupos raciales; en dichos análisis, se estimó la confiabilidad de los resultados por medio de 1000 permutaciones.

Figura 14a. Análisis filogenético (Shared alleles)



Figura 14b. Análisis filogenético (Shared alleles)

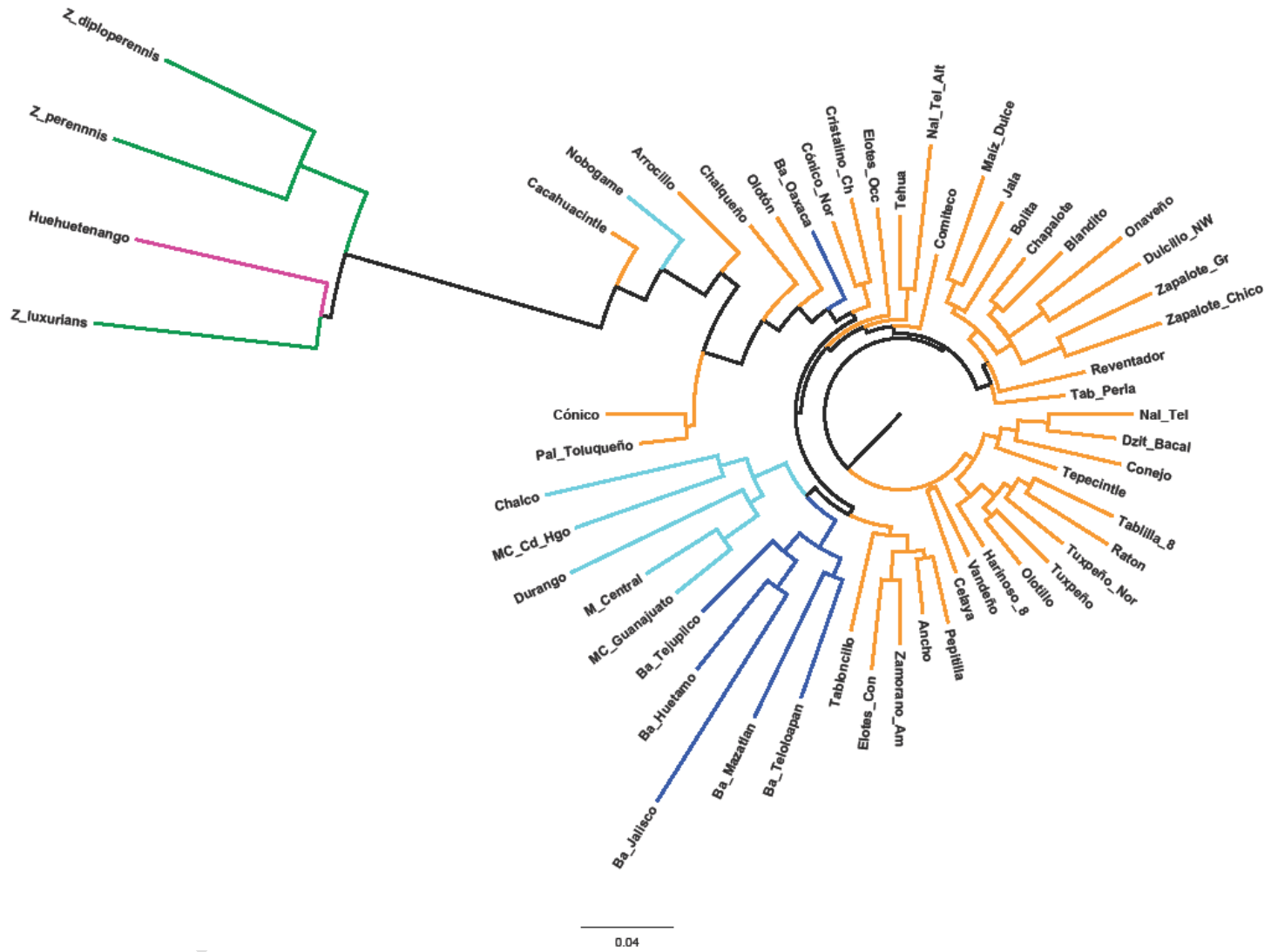


Figura 14c. Análisis filogenético (Shared alleles)

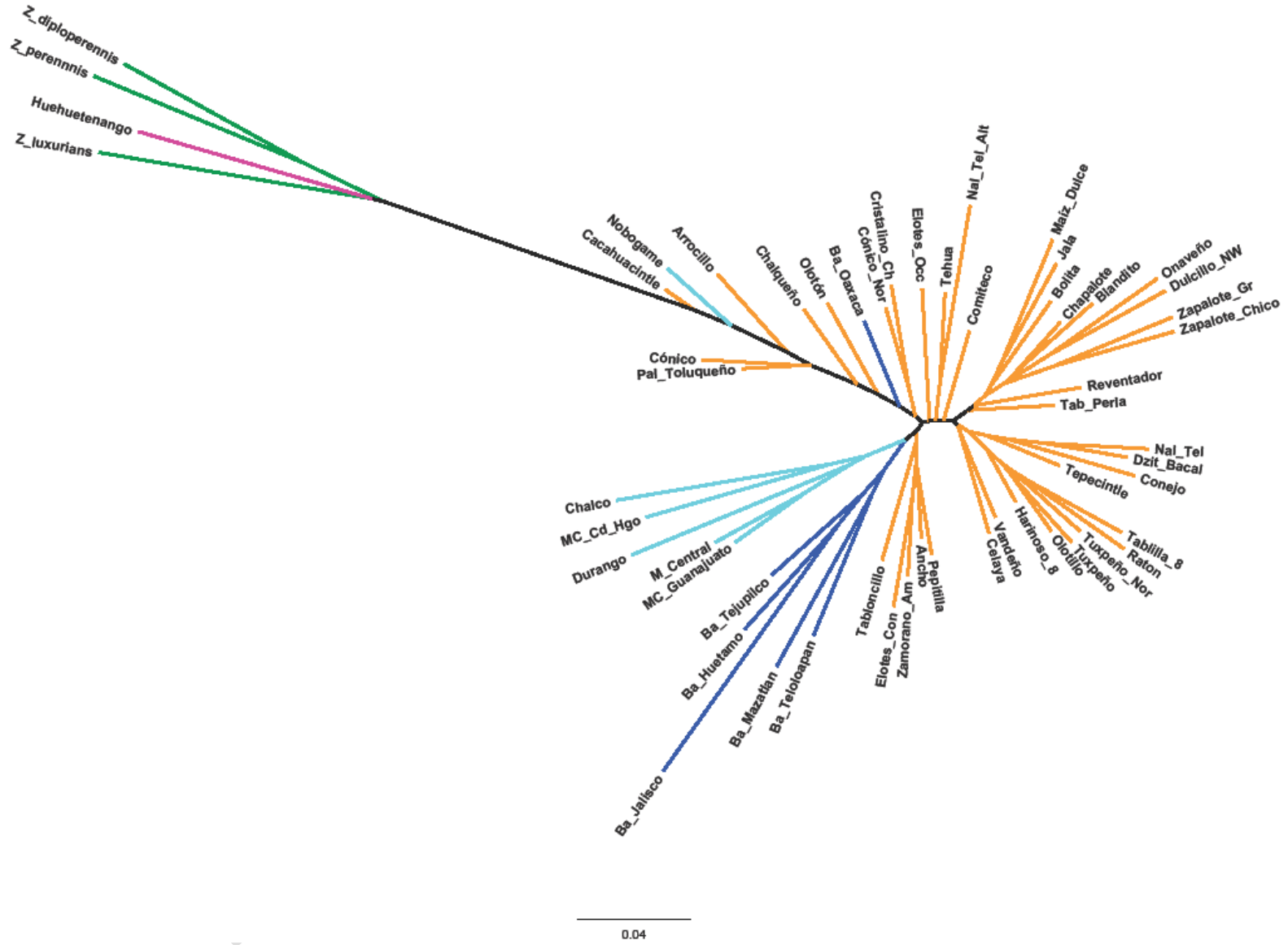
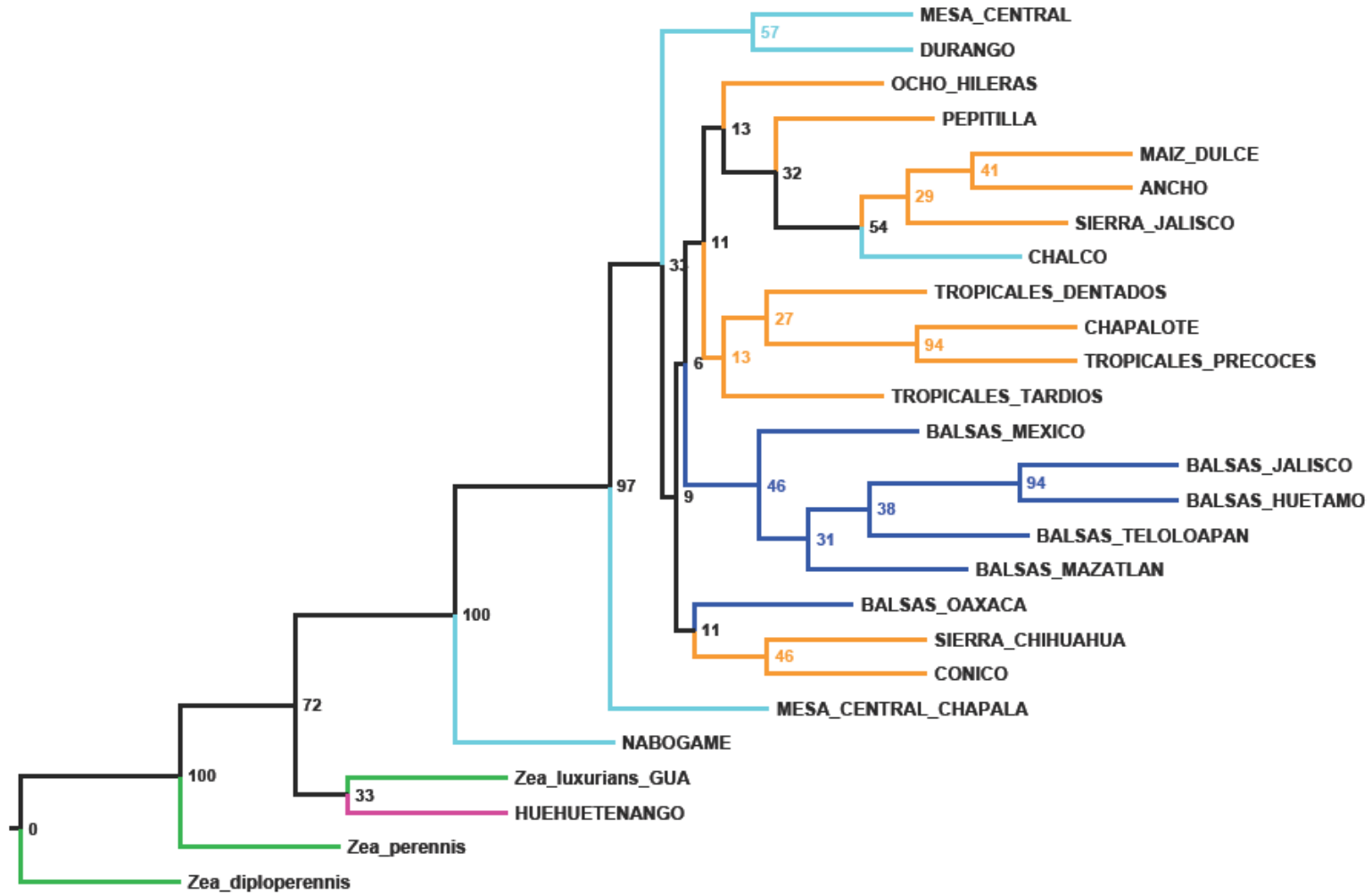


Figura 15a. Análisis filogenético (Shared alleles)



80.0

Figura 15b. Análisis filogenético (Shared alleles)

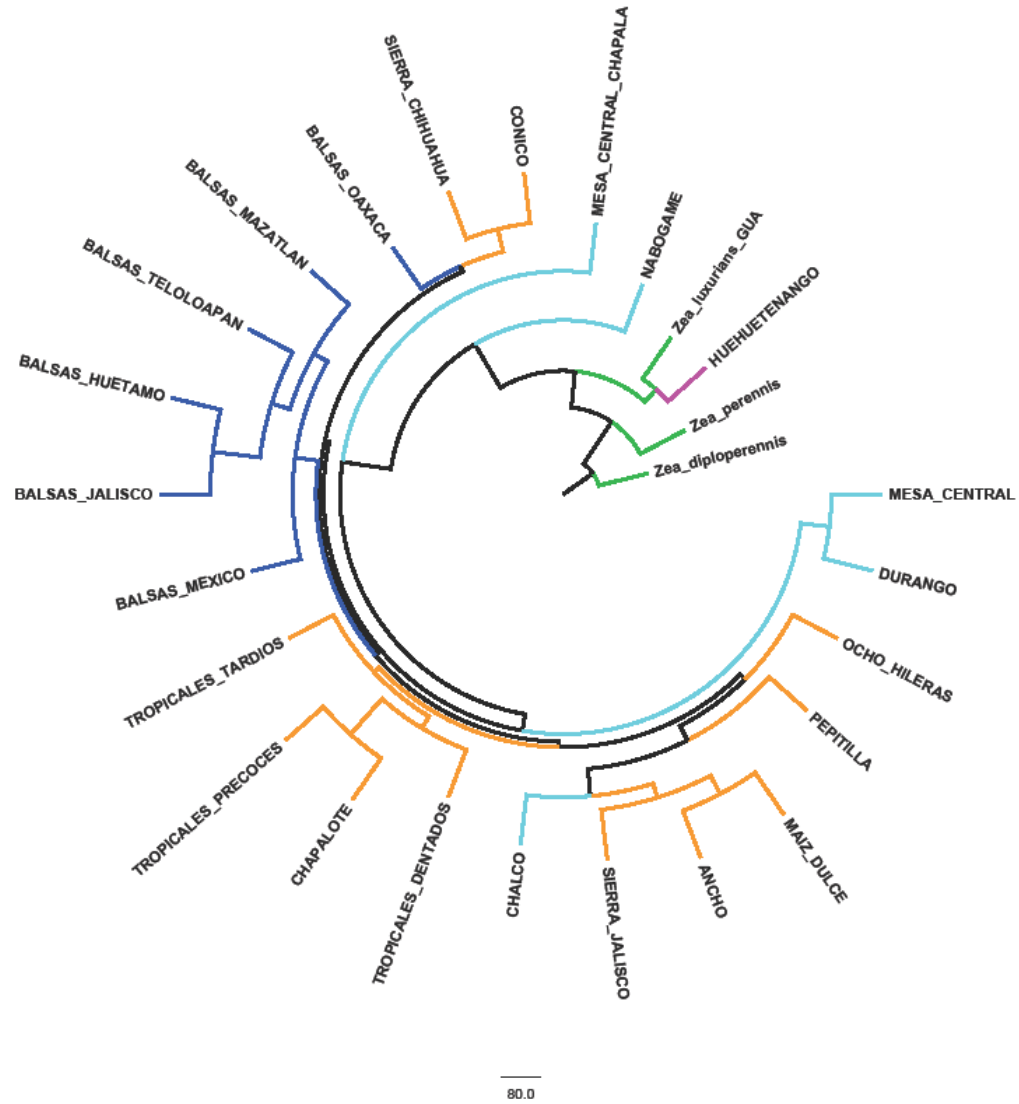
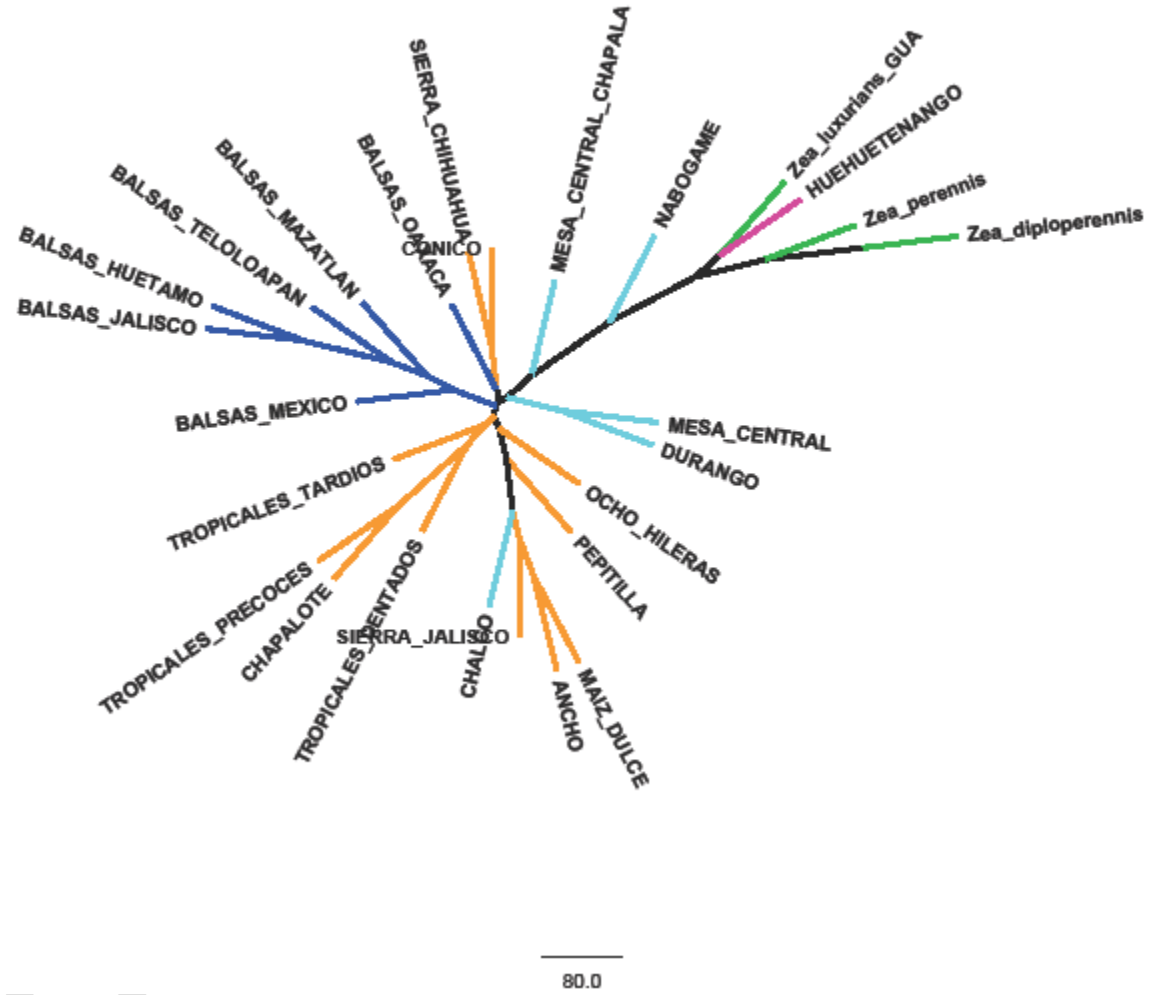


Figura 15c. Análisis filogenético (Shared alleles)



PARTE III. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Las colecciones de maíz usadas en este trabajo comprenden sitios con un rango muy amplio de altitud y variación climática; en la actualidad el maíz se cultiva desde zonas áridas hasta ambientes muy cálidos y húmedos. No hay duda que la gran diversidad morfológica, genética y fisiológica que todavía se encuentra en México es función de selección humana, deriva genética, flujo genético y mutación, sin embargo, la gran heterogeneidad ambiental parece ser una de las fuerzas más importantes que han moldeado dicha diversidad. Los párrafos que se incluyen a continuación son un resumen de los aspectos más destacados contenidos en las diferentes figuras y cuadros de resultados; un análisis detallado de cada tipo de análisis, está fuera del alcance de este documento.

El maíz que se puede encontrar todavía en las áreas rurales de México tiene niveles altos de diversidad morfológica y diversidad genética. Por una parte, la diversidad morfológica y de caracteres agronómicos entre las diferentes razas es superior hasta más de 100 veces la diversidad que se encuentra dentro de las variedades de una raza, lo cual es aparente al observar la multitud de colores, tamaños y formas de los granos, plantas, mazorcas y espigas. Más impresionante es la multitud de condiciones ambientales, de manejo y las formas de uso de las diferentes variedades y razas en las diferentes localidades de México.

En contraparte, como en la mayoría de especies de polinización cruzada, la mayor parte de la diversidad genética en las razas mexicanas de maíz ocurre dentro de las poblaciones más que entre las razas o entre los grupos raciales; es de interés muy particular el encontrar que tanto la variación morfológica como la variación genética no se encuentran distribuidas aleatoriamente. En gran parte de los casos, la diversidad se encuentra asociada a condiciones ecológicas, sin embargo, la intervención humana ha sido clave en moldear esa diversidad. Aún cuando varias razas, sobre todo aquellas de usos especiales, mostraron los menores niveles de diversidad genética y pueden considerarse en riesgo de extinción, debe resaltarse que el mayor peligro sigue siendo el reemplazo de todo tipo de variedades, incluyendo las razas que se siembran de manera amplia, por otros cultivos y variedades mejoradas de maíz. Muchas variedades tardías de Tuxpeño se han perdido en los trópicos; en El Bajío y Occidente se han dejado de sembrar variedades de la raza Celaya como Celaya II y Argentino y muchas variantes de la raza Tabloncillo han desaparecido.

Los resultados que se presentan en este trabajo han contribuido al entendimiento de la diversidad del maíz de México, sin embargo, la mayor parte de los datos provienen de estudios publicados hace más de 10 años, basados en muestras que por lo general difieren de estudio a estudio. Es importante señalar que las muestras colectadas recientemente (CONABIO, 2010) indican la existencia de variación adicional a la descrita hasta la fecha, la cual requiere ser documentada y descrita detalladamente; dichas descripciones requieren ampliarse al resto de las razas conocidas incluyendo muestras recientemente colectadas y colecciones típicas, de gran valor histórico, como referencia. Las descripciones requerirán de la medición detallada de caracteres morfológicos, fisiológicos, agronómicos y una cobertura amplia del genoma con base en marcadores moleculares y secuencias de genes conocidos en detalle; por una parte, los caracteres apropiados con fines de clasificación racial han sido investigados en detalle (Goodman y Paterniani, 1969; Sánchez et al., 1993; Herrera et al., 2000), mientras que existen varios ejemplos del uso de marcadores moleculares y secuencia de genes para investigar las interrelaciones y origen de razas de maíz (Reif et al., 2006; Vigoroux et al., 2008; Tracy et al., 2006).

Con base en los resultados presentados anteriormente, la variabilidad moderna de maíz en México y sus relaciones raciales pueden resumirse con base en los análisis de datos climáticos, agronómicos, morfológicos e isoenzimáticos de la siguiente manera:

1. Razas de las partes altas del centro de México.

Las razas de este grupo se han denominado **Grupo Cónico** e incluye a Cónico Norteño, Palomero Toluqueño, Cónico, Elotes Cónicos, Arrocillo, Chalqueño, Mushito, Cacahuacintle y Maíz Dulce. Palomero de Chihuahua se asocia a este grupo con más consistencia que al Grupo Sierra de Chihuahua. Estas razas se distribuyen en las regiones con elevaciones de más de 2000 m y en su mayoría son endémicas del Valle de México. Este grupo fue señalado como un grupo distintivo, Tipo "Centro de México", por Kuleshov (1930), Mexican Pyramidal por Anderson y Cutler (1942), Benz (1986), y Bretting y Goodman (1989), y como el "Grupo Cónico" por Goodman y Bird (1977) y Sánchez (1989). Las razas de este grupo, tienen en común mazorcas de forma cónica, números altos de hileras de grano, 14-20; granos de 4-8 mm de ancho con textura variable, desde harinosos hasta palomeros, número reducido de ramas de la espiga, sistema de raíces débiles, hojas caídas y vainas de las hojas fuertemente pubescentes con la presencia de antocianina.



Figura 16. Mazorcas de Elotes Cónicos, Palomero Toluqueño, Maíz Dulce, Cónico y Cacahuacintle.

2. Razas de las partes altas del norte de México

El **Grupo Sierra de Chihuahua**, incluye a Cristalino de Chihuahua, Gordo, Azul, Apachito y Complejo Serrano de Jalisco. Estas razas se limitan a las tierras altas del noroeste de México (principalmente en Chihuahua y en algunas partes de Sonora, Durango y Jalisco) en pequeños valles de altitudes de 2000 a 2600 m. Se caracterizan por plantas pequeñas, 140-200 cm de altura, 12-14 hojas por planta, de floración temprana (50-55 días); pocas ramas de la espiga (4 a 9); mazorcas largas (14-20 cm), delgadas con granos redondeados, 7-9 mm de ancho, 9-11 mm de largo, y 4-6 mm de espesor. La textura del grano es muy dura en Apachito y Cristalino de Chihuahua y harinosa en Gordo y Azul. Todo indica que el Grupo Cónico y el de la Sierra de Chihuahua comparten cierto origen común (Sánchez, 1989). Palomero de Chihuahua se asocia morfológicamente con el Grupo Cónico, mientras que los datos climáticos lo agrupan muy cercanamente al resto de razas de la Sierra de Chihuahua. Cacahuacintle y Elotes Cónicos, distribuidos en el centro de México, aparecen estrechamente relacionadas con las razas de la Sierra de Chihuahua; Serrano de Jalisco, probablemente sea portador de algunos componentes del centro de México hacia el Norte. Hernández y Alanís (1970) y Kato (1984) han sugerido rutas de dispersión de maíz del centro de México hacia el norte.



Figura 17. Mazorcas de Apachito, Azul, Cristalino de Chihuahua, Gordo y Palomero de Chihuahua.

3. Razas del occidente de México (Grupo de Ocho Hileras de Grano).

Este grupo incluye razas distribuidas en elevaciones bajas en el occidente y noroeste de México; las relaciones más cercanas se producen entre las razas del Noroeste de México: Harinoso de Ocho, Tabloncillo Perla, Tabloncillo, Bofo, Elotes Occidentales, Blando de Sonora y Onaveño. Tablilla de Ocho, Maíz Ancho y Bolita constituyen un segundo subgrupo, Jala y Zamorano Amarillo parecen estar asociados de manera más distante. Este grupo (con la excepción de Jala y Zamorano Amarillo) se caracteriza generalmente por plantas de 200 a 250 cm de altura, 16-20 hojas por planta, 70-80 días a floración, mazorcas con 8 a 12 hileras de granos, granos 10-12 mm de ancho, mazorcas largas de 18-22 cm (a excepción de Bolita, con 14 cm) y 12-18 ramas de la espiga.



Figura 18. Mazorcas de Tabloncillo, Ancho, Bolita, Elotes Occidentales y Maíz Blando.

4. Chapalote.

Chapalote es una raza descrita por Wellhausen et al. (1951) como una de las razas más distintivas de México. Mangelsdorf (1974) incluyó a Chapalote como una de las razas más antiguas de México. Las razas incluidas en el Grupo Chapalote son Chapalote, Reventador, Dulcillo del Noroeste y Elotero de Sinaloa. Chapalote tiene un pericarpio café y granos cristalinos que en ocasiones se usan como palomero; Dulcillo del Noroeste tiene endospermo dulce y colores de grano muy variados desde blanco, amarillo, naranja y rojo; Elotero de Sinaloa tiene una mezcla de colores de grano (azul, negro y morado); Reventador tiene predominantemente grano blanco y grano de cristalino a palomero. Todas las razas de este grupo tienen mazorcas alargadas con forma de puro. Estas razas se siembran a elevaciones de 100 a 500 m en la Planicie Costera del Pacífico de Nayarit a Sonora. Reventador y Elotero de Sinaloa han sido reportadas en frecuencias altas en las muestras colectadas recientemente (CONABIO, 2010); queda por definir si las muestras del noroeste de México y las reportadas en la Sierra de Manantlán, Jal., Costas de Michoacán y en el estado de Guerrero pertenecen a la misma raza.

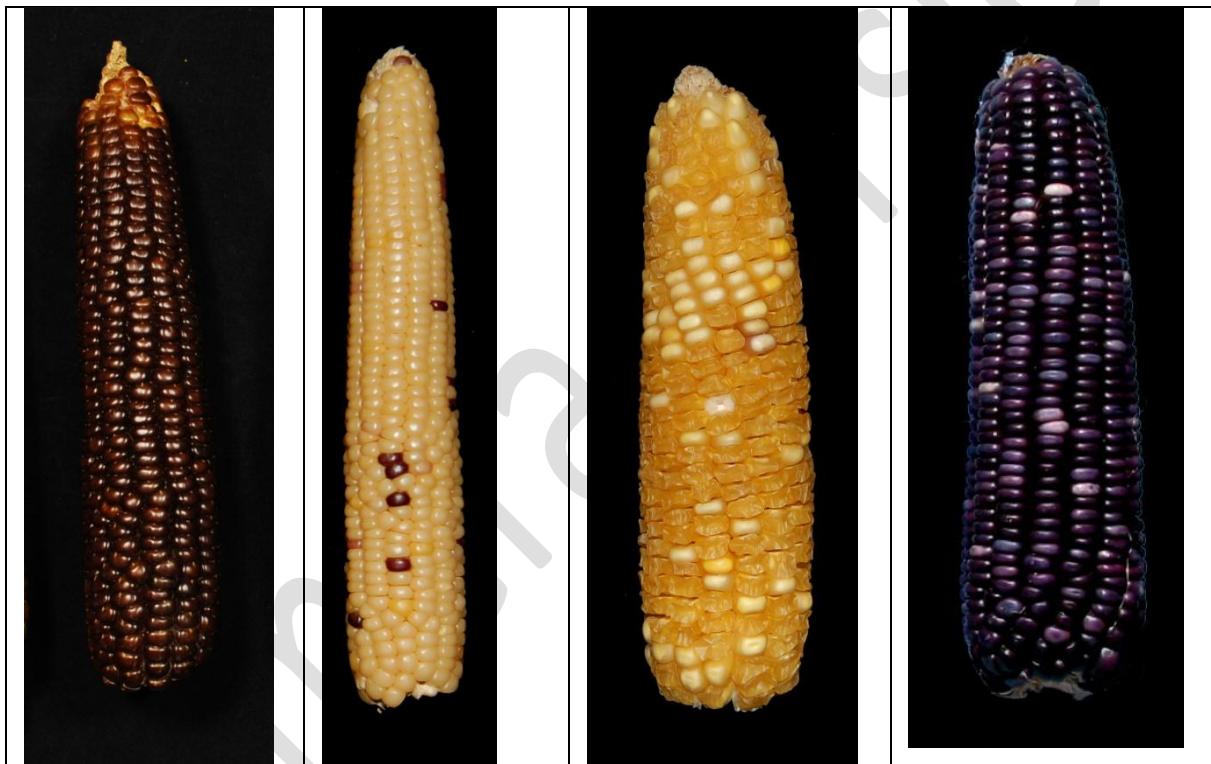


Figura 19. Mazorcas de Chapalote, reventador, Dulcillo del Noroeste y Elotero de Sinaloa.

5. *Dentados Tropicales.*

Este subgrupo incluye razas agronómicamente muy importantes del sur de México para las regiones intermedias y de baja altitud: Tuxpeño, Vandeño, Tuxpeño Norteño, Tepecintle, Zapalote Grande y Celaya; Pepitilla y Nal-Tel de Altura parecen asociados con este grupo (Sánchez, 1989). El grupo se caracteriza por plantas de altura entre 250-320 cm, 85-105 días a floración, 20-25 hojas por planta, y muchas ramas de espiga (20-35). Las mazorcas son medianas a largas (12-20 cm), cilíndricas, con 12-16 hileras de granos profundamente dentados y con endospermo que van de suave a medio duro. Las razas de este grupo y sus derivados, son probablemente las más usadas en los programas de mejoramiento genético públicos y privados en el ámbito mundial.



Figura 20. Mazorcas típicas de la raza Tuxpeño.

6. Grupo de Madurez Tardía del sureste de México.

Incluye razas sembradas en altitudes medias a bajas en el sur de México y se caracteriza por plantas muy tardías, 95-115 días a floración, con 24-28 hojas / planta, y con 320-380 cm de altura de la planta. Son muy sensibles al fotoperiodo y la temperatura (ver Stevenson y Goodman, 1972). Estas razas tienen muchas ramas de la espiga (20-40), mazorcas largas (de 18-22 cm), y 12-14 hileras de granos, 8-11 mm de ancho, 9-13 mm de largo, con la textura del endospermo que va de suave a medio duro. Las razas incluidas en este grupo son Olotillo, Dzit-Bacal, Comiteco, Motozinteco, Tehua, Olotón y Coscomatepec.



Figura 21. Mazorcas de Tehua, Olotón y Olotillo (tomadas por el Dr. Hugo Perales)

7. *Tropicales precoces.*

Esta división incluye a las razas de ciclo corto adaptadas a elevaciones bajas y distribuidas principalmente en las llanuras costeras de la costa del Pacífico y la Península de Yucatán. Este grupo incluye: Conejo, Zapalote Chico, Nal-Tel, y Ratón. Ratón se distribuye en el noreste de México en elevaciones bajas e intermedias (100-1300 m); plantas de ciclo corto con gran adaptabilidad y baja sensibilidad al fotoperíodo. Ortega (1985) postuló que los progenitores más probables de Ratón son Nal-Tel y Tuxpeño Norteño. Por su parte, Conejo es una raza de ciclo corto adaptada a las regiones bajas de la costa de los estados de Guerrero y Michoacán; se ha postulado que esta raza se originó de Nal-Tel (Wellhausen et al., 1951). Zapalote y Nal-Tel son razas descritas detalladamente por Wellhausen et al. (1951) con adaptación a las tierras bajas del Istmo de Tehuantepec y Península de Yucatán, respectivamente.



Figura 22. Mazorcas de Nal-Tel, Zapalote Chico, Ratón y Conejo.

Razas y especies de teocintle

En los últimos 30 años, se han logrado grandes avances en la conservación *ex situ* y en el conocimiento de la distribución natural del teocintle en México. Los trabajos de recolección de teocintle se iniciaron de manera sistemática en la década de 1960 (Wilkes, 1967; Kato, 1975) y se han continuado durante las últimas tres décadas por Sánchez y colaboradores (Sánchez y Ordaz, 1987; Sánchez y Ruiz, 1996, Sánchez et al., 1998; Sánchez, 2008). La diversidad morfológica en teocintle es, como en las razas de maíz, de gran magnitud tanto entre razas como dentro de razas y aún dentro de poblaciones; por su parte, la diversidad genética está estructurada con algunas diferencias respecto a las razas de maíz. La diversidad entre grupos y la diversidad dentro de grupos representan porcentajes importantes, respecto a la diversidad dentro de las poblaciones. Los valores de diversidad y diferenciación de varias poblaciones reflejan la fragmentación y reducción acelerada del tamaño efectivo, por lo que se espera que los efectos de la endogamia causen fragilidad en las poblaciones y su extinción en un período muy corto de tiempo. Varias de las razones de esta problemática fueron discutidas por Sánchez (2008); entre los aspectos más importantes se destacan la apertura de caminos y explotaciones forestales; la menor disponibilidad de agua para riego y cambios de cultivos; el crecimiento poblacional y urbanización de áreas agrícolas; el establecimiento creciente de praderas para explotaciones ganaderas, el uso de variedades mejoradas en áreas de riego o buen temporal y desplazamiento de variedades nativas. Wilkes (2007) indica que además de lo anterior, la causa de mayor efecto en la desaparición del teocintle es el abandono de la agricultura tradicional y de las variedades nativas de maíz en las áreas de distribución del teocintle; de acuerdo a las predicciones de este autor, la mayoría de las poblaciones no existirán en el año 2030.

Por otra parte, a pesar de que los avances logrados hasta la fecha han permitido, en términos generales coleccionar, conservar y conocer la variación del teocintle en México, hace más de 10 años que no se publican estudios que permitan actualizar la taxonomía y que describan en detalle las poblaciones descubiertas recientemente. Así mismo, no existe un programa formal de monitoreo que verifique sistemáticamente, *in situ*, las fluctuaciones del tamaño de las poblaciones y que lleve a cabo los estudios pertinentes (incluyendo el uso de marcadores moleculares) para estimar con mayor confianza los tamaños efectivos de las poblaciones y se puedan definir estrategias efectivas de manejo y recuperación de algunas poblaciones.

Con base en los análisis presentados en este trabajo (figuras 8 y 13) así como la revisión de literatura, se considera que las razas y especies de teocintle requieren una revisión detallada respecto a su ubicación dentro de las secciones *Zea* y *Luxuriantes*, así mismo se requiere de la descripción de las nuevas razas y especies que se han estado recolectando recientemente, es decir las especies perennes de Nayarit y Michoacán y la población de San Felipe Usila, Oax. De manera preliminar, las razas y especies de teocintle pueden agruparse de acuerdo al Cuadro 28, y describirse de la siguiente manera:

***Zea perennis* y *Zea diploperennis*.** Los teocintles perennes tienen una distribución restringida al occidente de México en altitudes de 1400 a 2200 msnm; hasta hace poco se consideraban endémicos del sur del estado de Jalisco, sin embargo muy recientemente se encontraron dos poblaciones, en proceso de clasificación, una diploide en el norte del estado de Nayarit y otra tetraploide en la parte central del estado de Michoacán. Los teocintles perennes son tardíos (104 a 115 días a floración), crecimiento muy lento las primeras 10 semanas después de la emergencia de las plántulas, plantas de regular vigor, con altura de 140 hasta 200 cm, hojas angostas (3-4 cm) y cortas (24-40 cm), muchos hijos (11), con 8 a 10 ramas laterales por planta, espigas pequeñas con pocas ramas (1-6), rama principal de la espiga de 10 a 12 cm, espiguillas grandes (8-9 mm), hojas con alta resistencia a la roya y otras enfermedades foliares, las vainas de las hojas tienen poca pilosidad y por lo general de coloración rojiza. Los aspectos que distinguen los teocintles perennes de los anuales mexicanos son: (i) semillas trapecoidales vs. triangulares y (ii) la inflorescencia

femenina es una espiga sencilla con un pedúnculo muy largo, encerrada en una sola hoja para los perennes, mientras que en los anuales la inflorescencia femenina originada en las axilas de las hojas es parte de un conjunto de varias espigas, cada una de las cuales está encerrada en una hoja sencilla y el pedúnculo es corto (ver Figura 23).

Cuadro 28. Taxonomía del género *Zea* basada en Wilkes (1967; 2004), Doebley (1990), Sánchez et al. (1998), Iltis y Benz (2000) y resultados de este trabajo.

Secciones, especies, sub-especies y razas del género <i>Zea</i>
<p>Sección: <i>Zea</i></p> <p><i>Zea mays</i> L. subsp. <i>mexicana</i> (Schrader) Iltis</p> <p>Raza Chalco</p> <p>Raza Mesa Central</p> <p>Raza Nabogame</p> <p>Raza Durango</p> <p><i>Zea mays</i> L. subsp. <i>parviglumis</i> Iltis & Doebley</p> <p>Raza Balsas:</p> <p>Teloloapan</p> <p>Mazatlán</p> <p>Huetamo</p> <p>Jalisco</p> <p>Maíz</p> <p><i>Zea mays</i> L. subsp. <i>mays</i> Iltis & Doebley</p>
<p>Sección: <i>Luxuriantes</i></p> <p><i>Zea luxurians</i> (Durieu & Ascherson) Bird</p> <p>Raza Guatemala</p> <p><i>Zea mays</i> L subsp. <i>huehuetenangensis</i> (Iltis & Doebley) Doebley</p> <p>Raza Huehuetenango</p> <p><i>Zea perennis</i> (Hitch.) Reeves & Mangelsdorf</p> <p><i>Zea diploperennis</i> Iltis, Doebley & Guzmán</p> <p><i>Zea nicaraguensis</i> Iltis & Benz</p> <p><i>Zea?</i> (<i>Teocintle perenne de Nayarit</i>)</p> <p><i>Zea?</i>(<i>teocintle perenne de Michoacán</i>)</p> <p><i>Zea?</i>(<i>Teocintle anual de San Felipe Usila, Oax.</i>)</p>

***Zea mays* ssp. *mexicana*.** Esta subespecie se distribuye a altitudes de 1500 a 2800 msnm en la región sur del estado de Chihuahua (Raza Nabogame), en el estado de Durango (Raza Durango de acuerdo a este trabajo) y en las región conocida como El Bajío (Raza Mesa Central) de los estados de Jalisco, Guanajuato y Michoacán y en el Valle de México (Raza Chalco) en los estados de México, Puebla y Tlaxcala.

La raza Nobogame es la más precoz con 55-65 días a floración, pocas hojas (9-14), cortas (26-36 cm) y angostas (2.9-3.3 cm), altura de planta de 120 a 180 cm, muchos hijos por planta (4-13), tamaño medio de

semilla (5 g/100 semillas), pocas ramas de la espiga (7), rama principal de la espiga de 13 cm, espiguilla mediana (7-8.3 mm), poca condensación de la espiga y resistente a roya de la hoja (*Puccinia sorghi* Schw.).

La raza Mesa Central es de ciclo precoz a intermedio (66-84 días a floración), altura de planta de 183-215 cm, 12-18 hojas por planta, hojas anchas (5.6-6.5 cm) y largas (45-58 cm), con 2 a 3 hijos y hasta 7 ramas laterales por planta; semillas triangulares grandes (10-15 gr/100 semillas), espigas grandes (39-45 cm), 20 a 30 ramas por espiga, rama principal de la espiga de 14 a 17 cm, espiguillas grandes (7.5 a 8.8 mm), hojas verde claro con poca pubescencia en las vainas y moderadamente resistentes a la roya.

Las poblaciones del estado de Durango muestran características similares a las de la Mesa Central con las siguientes diferencias: ligeramente más precoz (3 a 8 días a floración menos), menor altura de planta (170 cm), menor número de hojas (11-16), mayor número de hijos (7), menor peso de semilla (5.8 gr/100 semillas), rama principal de la espiga de 15 a 16 cm y menor número de ramas en la espiga (19).

La raza Chalco es de ciclo precoz a intermedio (65-80 días a floración), altura de planta de 160-200 cm, 14-18 hojas por planta, hojas anchas (6-8 cm) y medias (35-50 cm), con 1 a 3 hijos y hasta 9 ramas laterales por planta; semillas triangulares grandes (10-15 gr/100 semillas), espigas grandes (35-45 cm), 15 a 30 ramas por espiga, rama principal de la espiga de 10 a 16 cm, espiguillas grandes (7 a 9 mm), hojas verde oscuro con mucha pubescencia en las vainas y resistentes a la roya de la hoja.



Figura 23. Características de la inflorescencia femenina de especies de teocintle, de izquierda a derecha *Zea luxurians*, *Z. perennis*, *Z. diploperennis*, teocintle perenne de Nayarit, Balsas Teloloapan, Balsas Mazatlán y Balsas Huetamo.

***Zea mays* ssp. *parviglumis*.** *Zea mays* ssp. *parviglumis* (Raza Balsas) se distribuye en elevaciones desde 250 hasta 1800 msnm desde Nayarit hasta Oaxaca en climas muy diversos. En las áreas de distribución, la precipitación pluvial es variable oscilando de 500 a 1800 mm con una media anual de 650 mm. La temperatura es elevada con medias anuales de hasta 28 °C; el clima es muy variado incluyendo: trópico subhúmedo semicálido, cálido y muy cálido; subtropical semiárido semicálido y templado; subtropical subhúmedo semicálido y trópico semiárido muy cálido. Respecto a morfología, la raza Balsas muestra gran variación, sin embargo, algunas de las características generales que la distinguen claramente del resto de las razas son: tardía (80 a 120 días a floración), crecimiento muy lento en las primeras ocho semanas después de la siembra, gran número de hojas por planta (19-23), con 5 hasta 15 hijos por planta, grano pequeño a mediano (3 a 7 gr/100 semillas), de 45 a 85 ramas en la espiga (con algunas espigas con más de 200 ramas), rama principal de la espiga de 6 a 13 cm, espiguillas pequeñas de 4.8 a 5.8 mm, vainas de las hojas sin pilosidad de color verde claro a verde oscuro y por lo general susceptibles a la roya de la hoja.

Entre las poblaciones clasificadas como Balsas, se pueden reconocer algunas diferencias morfológicas: las de Mazatlán, Gro., Huetamo, Mich., SO de México-E de Michoacán y Sur de Jalisco, muestran una adaptación más específica a ambientes cálidos de baja altitud (500 a 1200 msnm), reacción a fotoperíodo, crecimiento lento durante las primeras ocho semanas después de la emergencia y raramente florecen todas las plantas cuando se siembran en ambientes templados con altitud superior a los 1500 msnm. En forma general, los teocintles de estas regiones son los más tardíos con períodos a la floración superiores a los 100 días, tienen más de 20 hojas y de 5 a 15 hijos por planta; semillas pequeñas con 3.5 gr/100 semillas en Mazatlán a 5.5 gr/100 semillas en las del sur de Jalisco; sus espigas son muy ramificadas con rangos de 60 a 90 ramas y espiguillas pequeñas con variación de 4.8 a 6.0 mm de largo; altamente susceptibles a la roya de la hoja. En Oaxaca las plantas son bastante similares al resto de las de las poblaciones de la cuenca del Balsas, con semillas ligeramente mayores en Oaxaca (7.6 gr/100 semillas), espiguillas mayores (6 a 7 mm de largo) y moderadamente resistentes a la roya de la hoja.

Las poblaciones del área Iguala-Teloloapan-Arcelia tienen límites de adaptación amplios con altitudes que van de los 1200 y hasta casi los 1900 msnm, son ligeramente más precoces (90-100 días a floración), espigas con 50 a 55 ramas, espiguillas medianas con 5.6 a 7 mm de largo y susceptibles a la roya de la hoja.

El teocintle localizado al oeste del estado de Jalisco y Sur de Nayarit, en las cuencas de los ríos Ameca y Atenguillo, se distribuyen en regiones con altitudes de 600 a 1400 msnm, son más precoces que el promedio de la raza Balsas, con 80 a 90 días a floración, 16 a 18 hojas y cuatro hijos por planta, 50 a 60 ramas en la espiga, espiguillas de 5.8 a 6.8 mm de largo y las de mayor susceptibilidad a la roya de la hoja.

***Zea luxurians*.** La distribución de esta especie está restringida al sureste de Guatemala y Honduras; una especie muy cercanamente relacionada, *Zea nicaraguensis*, se distribuye en la costa del Pacífico de Nicaragua. Recientemente se descubrió una población inicialmente clasificada como *Zea luxurians* en San Felipe Usila, Oaxaca (Aragón, 2006) la cual se encuentra en proceso de descripción detallada. Las plantas de esta población son las más tardías de las conocidas, especialmente fuera de su área de adaptación. Hojas anchas (4.5 cm) y medianas (35 cm), con pocas ramas, muchos hijos (17), pocas ramas de la espiga (8), granos grandes (16 gr/100 semilla), espiguillas grandes (11.7 mm) y glumas con un gran número de venas (47).

Finalmente, se encuentra un grupo de poblaciones que no son fáciles de clasificar que se localizan en los alrededores de Amatlán en el estado de Morelos, Malinalco en el estado de México y en la región este del estado de Jalisco y al oeste de Michoacán en altitudes entre 1500 y 1800 msnm. Estas poblaciones tanto desde el punto morfológico y agronómico, como genético (Isoenzimas y microsátélites), muestran características intermedias entre las subespecies *mexicana* y *parviglumis*. En general se puede decir que son de ciclo vegetativo intermedio (70-90 días a floración) con 13 a 18 hojas por planta, 23 a 31 ramas en la espiga, espiguillas de 5.9 a 7.3 mm de largo y altamente susceptibles a la roya de la hoja.

Zea mays ssp. *huehuetenangensis*. Esta es una forma de teocintle que se encuentra en el occidente de Guatemala, muy cerca de la frontera con México, cerca de los poblados de San Antonio Huista, Tzibaj, Monajil y Lupiná en eltitudes de 900 a 1600 msnm. Aún cuando no hay muestras de herbario o semilla, se ha informado que muy probablemente existe en la Sierra del Soconusco en Chiapas. Este tipo de teocintle se distingue de los teocintles anuales mexicanos por su ciclo vegetativo largo y plantas muy altas con reacción a fotoperíodo. Con base en la morfología floral, esta especie se clasificó inicialmente por Doebley e Iltis (1980) y Doebley (1983) como variedad de la ssp. *parviglumis*. La raza Huehuetenango, de acuerdo a aspectos morfológicos, datos isoenzimáticos, microsátélites y nudos cromosómicos tiene características únicas con mayor relación a la sección *Luxuriantes* que a la sección *Zea*.

Relaciones filogenéticas

Cabe destacar que a pesar de las limitaciones de los datos, se lograron uniformizar los métodos de análisis, los criterios en la definición de los grupos raciales y el soporte estadístico de las relaciones filogenéticas. Es de destacar que los resultados de los estudios publicados con datos de isoenzimas, microsátélites y nudos cromosómicos, no cambiaron lo discutido por los autores originales. En el caso de isoenzimas y microsátélites, los resultados apoyan la idea de un centro de origen, mientras que los resultados con frecuencias de nudos cromosómicos apoyan con claridad el origen multicéntrico del maíz.

Observaciones finales

Con base en las secciones anteriores, los resultados muestran la necesidad de ampliar los conocimientos sobre diferentes disciplinas, dando especial importancia a los aspectos históricos, etnobotánicos, arqueológicos, de taxonomía del lenguaje, así como a la taxonomía basada en marcadores morfológicos, agronómicos, fisiológicos y moleculares. Sin un análisis integral basado en un estudio diseñado adecuadamente y con esfuerzos de varias de las instituciones nacionales, seguiremos discutiendo la misma información con diferentes enfoques pero difícilmente llegaremos a avanzar significativamente en el entendimiento de la diversidad y los centros de origen del maíz y sus parientes silvestres.

Es de esperarse que todos los conocimientos generados a partir de las investigaciones del genoma del maíz en México puedan finalmente aplicarse en aspectos tan importantes como definir las razas con sus semejanzas y diferencias, establecer los grupos raciales y su relación con los grupos humanos y áreas ecológicas, los centros de origen y los progenitores de las diferentes razas y especies del género *Zea*; de la misma manera es urgente hacer más eficientes los programas de mejoramiento genético usando estrategias de selección asistida por marcadores moleculares, selección genómica y análisis de asociación, incluyendo aspectos relacionados con el rendimiento de grano, calidad de forraje, resistencia a enfermedades y factores ambientales limitantes, la calidad de los productos derivados del maíz. Así mismo se deben aprovechar los sistemas naturales de aislamiento genético de algunas poblaciones en la producción orgánica y de maíces de usos especiales. No hay duda que el aprovechamiento de las poblaciones nativas de México en su uso directo por los productores y en programas de mejoramiento genético, justificarán los esfuerzos por estudiar y sobre todo conservar estos recursos genéticos que son únicos en el mundo.

REFERENCIAS

- Anderson, E. 1944a. Maíz Reventador. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 31 : 301-315.
- Anderson, E. 1944b. Homologies of the ear and tassel in *Zea mays*. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 31 : 325-343.
- 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.
- Aragón C., F. 2006. Nueva población de teocintle en Oaxaca. XXI Congreso Nacional y Primero Internacional de Fitogenética, 3 al 8 de septiembre de 2006, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. No. 65.
- Arellano V., J.L., C. Tut C., A.M. Ramírez, Y. Salinas M., O.R. Taboada G. 2003. Maíz Azul de los Valles Altos de México. I. Rendimiento de grano y caracteres agronómicos. *Revista Fitotecnia Mexicana* 26: 101-107.
- Benz, B.F. 1986. Taxonomy and evolution of Mexican maize. Tesis Ph.D., University of Wisconsin, Madison. 433p.
- Benz, B.F. 1999. On the origin, evolution and dispersal of maize. Pp. 25-38. in: M. Blake(ed.) *Pacific Latin America in Prehistory, The evolution of Archaic and Formative Cultures.* 223p.
- Bird, R. McK. 1980. Maize evolution from 500 B.C. to the present. *Biotropica* 12: 30-41.
- Bird, R. McK. 1984. South American maize in Central America? Pp. 39-65 In: D. Stone (Ed) *Pre-Columbian Plant Migrations.* Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University, Cambridge, Mass.
- Bird, R. McK 1989 Maize, man and vegetation in north-central Peru. In: J. H. Bock and Y. B. Linhart (ed.), *The Evolutionary Ecology of Plants*, p. 47-468. Westview Press, Boulder, CO.
- Bird, R. McK. and M.M. Goodman. 1977. The races of maize. V. Grouping maize races on the basis of ear morphology. *Econ. Bot.* 23: 471-481.
- 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.* 74: 1601-1613.
- Bretting, P.K. and M.M. Goodman. 1989. Karyological variation in Mesoamerican races of maize and its systematic significance. *Econ. Bot.* 43: 107-124.
- Buckler IV, E.S., Goodman, M.M., Holtsford, T.P., Doebley, J.F., Sanchez G., J. 2006 Phylogeography of the wild subspecies of *Zea mays*. *Maydica* 51: 123-134.
- Burak, R. y J. L. Magoja. 1990. Perennial teosinte introgressed population: seed mutants and mutation

rates. Maize Genetics Cooperation Newsletter 64: 75.

Carrera V., J.A. 2008. Estudio de la diversidad genética y distribución de los maíces criollos y sus parientes silvestres en Michoacán. Informe preliminar preparado para la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).

Carter, G.F. 1945. Plant geography and culture history in the American Southwest. Viking Fund Publications in Anthropology 5:1-140.

Casas S., J.F., J.J. Sánchez G., J.L. Ramírez D., J. Ron P. y S. Montes H. 2001. Rendimiento y sus componentes en retrocruzas maíz-teocintle. Revista Fitotecnia Mexicana 24: 17-26.

Casas S., J.F., J.L. Ramírez D., J.J. Sánchez G., J. Ron P. y S. Montes H. 2003. Características Agronómicas en retrocruzas maíz-teocintle. Revista Fitotecnia Mexicana 26(4):239-248.

Cervantes S.,T., M.M. Goodman, E. Casas D. and J.O. Rawlings. 1978. Use of genetic effects and genotype by environmental interactions for the classification of Mexican races of maize. Genetics 90: 339-348.

Cohen, J. I. and Galinat, W. C. 1984. Potencial use of alien germplasm for maize improvement. Crop Sci. Vol. 24: 1011-1015.

Collins, G.N. 1921. Teosinte in Mexico. Journal of Heredity 12: 339_350.

Collins, G.W., J.H. Kempton, R. Stadelman 1937. Maize investigations. Carnegie Institution of Washington, Yearbook 36: 149-150.

Chavez, E. 1913. El cultivo del maíz. Secretaría de Fomento, Dirección General de Agricultura, Boletín 74 (Estación Agrícola Central). México.

CONABIO. 2010. Recopilación, generación, actualización y análisis de información acerca de la diversidad genética de maíces y sus parientes silvestres en México. Resultados preliminares, sin publicar.

Doebley, J., 1983. The taxonomy and evolution of *Tripsacum* and teosinte, the closest relatives of maize. Pp. 15-28 in D. T. Gordon, J. K. Knoke and L. R. Nault, eds., Proc. Intl. Maize Virus Disease Colloquium and Workshop. The Ohio State University, Ohio Agricultural Research and Development Center, Wooster, Ohio.

Doebley, J.F. 1990. Molecular evidence and the evolution of maize. Econ. Bot. 44: 6-27.

Doebley, J.F. and 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., M.M. Goodman and C.W. Stuber. 1983. Isozyme variation in maize from the Southwestern United States: Taxonomic and anthropological implications. Maydica 28: 94-120.

Doebley, J.F., M.M. Goodman and C.W. Stuber. 1984. Isozyme variation in *Zea* (Gramineae). Syst. Bot. 9: 203-218.

- Doebley, J.F., M.M. Goodman and C. W. Stuber. 1985. Isozyme variation in races of maize from Mexico. *Amer. J. Bot.* 72: 629-639.
- Doebley, J.F., M.M. Goodman and C.W. Stuber. 1986. Exceptional genetic divergence of Northern Flint corn. *Amer. J. Bot.* 73: 64-69.
- Doebley, J.F., M.M. Goodman and C.W. Stuber. 1987. Patterns of isozyme variation between maize and Mexican annual teosinte. *Econ. Bot.* 41: 234-246.
- Doebley, J.F., J.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.
- Eubanks, M. 1993. Corn rootworm resistance conferred to maize via *Tripsacum*, *x Zea diploperennis*. *Maize Genetics Cooperation Newsletter* 67: 40-41.
- Eubanks y colaboradores en varios números de *Maize Genetics Cooperation Newsletter* relacionados con resistencia a plagas de la raíz en la crucea *Tripsacum*, *x Zea diploperennis*: MNL 73: 29-30, MNL 73: 30, MNL 74: 27-28, MNL 74: 28-30, MNL 74: 30-31, MNL 74: 31, MNL 74: 32.
- Excoffier, L. 2007. Analysis of population subdivision. P 980-1020. In: D.J. Balding, M. Bishop and C. Cannings (Eds) *Handbook of Statistical genetics*, Third Edition. John Wiley and Sons. 1392p.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- Figuroa, C. J. D., Mauricio, A., Taba, S., Morales, E., Mendoza, A., Gaytán, M., Rincón-Sánchez, F., Reyes, M. L., and Véles, J. J. 2005. Kernel characteristics and tortilla making quality of maize accessions from Mexico, the Caribbean, and South and Central America. In: *Latin American Maize Germplasm Conservation: Regeneration, In Situ Conservation, Core Subsets, and Prebreeding*. S. Taba, ed. CIMMYT: Mexico, D.F.
- Findley, W.R., L.R. Nault, W.E. Styer and D.T. Gordon. 1983. *Zea diploperennis* as a source of maize chlorotic dwarf virus resistance: A progress report. In: Gordon, D.T., J.K. Knoke, L.R. Nault and R.M. Ritter (eds.). *Proceedings International Maize Virus Disease Colloquium and Workshop, 2-6 August 1982*. The Ohio State University, Ohio Agricultural Research and Development Center, Wooster. EUA. p. 255-257.
- Flint-Garcia, S.A., A.L. Bodnar, M.P. Scott. 2009. Wide variability in kernel composition, seed characteristics, and zein profiles among diverse maize inbreds, landraces, and teosinte. *Theor Appl Genet* (2009) 119:1129–1142.
- Fukunaga, K., J. Hill, Y. Vigoroux, Y. Matsuoka, J. Sanchez G., K. Liu, E.S. Buckler and J. Doebley. 2005. Genetic diversity and population structure of teosinte. *Genetics* 169: 2241-2254.
- Galinat, W.C. and J.H. Gunnerson. 1963. Spread of eight-rowed maize from the prehistoric Southwest. *Bot. Mus. Leafl. Harvard. Univ.* 20: 117-160.

- Galinat, W.C. and R.G. Campbell. 1967. The diffusion of eight-rowed maize from the Southwest to the Central Plains. Mass. Agric. Exp. Sta., Univ. of Mass., Amherst. Monograph Series No. 1. 16p.
- Galinat, W.C., T.R. Reinhart and T.R. Frisbie. 1970. Early eight-rowed maize from the Middle Rio Grande Valley, New Mexico. Bot. Mus. Leafl. Harvard Univ. 22: 313-331.
- Goodman, M.M. 1967. The races of maize. I. The use of Mahalanobis Generalized Distances to measure morphological similarity. Fitotecnia Latinoamericana 4: 1-22.
- Goodman, M.M. 1968. The races of maize. II. Use of multivariate analysis of variance to measure morphological similarity. Crop Science 8: 693-698.
- Goodman, M.M. 1972. Distance analysis in biology. Systematic Zoology 21 : 174-186.
- Goodman, M.M. 1973. Genetic Distances : Measuring dissimilarity among populations. Yearbook of Physical Anthropology 17 : 1-38.
- Goodman, M.M. and E. Paterniani. 1969. The races of maize. III. Choices of appropriate characters for racial classification. Econ. Bot. 23: 65-273.
- Goodman, M.M. and R. McK. Bird. 1977. The races of maize. IV. Tentative grouping of 219 Latin American races. Econ. Bot. 31: 204-221.
- Goodman, M.M. and C.W. Stuber. 1983. Races of maize. VI. Isozyme variation among races of maize in Bolivia. Maydica 28: 169-187.
- Hanson, W.D. 1984. Intergradation among Latin American maize based on an analysis of chromosome knob frequencies. Theor. Appl. Genet. 68 : 347-354.
- Hernández X., E. and G. Alanís F. 1970. Estudio morfológico de cinco nuevas razas de maíz de la Sierra Madre Occidental de México: Implicaciones filogenéticas y fitogeográficas. Agrociencia 5: 3-30.
- Hernández C., J.M. 1986. Estudio de caracteres químicos del grano de las razas Mexicanas de maíz y clasificación racial. Tesis M.C.. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 79 p.
- Herrera C., B.E., F. Castillo G., J.J. Sánchez G., J.M. Hernández C., R.A. Ortega P., M.M. Goodman 2004. Diversidad del Maíz Chalqueño. Agrociencia 38: 191-206.
- Iltis, H.H. and B.F. Benz 2000. *Zea nicaraguensis* (Poaceae) a new teosinte from Pacific Coastal Nicaragua. Novon 10: 382-390.
- Kato Y., T.A. 1975. Cytological studies of maize [*Zea mays* L.] and teosinte [*Zea mexicana* Schrader Kuntze] in relation to their origin and evolution. Mass. Agric. Exp. Sta. Bull. 635. 186 p.
- Kato Y., T.A. 1984. Chromosome morphology and the origin of maize and its races. Evolutionary Biology 17: 219-253.
- Kato Y., T.A. 1988. Cytological classification of maize race populations and its potencial use. p. 106-117.

In CIMMYT 1988. Recent advances in the conservation and utilization of genetic resources: Proceedings of the global maize germplasm workshop. Mexico, D.F.

Kato Y., T.A. 2005. Cómo y dónde se originó el maíz. Investigación y Ciencia. Agosto de 2005.

Kato Y., T.A., C. Mapes S., L.M. Mera O., J.A. Serratos H., R.A. Bye B. 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.

Kato Y., T.A. y J.J. Sánchez G. 2002. Introgression of chromosome knobs from *Zea diploperennis* into maize. *Maydica* 47: 33-50.

Kelly, I. and E. Anderson. 1943. Sweet corn in Jalisco. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 30: 405-412.

Kuleshov, N.N. 1929. The geographical distribution of varietal diversity of maize in the world. *Bull. Appl. Bot. Gen. Pl. Br. (Trudy Po Prikladnoi Botanike, Genetike I Seleksii)* 20: 506-510.

Kuleshov, N.N. 1930. Maíces de México, Guatemala, Cuba, Panamá y Colombia (Según las colecciones de N.S. Bukasov). Pp. 40-53 In: *Las Plantas Cultivadas de México, Guatemala y Colombia. Traducción al Español por Jorge León. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1981. 173 p.*

Kuleshov, N.N. 1933. World's diversity of phenotypes of maize. *Journal of the American Society of Agronomy* 25: 688-700.

LAMP. 1991. Catálogo del Germoplasma de Maíz, Tomo 2. Proyecto Latinoamericano de Maíz (LAMP). Agricultural Research Service, USA.

Latter, B. D., 1972 Selection in finite populations with multiple alleles. III. Genetic divergence with centripetal selection and mutation. *Genetics* 70: 475-490.

Magoja, J.L. and G. Pischedda. 1994. Maize x Teosinte hybridization. pp. 85-101. In: Y.P.S. Bajaj (Ed) *Biotechnology in agriculture and forestry. Vol. 25 Maize.* Springer-Verlag.

Mangelsdorf, P.C. 1958. The mutagenic effect of hybridizing maize and teosinte. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 23: 409-421.

Mangelsdorf, P.C. 1985. Teosinte introgression, a probable source of mobile genetic elements. *Maize Genetics Cooperation Newsletter* 59: 26-28.

Mangelsdorf, P.C. and R.H. Lister. 1956. Archaeological evidence of the evolution of maize in northwestern Mexico. *Bot. Mus. Leaflet. Harvard Univ.* 17: 151-197.

Mano, Y., M. Muraki, M. Fujimori, T. Takamizo, B. Kindiger. 2005. Identification of QTL controlling adventitious root formation during flooding conditions in teosinte (*Zea mays* ssp. *huehuetenangensis*) seedlings. *Euphytica* 142:33-42.

Mano, Y., F. Omori, C.H. Loaisiga, R. McK Bird. 2009. QTL mapping of above-ground adventitious

- roots during flooding in maize x teosinte “*Zea nicaraguensis*” backcross population. *Plant Root* 3: 3-9.
- Mano, Y., F. Omori. 2007. Breeding for flooding tolerant maize using “teosinte” as a germplasm resource. *Plant Root* 1: 17-21.
- Matsuoka, Y., Y. Vigouroux, M.M. Goodman, J. Sanchez G., E. Buckler and J. Doebley 2002. A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 6080-6084.
- Mauricio S., R.A., Figueroa C., J.D., Taba, S., Reyes V., M.L., Rincón S., F., Mendoza G., A. 2004. Caracterización de accesiones de maíz por calidad de grano y tortilla. *Rev. Fitotec. Mex.* 27:213-222.
- McClintock, B. 1960. Chromosome constitutions of Mexican and Guatemalan races of maize. *Carnegie Institution of Washington Year Book* 59: 461-472.
- McClintock, B. 1978. Significance of chromosome constitutions in tracing the origin and migration of races of maize in the Americas. p 159-184. In: D.B. Walden (Ed.) *Maize Breeding and Genetics*. John Wiley and Sons, New York.
- McClintock, B., T.A. Kato Y. and A. Blumenshein. 1981. *Chromosome Constitution of Races of Maize*. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 521 p.
- Melhus, I.E. y M. Chamberlain 1953. A preliminary study of teosinte in its region of origin. *Iowa State College Journal of Science* 28: 139-164.
- Merrill, W.L., R.J. Hard, J.B. Mabry, G.J. Fritz, K.R. Adams, J.R. Roney, and A.C. MacWilliams. 2009. The diffusion of maize to the southwestern United States and its impact. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 21019–21026.
- Mijangos-Cortés, J.O., T. Corona-Torres, D. Espinosa-Victoria, A. Muñoz-Orozco, J. Romero-Peñaloza, A. Santacruz-Varela. 2007. Differentiation among maize (*Zea mays* L.) landraces from the TarascaMountain Chain, Michoacan, Mexico and the Chalqueño complex. *Genetic Resources and Crop Evolution* 54:309–325.
- Miranda M., R., J.J. Sánchez G., M. Aguilar S., C.F. Barrera S. 2001. Un pariente silvestre del maíz como alternativa de forraje. *Scientia-CUCBA Vol* 3(4): 18-31.
- Museo Nacional de Culturas Populares 1984. *El Maíz, fundamento de la cultura popular Mexicana*. Secretaría de Educación Pública. García Valadés Editores S.A. 114p.
- Narváez-González, E.D., J.D. Figueroa-Cárdenas, S. Taba, E. Castaño T., R. Martínez Peniche, F. Rincón S. 2007. Relationships Between the Microstructure, Physical Features, and Chemical Composition of Different Maize Accessions from Latin America. *Cereal Chem.* 83(6):595–604.
- 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 disease* 66(1): 61-62.

Nault, L.R. and W.R. Findley. 1981. *Zea diploperennis*: A primitive relative offers new traits to improve corn. Ohio Report on Research and Development in Agriculture, Home Economics and Natural Resources 66(6): 90-92.

Nault, L.R. 1983. Origins of leafhopper vectors of maize pathogens in Mesoamerica. In: Gordon, D.T., J.K. Knoke, L.R. Nault and R.M. Ritter (eds.). Proceedings International Maize Virus Disease Colloquium and Workshop, 2-6 August 1982. The Ohio State University, Ohio Agricultural Research and Development Center, Wooster. EUA. p. 75-82

Nault, L.R. 1993. Evolución de una plaga de insectos: El maíz y las chicharritas. Un estudio de caso. In: Benz; B (Compilador). Biología, ecología y conservación del género *Zea*. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal. Méx. p. 179-202.

Nei, M., S. Kumar. 2000. Molecular evolution and phylogenetics. Oxford University Press. 333p.

Nei, M., F. Tajima y Y. Tateno, 1983 Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. II. Gene frequency data. J. Mol. Evol. 19: 153–170.

Ortega P., R. 1979. Reestudio de las razas Mexicanas de maíz. Informe Anual. Campo Agrícola Experimental de la Mesa Central. INIA, Chapingo, México.

Ortega P., R. 1985. Variedades y razas Mexicanas de maíz y su evaluación en cruzamientos con líneas de clima templado como material de partida para fitomejoramiento. Traducción abreviada Ph. D. Thesis. N.I. Vavilov National Institute of Plants. Leningrad, U.S.S.R. 22p.

Perales R., H.R. 2009. Maíz, riqueza de México. Ciencias, Núm. 92 - 93, octubre-marzo, 2009, pp. 46-55.

Perales R., H.R. 2010. Base de datos climáticos preparada para el análisis de la diversidad de los maíces nativos de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).

Pritchard, J. K., Stephens, M., and Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics, 155:945–959.

Reeves, R. G. 1950. The use of teosinte in the improvement of corn inbreds. Agron. Jour. 42: 248-251.

Reif, J.C., M. L. Warburton, X. C. Xia, D. A. Hoisington, J. Crossa, S. Taba, J. Muminovic, M. Bohn, M. Frisch, A. E. Melchinger. 2006. Grouping of accessions of Mexican races of maize revisited with SSR markers. Theoretical and Applied Genetics 113: 177–185.

Rincón E., G. 2001. Análisis molecular del flujo genético teocintle-maíz en México. Tesis de Maestría, Colegio de Postgraduados, Montecillo, México.

Ron P., J. 1977. Efecto de las radiaciones gamma de Co-60 en las razas de maíz de México. Tesis M.C. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 115 p.

Ruiz C., J.A., N. Durán P., J.J. Sánchez G., J. Ron P., D.R. González E., G. Medina G., J. Holland. 2008. Climatic adaptation and ecological descriptors of 42 maize races. Crop Science 48(4): 1502-1512.

Saghai-Marouf M A, K M Soliman, R A Jorgensen, R W Allard 1984. Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 81:8014-8018.

Saitou, N., and M. Nei, 1987 The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. Mol. Biol. Evol. 4: 406–425.

Sánchez G, J.J. 1989. Relationships among the Mexican races of maize. Tesis Ph.D., North Carolina State University, Raleigh. 187p.

Sánchez G., J.J. and M.M. Goodman. 1992. Relationships among the Mexican races of maize. Economic Botany 46: 72-85.

Sánchez G., J.J., M.M. Goodman, and J.O. Rawlings. 1993. Appropriate characters for racial classification in maize. Economic Botany 47: 44-59.

Sánchez G., J.J., T.A. Kato Y., M. Aguilar S., J.M. Hernández C., A. López R. y J.A. Ruíz C. 1998. Distribución y caracterización del teocintle. Libro Técnico Núm. 2. Centro de Investigación Regional del Pacífico Centro, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. 150p.

Sánchez G., J.J., C.W. Stuber and M.M. Goodman 2000a. Isozymatic diversity of the races of maize of the Americas. Maydica 45: 185-203.

Sánchez G., J.J., M.M. Goodman and C.W. Stuber. 2000b. Isozymatic and morphological diversity in the races of maize of Mexico. Economic Botany 54: 43-59.

Sanchez G., J.J., Goodman MM, Bird RM, CW Stuber. Isozyme and morphological variation in maize of five Andean countries MAYDICA 51 (1): 25-42 2006.

Sánchez G., J.J., M.M. Goodman, C.W. Stuber. 2007. Racial diversity of maize in Brazil and adjacent areas. Maydica 52: 13-30.

Sánchez G., J.J. 2008. Distribución geográfica del teocintle (*Zea spp.*) en México y situación actual de las poblaciones. Informe final de actividades 2007-2008, preparado para la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

Sánchez P., P. 1983. Estudio de estabilidad de caracteres y razas de maíz de México. Tesis M.C.. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 73 p.

Sehgal, S.M. 1963. Effects of teosinte and "Tripsacum" introgression in maize. The Bussey Institution of Harvard University.

Smith, J.S.C., M.M. Goodman and T.A. Kato Y. 1982. Variation within teosinte. II. Numerical analysis of chromosome knob data. Econ. Bot. 36: 100-112.

Stuber, C.W., M.M. Goodman and F.M. Johnson. 1977. Genetic control and racial variation of β -glucosidase isozymes in maize (*Zea mays L.*). Biochem. Genet. 15: 383-394.

Stuber, C. W., J.F. Wendel, M.M. Goodman, J.S.C. Smith 1988 Techniques and scoring procedures for starch gel electrophoresis of enzymes from maize (*Zea mays* L.). Technical Bulletin 286. North Carolina Agricultural Research Service, North Carolina State University, Raleigh, NC, USA.

Sturtevant, E.L. 1880. Indian Corn. CHARLES VAN BENTHUYSEN & SONS. Albany, USA. 31p.

Sturtevant, E.L. 1889. Varieties of con. U. S. Dept. Agr. Off. Exp. Sta. Bull. 57:1-108.

Taba, S., J. Díaz, M. Rivas, M. Rodríguez, V. Vicarte, J. Norgaard. 2003. The CIMMYT Maize Collection: Preliminary Evaluation of Accessions. CIMMYT, Mexico, D.F. Formato CD.

Takezaki, N., M. Nei. 1996. Genetic Distances and Reconstruction of Phylogenetic Trees From Microsatellite DNA. *Genetics* 144: 389-399.

Takezaki, N., M. Nei. 2008. Empirical Tests of the Reliability of Phylogenetic Trees Constructed With Microsatellite DNA. *Genetics* 178: 385–392.

Tracy, W.F., S.R. Whitt, E.S. Buckler. 2006. Recurrent Mutation and Genome Evolution: Example of *Sugary1* and the Origin of Sweet Maize. *The Plant genome (A supplement to Crop Science, November 2006, No. 1)*.

Upham, S. R.S. MacNeish, W.C. Galinat and C.M. Stevenson. 1987. Evidence concerning the origin of Maiz de Ocho. *American Anthropologist* 89: 410-419.

Vavilov, N.I. 1931. Mexico and Central America as the principal centre of origin of cultivated plants of the New World. *Bull. Appl. Bot., Gen., and Pl. Br. (Trudy Po Prikladnoi Botanike, Genetike I Selektzii)* 26: 179-199.

Vigoroux, Y., J.C. Glaubitz, Y. Matsuoka, M.M. Goodman, J. Sanchez G., J. Doebley. 2008. Population structure and genetic diversity of New World maize landraces assessed by DNA microsatellites. *American Journal of Botany* 95: 1240-1253.

Wang, L., C. Xu, M. Qu, J. Zhang. 2008. Kernel amino acid composition and protein content of introgression lines from *Zea mays* ssp. *mexicana* into cultivated maize. *Jour. Cereal Sci.* 48: 387-393.

Wang, L., A. Yang, C. He, M. Qu, J. Zhang. 2008. Creation of new maize germplasm using alien introgression from *Zea mays* ssp. *mexicana*. *Euphytica* 164:789–801.

Wellhausen, E.J., L.M. Roberts, E. Hernández X. , en colaboración con P.C. Mangelsdorf. 1951. Razas de maíz en México. Folleto Técnico No. 5. Oficina de Estudios Especiales, Secretaría de Agricultura y Ganadería. México. 223 p.

Weaver, M.P. 1981. The Aztecs, Maya, and their Predecessors. *Archaeology of Mesoamerica*. 2nd. Ed. Academic Press. p 481-504.

Wilkes, H.G. 1967. Teosinte: the closest relative of maize. *Bussey Inst. Harvard Univ.* 159p.

Wilkes, G.H. 2004. Corn, Strange and Marvelous: But Is a Definitive Origin Known? Pp.3-63 In: C.W. Smith (Ed) Corn: Origin, History, Technology, and Production. John Wiley & Sons.

Wilkes, H. G. 2007. Urgent notice to all maize researchers: disappearance and extinction of the last wild teosinte population is more than half completed. A modest proposal for teosinte evolution and conservation in situ: the Balsas, Guerrero, Mexico. *Maydica* 52:49-70.

Wishart, D. 2006. *Clustan Graphics Primer: A guide to cluster analysis*. Clustan Limited, Edinburgh. 67p.

Primera versión