



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**CLASIFICACION DE RAZAS DE MAIZ Y
TEOCINTLE ANUAL DE MEXICO, SEGUN
INFORMACION DE NUDOS CROMOSOMICOS.**

T E S I S

Que para obtener el Título de:

B I O L O G O

Presenta:

ANDRES RAZO LEDEZMA



MEXICO, D. F.

1989.

Jurado:

Presidente: Dr. Tarcicio Cervantes Santana
Vocal : Biol. Luis Enrique Eguiarte Fruns
Secretario: Dr. Ernesto Moreno Martínez
Suplente : M.C. Jorge Ramirez Gonzalez
Suplente : Biol. Miguel Murguia Romero


BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

ESTE TRABAJO SE REALIZO
EN EL
LABORATORIO DE MICROCOMPUTADORAS
DE LA
DIRECCION DE COMPUTO PARA LA INVESTIGACION.
DIRECCION GENERAL DE SERVICIOS DE COMPUTO ACADEMICO.
Y EN EL
LABORATORIO DE BIOLOGIA EXPERIMENTAL
FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

Sustentante : Andrés Razo Ledezma
Director : Dr. Tarcicio Cervantes Santana

Quiero expresar mi agradecimiento a todos los miembros del jurado por el tiempo y atención asignados a la revisión de éste trabajo, particularmente a la invaluable aportación que la dirección del mismo por el doctor Tarcicio Cervantes Santana tuvo - en mi formación, agradezco al mismo tiempo la amable atención - comentarios y discusión del mismo con el doctor Takeo Angel - Kato Y. del Centro de Genética, Colegio de Postgraduados, Monte cillo, México.

A los ingenieros Fidel Ramirez y Adolfo Quintana de la - Dirección de Cómputo para la Investigación DGSCA. de la UNAM.

Al Programa de Maíz del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo por el apoyo financiero otorgado para la impresión de éste trabajo .

A mis padres y hermanos con todo respeto, cariño y agradecimiento por su apoyo y comprensión durante toda la carrera.

Al entrañable recuerdo de mi esposa, Lupita Espinosa Osornio por su enorme significación en mi vida.

A mis amigos :

José Luis Lozano Romero

Beatriz Coutiño Bello

Rodrigo Arturo Cardenas y Espinoza

Cristina López Peralta

Rosario Toledo Viruega

Laura Gonzalez Olvera

Pero ante todo, dedico ésta obra como un tributo a mi país, a mi raza, al México indigena que fué capaz de transformar al teocintle en la maravillosa planta que es el maíz.

C O N T E N I D O

	PAGINA
I. INTRODUCCION	1
II. REVISION DE LITERATURA	
2.1 Teocintle y el origen del Maíz	3
2.1.2 Teorias sobre el origen del maiz	6
2.2 Constitución Cromosómica de las Razas de Maíz y Teocintle anual de México	10
2.3 Clasificación del maíz	14
2.3.1 Caracteres utilizados en la clasificación del maíz	16
2.4 Clasificación de Teocintle	19
2.5 Clasificación por taxonomía numérica	22
2.6 Análisis numérico de datos de nudos cromosómicos	24
III. MATERIAL Y METODOS	
3.1 Material Genético	26
3.2 Frecuencia de nudos cromosómicos y cromosomas especiales	31
3.3 Matriz de datos	33
3.4 Construcción de la matriz de disimilitud	35
3.5 Análisis de cúmulos y construcción del dendrograma	35
3.6 Cálculo de la composición media de nudos	36
IV. RESULTADOS Y DISCUSION	
4.1 Clasificación y distribución de las razas de teocintle anual mexicano	37
4.2 Clasificación y distribución de las razas de maíz de México	48
V. CONCLUSIONES	62
VI. BIBLIOGRAFIA	64

x 92 v PGMA

RESUMEN

Se estableció una clasificación de razas de maíz y teocintle anual de México, con base en su constitución cromosómica, con el objetivo de analizar las interrelaciones de maíz y teocintle.

Se analizaron datos de nudos cromosómicos de 229 colecciones de 30 razas y 3 subrazas de maíz agrupadas en 83 UTOS, y 53 colecciones de 4 razas de teocintle anual mexicano reunidas en 10 UTOS, publicados por McClintock et al. (1981). La información fue procesada por técnicas de taxonomía numérica, utilizando la Distancia Euclídeana Promedio de 21 posiciones formadoras de nudos cromosómicos comunes de maíz y teocintle, y la presencia (1) ó ausencia (0) de 3 cromosomas especiales y 13 posiciones formadoras exclusivas de teocintle; las Unidades Taxonómicas Operacionales (UTOS) se agruparon por el método de promedios intergrupales no ponderados (UPGMA), formando 2 grandes grupos - uno de maíz y otro de teocintle.

Las poblaciones de teocintle anual del area principal de distribución, se dividieron en 4 subgrupos a distintos niveles de disimilitud.

Se deduce que los teocintles de altas elevaciones no constituyen un complejo racial sino que parecen derivar del ascenso independiente de un germoplasma ancestral de la cuenca del Balsas, muy cercano a la raza Mazatlan. Las poblaciones de la cuenca del Balsas pueden ser diferenciadas en raza Balsas y raza Mazatlán

Teocintle raza Mesa Central, se encontró como el teocintle mas próximo al maíz presentando todos los nudos y complejos de nudos de maíz.

La raza Nobogame se separa del resto de las poblaciones de teocintle y se reunió con maíces del Altiplano Central debido a su condición sin nudos.

Las poblaciones de maíz se asociaron en 9 grupos que se distribuyen en 6 grandes zonas ecológicamente diferentes: 5 en las tierras medias y bajas de la costa del Pacifico, cuyo centro está ubicado en las razas Chapalote, Reventador y Harinoso de Ocho, 1 en la cuenca del Balsas, representado por las razas Maíz Ancho y Pepitilla, 1 en la Faja de tierras húmedas del Golfo de México e Istmo de Tehuantepec basado en la raza Tuxpeño, 3 en las tierras altas y medias de la meseta del Anahuac 2 de ellos Altiplano Central con las razas Arrocillo Amarillo y Palomero Toluqueño y 1 en la Mesa del Norte con la raza Cónico Norteño, y 1 en Península de Yucatan y sur de la costa de Guerrero y Oaxaca con la raza Nal-tel.

Los resultados sugieren que la domesticación del maíz pudo haber ocurrido apartir de poblaciones ancestrales de teocintle anual, originarias de la cuenca del Balsas con una composición de nudos muy similar a la raza Mesa Central. Apreciandose 5 centros de diferenciación y diversificación racial correspondientes a los centros de domesticación y complejos de nudos propuestos por Kato (1984).

no antiensis la diferencia
¿criterio "objetivo" para formar subgrupos?
Anastom multiple

Ancestría común vs. flujo genico

I. INTRODUCCION

Desde hace ya más de un siglo dos teorías establecieron una enconada polémica en la elucidación del origen del maíz, la primera derivada en sus inicios de un conocimiento místico-religioso de los pueblos de México y Guatemala que identifica al teocintle como el ancestro del maíz, y la segunda fundamentalmente sostenida por Paul Mangelsdorf que ubica al origen del maíz en Sudamérica en un maíz hipotético silvestre tunicado y reventador (Beadle, 1981).

La explicación del origen del maíz ha dependido de las distintas formas de interpretación de las relaciones de parentesco entre las razas de maíz, y la fuente de origen de los datos, tales como, morfología vegetativa y de la mazorca (Wellhausen *et al.*, 1951), de correlaciones morfofisiológicas y geográficas (Goodman, 1972), citogenéticas (McClintock *et al.*, 1981; Kato, 1976 y 1984), de patrones electroforéticos de isoenzimas (Doebley *et al.*, 1987), de composición química del grano (Hernandez, 1986), y análisis cladista de caracteres morfológicos de la mazorca (Benz, 1986).

El estudio de la constitución cromosómica de las razas de maíz y teocintle, ha mostrado que los nudos cromosómicos pueden ser utilizados como marcadores citogénéticos de alta confiabilidad, merced a su carácter conservativo y a su distribución racial y geográfica específica (McClintock *et al.*, 1981 y Kato, 1984 y 1988).

De acuerdo a Kato (1988), el análisis de los nudos cromosómicos ha permitido sugerir que el maíz desciende del teocintle anual mexicano y que México y Guatemala son el centro de origen del plasma germinal de las razas de maíz .

El análisis de la información de los nudos cromosómicos de McCintock et al. (1981), por métodos numéricos (Smith y Goodman, 1981; Smith et al. 1981 y Hanson, 1984), ha permitido sugerir que los nudos cromosómicos - pueden ser extensivamente incorporados en el estudio de las interrelaciones entre las razas de maíz y teocintle. Además Kato (1988), ha planteado la posibilidad de establecer una clasificación citológica de las poblaciones de maíz .

El objetivo de éste estudio fué clasificar por taxonomía numérica - las poblaciones de maíz y teocintle anual de México con base en la información de nudos cromosómicos publicada por McClintock et al. (1981), y analizar las interrelaciones entre las razas de maíz y de teocintle anual mexicano .

II. REVISION DE LITERATURA

2.1.1 TEOCINTLE Y EL ORIGEN DEL MAIZ

El maíz como una de las contribuciones más importantes de la cultura Mesoamericana al mundo, tuvo su primer antecedente histórico escrito, cuando Cristobal Colón al pasar por Cuba el día 5 de noviembre de 1492 escribió: hay extensos campos cultivados con una planta muy robusta a la que los indios denominan maíz, ésta referencia constituye el primer encuentro de los europeos con el maíz, y señala que la palabra maíz es de origen cubano (Beadle, 1980).

Mangelsdorf (1974) indica que por referencias en los códices indígenas y por los relatos de los conquistadores, se sabe que el maíz fue la piedra angular sobre la que se cimentaron las civilizaciones más avanzadas de América, como la Olmeca, Maya, Zapoteca, Mixteca, Tolteca, Inca y Azteca, y que en la " Historia General de las Cosas de la Nueva España", Fray Bernardino de Sahagún menciona que el maíz era uno de los principales tributos entregados al imperio azteca por los pueblos sometidos, entre 375 señoríos de las veinte provincias de que constaba el imperio, se aportaban a las arcas imperiales 7.5 toneladas anuales.

En el momento de la conquista en América se conocían unas 200 a 300 variedades de maíz que incluían maíces cristalinos, dentados, dulces, harinosos, reventadores y tunicados, que en su conjunto representan más del 90% de las conocidas actualmente (Mangelsdorf, 1974; Beadle, 1980, y Galinat, 1980), poco tiempo después de la conquista los europeos encontraron que el maíz se cultivaba desde la península del Labrador en Canadá hasta la Tierra del Fuego en Sudamérica, y en la actualidad se cultiva en todo el mundo.

El registro histórico más antiguo del teocintle se encuentra en los códices precolombinos de México, según Caso (1953), la asociación entre maíz y teocintle en el mundo prehispánico, ha quedado plasmada en diversos documentos indígenas, de los cuales el código de Viena y la leyenda de los soles escrita en lengua náhuatl en 1557, permiten saber que para el pueblo azteca el teocintle tenía una significación que se circunscribía en la dualidad de la cosmogonía Mesoamericana. El maíz era el símbolo de civilización y perfección por excelencia, el alimento del hombre y una muestra de la misericordia y sacrificio de los dioses por el hombre, mientras que el teocintle representaba un paso anterior al maíz y una evidencia de la tendencia a la perfección creadora de los dioses, dado que había sido el alimento del hombre en épocas ó soles anteriores, de ahí que ambas plantas tuvieran también un significado esotérico difícil entenderse de la traducción literal de los términos, Caso (1953) señala que, de acuerdo a la leyenda de los cinco soles, *acocentli* o *pinones de los pinos* también llamado "12. Serpiente", fué el alimento del hombre en el segundo sol, *acocentli* o *maíz de agua* que también se llama "4. Flor" fué sustento de el hombre en el tercer sol (tratándose posiblemente de poblaciones de teocintle que crecían en los márgenes de los lagos de Texcoco y Cuitzeo), *cencocopl* o *teocentli* llamado "7. Pedernal" lo fué en el cuarto sol, hasta que el quinto sol el maíz (*centli*) también llamado "7 serpiente", fué entregado al hombre por el sacrificio de los dioses.

Teocintle significaba así mismo, la barbarie de los hombres que no cultivan la tierra y sólo se dedicaban a la caza y la recolección, mereciendo por ello ser destruidos.

Wilkes (1967) señala que en el Códice Vaticano, se describe a gente comiendo semillas parecidas a las del maíz a las que se les denomina - cocopi, cencocopi o acecintle, y que el nombre del teocintle para los habitantes del valle de México era cencocopi ó cocopi. Según éste autor, el siguiente registro de importancia proviene de La Historia General - de las Cosas de la nueva España de fray Bernardino de Sahagún quién la describe de la siguiente forma : Hay una planta parecida al maíz llama da cocopi, esta hierba crece en los campos de maíz y no es sembrada, - algunas crecen antes de sembrar el maíz y otras despues, crece entre - el maíz así como la grama de centeno en los campos de trigo.

El teocintle también puede ser encontrado en fuentes ó referencias de tipo medicinal, como la efectuada por el monje jesuita don Francisco Hernandez entre 1571 y 1577, cuyos volúmenes originales se perdieron en el incendio de la biblioteca Escorial, pero en 1671 ya se habían - hecho varios extractos, como el de la edición de Martriti en 1790, que hace una descripción de cencocopi como : Una planta parecida al maíz pero con semillas triangulares, se muele la semilla y se toma en dosis de una onza para curar la desinteria, la calidad del grano es inferior al maíz (Beadle, 1980).

Todas las fuentes describen al teocintle como una planta parecida al maíz pero con semillas triangulares y muestran la existencia silvestre de teocintle y de su asociación espacial y temporal con maíz, y que la germinación de las semillas era escalonada, propia de una planta silvestre, haciendo alusión al teocintle anual mexicano, dado que no se mencionan hábitos perennes y a que las descripciones se refieren al - teocintle del valle de México.

La mayor parte de la información se ha derivado de la transcripción de los escritos en castellano que los interpretes del imperio español incluyeron en los códices indigenas (muy a menudo erroneas ó mal interpretadas) ó de las noticias que los misioneros recibian de sus informantes, pero sin duda es posible obtener mayor información de la lectura directa de los códices.

2.1.2 TEORIAS SOBRE EL ORIGEN DEL MAIZ.

Las relaciones de parentesco del teocintle con el maíz se hicieron explícitas hasta el momento de su descripción como especie, efectuada por Schræder en 1833, al publicar su catálogo descriptivo de especies a partir de semillas de teocintle colectadas en México, que Mülhenford envió a su hermano en Hannover, asignandole el nombre de *Euchlaena mexicana* (Mangelsdorf, 1974).

En 1849 F. di Brignolia Brünnhoff publicó un catálogo de semillas en el cual denomina al teocintle como *Reanna giovannini* en honor a su colector Melchor Giovannini. En 1869 se utilizó el nombre nahuatl TEOCINTLE ó TEOZINTE para denominar ejemplares de ésta planta provenientes de Guatemala (Beadle, 1980), el origen nahuatl de ésta denominación se encuentra posiblemente en el estado de Guerrero, donde existe una población denominada Teocintla ó lugar donde crece el maíz de Dios.

En el mismo año Rossington consideró que el Teocintle podría ser el ancestro del maíz, y en 1877 A. Vinson sugirió que de acuerdo a la teoría de Charles Darwin sobre el origen de las especies, teocintle representa al ancestro de maíz, pero no ofreció ningún sustento factual (Beadle, 1980).

En 1880 Ascherson sugirió que la mazorca de maíz podría ser el resultado de la fusión de las espigas femeninas de las ramas laterales con la espiga central del teocintle, es decir, de la fusión de inflorescencias pistiladas con la espiga central, comprendiendo convenientemente a *Euchlaena* en el género *Zea*, pero no ofreció ninguna evidencia ontogénica ni de otra índole (Iltis, 1983).

Lopez y Parra (1909) mencionan que Watson en 1891 entusiasmado por las comunicaciones con el Sr. Segura de México y de acuerdo con sus observaciones y experimentos realizados a partir de semillas que el profesor Duges de Guanajuato envió al jardín botánico de Cambridge, describió a *Zea cannina*, como una forma intermedia entre maíz y teocintle - asignándole rango taxonómico, pero su interpretación quedó invalidada cuando poco tiempo después el mismo Sr. Segura demostró que el llamado maíz de perro ó coyote (por el extraordinario parecido de las semillas con los dientes del perro ó coyote), café de Tabasco ó maíz de manita, muy extensamente conocido en los estados de Guanajuato, Guerrero, Michoacán, Sonora y México, era el resultado de la cruce natural entre - maíz y teocintle .

En 1896 Thereupon sugirió que el maíz pudo haberse originado por la hibridación de teocintle con una gramínea extinta ó bien de la hibridación de una forma cultivada de teocintle con una forma silvestre (Mangelsdorf, 1974). En 1912 Collins escribió que el ancestro hipotético - podría ser una gramínea, miembro de *Andropogoneae*, con inflorescencias perfectas muy parecida al maíz tunicado y señaló la aparente incapacidad del teocintle como fuente de grano en virtud de la dureza de su copilla (Beadle, 1978).

En 1906 Montgomery indicó que maíz, teocintle y *Tripsacum* descienden de un ancestro común en *Andropogoneae*, su idea es retomada en 1918 por Weatherwax quien propuso que el concepto de evolución divergente basada en selección disruptiva, permitiría la reconstrucción del ancestro hipotético, el cual morfológicamente reuniría los caracteres primitivos - propios del ancestro (Jungerheimer, 1974) .

Emerson y Beadle en 1929 señalaron que citogenéticamente, maíz no podía distinguirse de teocintle, que los híbridos entre ambos son completamente fértiles, y que el entrecruzamiento entre los cromosomas de ambos progenitores se lleva a cabo, punto por punto, siendo una evidencia de que el teocintle era el ancestro del maíz (Beadle, 1980).

Reeves y Mangesldorf (1939) propucieron la teoría tripartita, en la que el teocintle está lejos de ser el progenitor del maíz, sino que es el resultado de la hibridación de un maíz silvestre con *Tripsacum*, siendo el maíz silvestre de carácter tunicado, como lo sugirieron St.Hilarie en 1829 y Weatherwax en 1918, cuyos caracteres éran: tunicado, perenne con panículas estaminadas terminales y panículas pistiladas en las ramas laterales en las que se presentaba distintos grados de reducción de la espíga, mazorca de 4 a 8 hileras de semillas encerradas en brácteas florales como en la mayoría de *Gramineae*, y todas ellas encerradas por las hojas de la rama .

De acuerdo a Jungerheimer (1974), el modelo de Mangesldorf y Reeves puede resumirse en 3 supuestos básicos: el ancestro del maíz actual es una especie muy similar al maíz tunicado, con semillas cubiertas por las glumas como en el resto de los cereales y su origen está en las tierras bajas de Sudamérica, teocintle es un híbrido resultado de la cruce de

un hipotético maíz silvestre tunicado y reventador con *Tripsacum*, único pariente cercano a *Zea* en América fuera del teocintle, el cual interactuó con maíz mediante la introgresión, para la producción de una gran variedad de razas, después que el maíz cultivado fué introducido a Mesoamérica. Esto según Mangelsdorf (1974) explica niveles progresivos de induración de los maíces arqueológicos, y que por sus caracteres morfológicos, teocintle es una forma intermedia entre maíz y *Tripsacum*.

Randolph y Weatherwax (1955) dicen que el patrón estructural básico de maíz, teocintle y *Tripsacum* indicaba que éstos descendían de un ancestro común, pero que el ancestro del maíz estaba muy próximo al teocintle .

Galinat (1983) señaló que teocintle es el ancestro del maíz y que ambas plantas pueden ser formas alternativas de un acervo génico común, en el que con base en la frecuencia de aparición de los tipos parentales en cruces efectuadas entre maíz y teocintle, sólo existen 4 ó 5 diferencias génicas significativas, es decir, que ambas plantas no sólo pertenecen al mismo género sino a la misma especie, siendo la mayoría de sus caracteres formas alélicas, y que las diferencias entre ambas plantas residen principalmente a nivel morfológico en la inflorescencia femenina. Galinat (1973, 1977 y 1982) consideró que la transformación de la espiga femenina del teocintle en la mazorca de maíz, puede ser explicada por dos procesos fundamentales: condensación y reactivación; ontogénicamente la mazorca de maíz es el homólogo de la espiga masculina central de las ramificaciones de teocintle. Esta teoría ha recibido la denominación de la teoría ortodoxa del teocintle como ancestro del maíz (Benz, 1986).

Brown (1978) indicó que la hipótesis de Galinat se encuentra en serias dificultades para explicar los niveles de induración ascendentes de las copillas del olóte de los maíces arqueológicos encontrados en el registro de fósiles del valle de Tehuacán, de la Cueva de la Perra en Tamaulipas y de la Cueva del Murciélago en Nuevo México, y no descendente como pudiera sugerirse si maíz descendiera directamente de teocintle.

Beadle (1980) sugirió que los niveles ascendentes de induración de las copillas de los maíces arqueológicos pueden ser explicados mediante la participación de alélos tunicados en teocintle, cuyo carácter alélico con su contraparte en maíz demuestra que la transformación de teocintle a maíz pudo haberse dado en forma instantánea, pues bastó un sólo cambio para hacer del teocintle una fuente de grano abundante, sugiriendo adicionalmente, que los niveles de induración pueden ser explicados mediante la sustitución gradual de los alélos tunicados por alélos aditivos de lignificación.

Sin embargo, Iltis (1983) considera que a pesar de que se ha reconocido que el teocintle es el ancestro del maíz, no se ha descubierto aún la información que determine los caracteres clave que diferencian al maíz del teocintle, debido a que se ha buscado la información que explique la transformación de la espiga femenina de teocintle en la mazorca de maíz, a pesar de que la mazorca es el homólogo posicional de la espiga central de la inflorescencia masculina de las ramas laterales de teocintle.

Mangesldorf modificó su posición, primero excluyendo a *Tripsacum* del linaje directo del maíz, pero manteniendo al maíz tunicado-reventador

como un hipotético ancestro silvestre (Mangelsdorf, 1974), y posteriormente, con el descubrimiento del teocintle perenne en el estado de Jalisco por Guzmán e Iltis (1978 y 1979), consideró que teocintle perenne *Zea diploperennis* era uno de los progenitores del maíz y del teocintle anual pero que el otro progenitor era el maíz silvestre tunicado reventador (Mangelsdorf, 1986).

2.2 CONSTITUCION CROMOSOMICA DE LAS RAZAS DE MAIZ Y TEOCINTLE ANUAL DE MEXICO.

En 1959 Barbara McClintock publicó sus observaciones iniciales sobre la constitución cromosómica en razas de maíz provenientes de Bolivia, Chile, Ecuador, parte de Colombia, el Caribe, México y Venezuela, y propuso que mediante un estudio similar pero más amplio, sería posible un conocimiento más profundo sobre el origen y dispersión de las razas de maíz y las relaciones existentes entre las mismas (Kato, 1984).

Los resultados de éstos trabajos fueron publicados por Longley y Kato (1965), Kato (1976, 1984a y 1988), McClintock (1978). En McClintock et al. (1981) se conjuntó todo el trabajo relativo a los estudios de los nudos cromosómicos de las razas de maíz de América, además de los nudos cromosómicos de teocintle estudiados por el Dr. Kato, mostrando que citogenéticamente el maíz y el teocintle poseen la misma morfología cromosómica, excepto por los nudos cromosómicos (Kato, 1984a).

Los nudos son regiones cromosómicas altamente condensadas de naturaleza heterocromática, integrados por secuencias de ADN altamente repetitivas de unos 185 pares de bases, cuya extensión variable confiere un carácter polimórfico a estas estructuras (Carlson, 1988), y en *Zea* se presentan en 4 estados ó tamaños relativos Grande, mediano, pequeño y

ausente (Kato, 1984a).

Los nudos cromosómicos tienen una distribución cromosómica y geográfica específica. Esto significa que cada raza posee una combinación especial de nudos en una región determinada, y si se analiza individualmente cada nudo, se observa que unos están extendidos por un vasto territorio, pero están ausentes en otros. Los nudos cromosómicos son de naturaleza conservativa, posiblemente por su carácter selectivamente neutro, como es mostrado cuando el material experimental de una constitución cromosómica conocida puede ser mantenido por varias generaciones sin cambio alguno, además se observa que las razas de maíz de tierras altas de Sudamérica se poseen nudos pequeños en los brazos largos de los cromosomas 6 y 7, que están extendidos por un vasto territorio, sugiriendo que provienen de un germoplasma común, y que no han cambiado por siglos (McClintock et al. 1981).

Todas las posiciones y tipos de nudos cromosómicos presentes en maíz tienen su contraparte exacta en las poblaciones de teocintle anual de México, las cuales son básicamente de tipo intercalar, mientras que las de las razas de teocintle anual de Guatemala y de los teocintles perennes de México son terminales, lo que sugiere que por un lado, teocintle anual de México y el maíz llevan miles de generaciones sin desarrollar nudos en posición terminal, mientras que los teocintles anual de Guatemala y perennes de México llevan miles de generaciones sin desarrollar nudos en posición intercalar (Kato, 1988).

El análisis de los patrones de distribución de los nudos cromosómicos ha permitido sugerir, que es posible ubicar los centros de origen y rutas de dispersión de un germoplasma ó componente específico (Kato,

1984a). Así mismo Kato (1988), resume su interpretación de éstos patrones de distribución en 5 puntos principales: a) El maíz fué domesticado en varios lugares de Mesoamérica, a partir de poblaciones ancestrales del actual teocintle anual mexicano sin que intervinieran los teocintles anuales de Guatemala y los teocintles perennes de México. b) Cada centro de domesticación dio origen a un germoplasma original con una combinación particular de nudos cromosómicos ó complejo de nudos. c) La mayoría de los tipos de nudos estuvieron presentes en más de uno de los complejos, pero cada complejo poseía uno ó más nudos específicos. d) Cada germoplasma original fué dispersado por territorios definidos, adaptandose a las nuevas condiciones ambientales, merced a su variabilidad inicial, diversificandose racial y varietalmente e) Al converger territorialmente las rutas de dispersión de tales germoplasmas, se agregó una fuente adicional de variación por la recombinación de los mismos.

Kato (1984a.) propone la existencia de 4 centros de domesticación en México y uno en las tierras altas de Guatemala, mediante la identificación de complejos de nudos cromosómicos presentes en un germoplasma original definidos como sigue : Complejo Zapalote cuyo territorio presunto de domesticación se encuentra comprendido en el Istmo de Tehuantepec, en la región de Chiapas y en Oaxaca, y se caracteriza por la presencia de los nudos de los brazos cortos en las posiciones 4C₂, 5C₁, 7C_{9p} y 6L_{29m}, su movilización hacia el norte y hacia el sur de la costa evidenció la ruta del Pacífico. El complejo Pepitilla cuyo centro de domesticación está comprendido en las tierras intermedias de la cuenca del río Balsas en los estados de Guerrero, México, Michoacán, Morelos y Puebla, se caracteriza por la presencia del nudo grande en la -

posición 6L3 en las razas Pepitilla y Maíz ancho; fué movilizado hacia la costa del Pacífico por dos vías una por el sur del eje Neovolcánico transversal, y otra por el norte a partir del Bajío. El Complejo Mesa Central caracterizado por los nudos 1C2_g, 10L2_p y los nudos de 6L1, en las razas de maíz del Altiplano Central y la Mesa del Norte (Palomero Toluqueño, Arrocillo Amarillo, Cónico y Cónico Norteño), cuyo origen se establece en las tierras altas del centro de México; fué movili- zado posteriormente hacia la Mesa del Norte por el corredor central.

El Complejo Tuxpeño que se caracteriza por el nudo grande en la posición 9L2, presente en la raza Tuxpeño y sus derivadas como Celaya y Vandefío, originado en el Istmo de Tehuantepec y que fué movilizado hacia el norte por el corredor de tierras húmedas del Golfo de México, y por el sur hacia Sudamérica. El complejo de las tierras altas de Guatemala caracterizado por el nudo pequeño en la posición 10L1 en las razas San Marceño, Serrano, Negro imbricado, Salpor y Quicheño.

2.3 CLASIFICACION DE LAS RAZAS DE MAIZ .

La clasificación de maíz y teocintle, ha tenido continuos cambios y en ella se han utilizado nomenclaturas inferiores a especie, tales como subespecie, variedad, tipo, raza, etc., utilizandose para maíz - con mayor frecuencia la de raza .

Anderson y Cutler (1942) expresan su concepción de raza en relación a la clasificación del maíz, como un conjunto de individuos emparentados con suficiente número de caracteres en común, que permiten su reconocimiento como grupo. Brown y Goodman (1977) consideran que una raza es un grupo de individuos con un número significativo de genes en -

común de tal manera que los grupos mayores de razas tienen un número de genes en común mucho menor que las subrazas. Hatheway (1957) redefine el concepto expresándolo como una ó más poblaciones que poseen un número determinado de características en común, que se transmiten a generaciones posteriores en forma constante. Briger *et al.* (1958) citado por Hernandez (1986), define más específicamente a una raza como un grupo de poblaciones que tienen un número suficiente de características distintivas en común que se mantienen a través de la reproducción panmictica.

México es considerado como la región donde el maíz reúne la más amplia variación y diversidad en el mundo (Wellhausen *et al.* 1951), sólo superada por la variación encontrada en algunos caracteres particulares en maíces de la región Andina y de Guatemala (Hernandez, 1986).

Esta diversidad ha sido evidenciada mediante el ordenamiento y clasificación de las poblaciones.

Chavez (1913), estudió maíces de varias partes de México, describiendo 56 variedades mediante la utilización de caracteres de la mazorca y el ciclo vegetativo relacionado con la época de siembra.

Cuevas (1947), a partir del estudio de 200 colecciones de maíz procedentes de Chiapas, describió los 5 tipos más representativos: Bolita, Crespo, Guatemala Big-butt, Juncana y Olotillo .

Bautista (1949), describió 4 tipos fundamentales de maíz de la Mesa Central: Cónico, Palomero Toluqueño, Chalqueño Cacahuacintle y Cónico Norteño, a los que denominó en su conjunto Complejo Cónico ó Complejo Piramidal, sugiriendo adicionalmente las relaciones de parentesco entre ellos.

Wellhausen et al. (1951) establecieron el inventario de las razas de maíz de México más completo hasta entonces logrado, basado en más de 2000 colecciones de maíz de toda la república, y a partir de éstas describieron 25 razas 3 subrazas y 7 razas no bien definidas, las cuales de acuerdo a la teoría tripartita de Paul Mangelsdorf (Benz, 1986) fueron consideradas en 4 grandes grupos : Indígenas primitivas, Exóticas precolombinas, Mestizas prehistóricas, Modernas incipientes y un grupo residual denominado razas no bien definidas .

Hernandez y Alanis (1970) describieron 5 nuevas razas de maíz y sugirieron que en la generación de variación del maíz en México, los factores más importantes son las tradiciones culturales y la selección del maíz con fines religiosos y alimenticios, asociados a las étnias de México.

2.3.1 CARACTERES UTILIZADOS EN LA CLASIFICACION DEL MAIZ.

El maíz ha estado sujeto a múltiples clasificaciones, Sturtevant - en 1899, clasificó al maíz en función del tipo de endospermo del grano, en 5 grandes grupos : *Zea everta* ó maíz reventador, *Zea indurata* ó maíz cristalino, *Zea indentata* ó maíz dentado, *Zea amyloacea* ó maíz harinoso y *Zea saccharata* ó maíz dulce, además incluyó un sexto grupo denominado *Zea tunicata* ó maíz tunicado, para distinguir aquel tipo de maíz cuyas glumas están muy desarrolladas como en el resto de los cereales - (Mangelsdorf, 1974 y Galinat, 1980). Este agrupamiento fué realizado - como una forma de clasificar al maíz con fines comerciales y no con el objetivo de buscar la vinculación y parentesco entre los distintos tipos de maíz.

Anderson y Cutler (1943) sugirieron que la espiga masculina ofrecía un número de caracteres con mayor facilidad de mesuración que todo el resto de la planta. Posteriormente Anderson (1946) y Cutler (1946) - consideraron que dado que la inflorescencia femenina ofrece mayor variación la utilización conjunta de los caracteres de la espiga y la mazorca podrían expresar fenotípicamente los caracteres genéticos adecuados para la clasificación del maíz .

Wellhausen et al. (1951) clasificaron las razas de maíz de México con base en los caracteres de la mazorca, de la espiga, fisiológicos y citológicos, como los nudos cromosómicos .

Goodman y Paterniani (1969) analizaron la utilidad de 11 caracteres en la clasificación de 55 razas y subrazas de maíz de América del sur, encontrando que los menos afectados por el ambiente fueron los sujetos a selección directa, tales como: mazorca, grano, ráquis y caracteres de la espiga, y los más afectados fueron los de morfología vejetativa .

Goodman (1972) clasificó las razas de maíz de México con técnicas de taxonomía numérica y caracteres morfofisiológicos, obteniendo resultados concordantes en algunos aspectos con las interrelaciones sugeridas por Wellhausen et al. (1951). Posteriormente Brown y Goodman (1977) - hicieron una clasificación preeliminar de las razas de maíz de América.

Cervantes (1976) clasificó por técnicas de taxonomía numérica las 25 razas de maíz descritas por Wellhausen et al. (1951), mediante efectos genéticos y de interacción genotipo-ambiente de 16 caracteres de la mazorca y 5 caracteres agronómicos, y también encontró relaciones de parentesco similares a los de éstos autores.

2
Cubert

Ron (1977) realizó una clasificación por taxonomía numérica de las 30 razas de maíz de México utilizando los efectos de irradiación de rayos gamma de Co^{60} , sobre los caracteres vegetativos y reproductivos de la planta, y sus resultados fueron concordantes con las relaciones de parentesco propuestas por Wellhausen et al. (1951) y Hernandez y Alanis (1970).

Hernandez (1986) clasificó las razas de maíz en México por taxonomía numérica y caracteres químicos del grano, sus resultados mostraron concordancia con las clasificaciones anteriores y además estuvieron asociados a las rutas de dispersión de germoplasma propuestas por McClintock et al. (1951) y Kato (1984 y 1988).

Benz (1986) clasificó las razas de maíz de México mediante el análisis cladista de caracteres morfológicos de la mazorca y propuso la existencia de 5 complejos ó alianzas raciales, que parecen estar asociados con diversos grupos étnicos de México, indicando ésto que la interpretación de las relaciones de parentesco entre las razas de maíz no puede quedar al margen del entorno biológico y cultural en el que se han desarrollado.

Doebley et al. (1987) aplicaron técnicas de taxonomía numérica para la clasificación de las razas de maíz y teocintle de México y Guatemala utilizando información de patrones electroforéticos de isoenzimas, sus resultados concuerdan en algunos aspectos con los propuestos para maíz por Wellhausen et al. (1951) y Hernandez y Alanis (1970), y para teocintle por Wilkes (1967) y Doebley e Iltis (1980).

2.4 CLASIFICACION DEL TEOCINTLE

A diferencia del maíz, los estudios de clasificación con teocintle han sido escasos, desde su descripción formal en 1833, se puso poca atención a sus relaciones de parentesco ó posición taxonómica, a pesar del gran interés en el estudio del teocintle. Implícitamente se supuso una homogeneidad que contrastaba claramente con la gran variación observada en maíz (Iltis, 1983).

El primer trabajo con cierto ordenamiento en el estudio de las poblaciones de teocintle fué un proyecto inédito de tesis de Gilly en 1948, que comprende siete fases geográficas de las poblaciones de teocintle (Iltis y Doebley, 1980), a las que asigna el nombre de la región geográfica de procedencia.

Wilkes (1967) hizo la revisión formal del teocintle, incluyendolo en el género *Zea* con dos secciones: *Zea*, que incluye a todas las poblaciones de maíz en una sola especie *Zea mays* L., y *Euchlaena*, con 2 especies; *Zea mexicana*, en la que incluye a todas las poblaciones de teocintle anual de Mexico y Guatemala, e integrada por 6 razas (Chalco, Mesa Central, Nobogame y Balsas en México, Huehuetenango y Guatemala en Guatemala). *Zea perennis* (Hitchcok) Reeves y Mangelsdorf (Wilkes, 1967), constituida por el teocintle tetraploide perenne del estado de Jalisco.

Iltis *et al.* (1979) describieron al teocintle perenne diploide *Zea diploperennis* (Iltis, Doebley y Guzman).

Iltis y Doebley (1980) y Doebley e Iltis (1980) revizaron de nuevo el género *Zea*, y establecieron una clasificación basada en caracteres morfológicos de la espiga masculina, quedando dividido en 2 secciones:

Luxuriantes que incluye a los teocintles perennes de Jalisco *Zea perennis* (Hitchcock) Reeves & Mangelsdorf) y *Zea diploperennis* (Iltis, Doebley y Guzman), y a teocintle anual del sur de Guatemala *Zea luxurians* (Durieu y Anderson). *Zea* con una sólo especie, *Zea mays* L. y 3 subespecies; *Zea mays mays* para designar al maíz cultivado, *Zea mays mexicana* en la que se incluyen las razas de teocintle anual de México de altas elevaciones (Nobogame, Mesa Central y Chalco), *Zea mays parviglumis*, esta última con 2 variedades: *parviglumis* para las poblaciones de la cuenca del Balsas y *huehuetenangensis* para las poblaciones del departamento de Huehuetenango en Guatemala .

Doebley *et al.* (1984, 1985 y 1987) clasificaron por taxonomía numérica las poblaciones de maíz y de teocintle de México y Guatemala, utilizando información de patrones electroforéticos de isoenzimas, y sus resultados concordaron con la clasificación anterior.

Las relaciones de parentesco entre las razas de teocintle han sido estudiadas más profusamente que las respectivas de maíz, Wilkes (1967) menciona que el teocintle está constituido por diferentes poblaciones interrelacionadas cuyo tipo de especiación es alopátrico.

Iltis y Doebley (1980) consideraron que los teocintles anuales de México de altas elevaciones (Mesa Central-Chalco-Nobogame), distribuidos al norte del eje Neovolcánico transversal en altitudes superiores a 1800 msnm., constituyen un complejo racial reuniendolo en la subespecie *Zea mays mexicana*, mientras que las poblaciones de la cuenca del río Balsas y de el departamento de Huehuetenango en Guatemala constituyen el complejo Balsas-Huehuetenango incluido en la subespecie *Zea mays parviglumis*.

Orosco y Cervantes (1986) clasificaron por taxonomía numérica, y caracteres morfológicos, las poblaciones de teocintle anual mexicano del área principal de distribución, encontrando que las razas Balsas, Chalco y Mesa Central descritas por Wilkes (1967), exhiben una gradación de diferenciación evolutiva y de adaptación al medio ambiente, mayor, intermedia y menor, respectivamente; asociando ésta gradación a la perturbación diferencial del hábitat. Además propusieron que las razas Chalco y Mesa Central, que morfológicamente son consideradas las más próximas al maíz, probablemente descienden de una población ancestral de teocintle de la cuenca del Balsas, y que las poblaciones del centro de Guerrero, pueden ser convenientemente definidas como raza Mazatlán, diferenciándolas del resto de las poblaciones de la raza Balsas.

Doebley et al. (1987) y Doebley (1983 a y b) mencionan que tanto por las evidencias morfológicas como por los patrones electroforéticos y análisis de ADN de cloroplastos y mitocondrias, el género *Zea* puede ser convenientemente distinguido en dos secciones: *Luxuriantes* y *Zea*, indicando que luego de la separación de los miembros de cada sección de la especie ancestral, cada sección continuó diferenciándose, y que los miembros de la sección *Luxuriantes* pueden considerarse los taxa más primitivos del género, en los que *Zea luxurians* se separó tempranamente de los teocintles perennes, que se diferenciaron posteriormente por un proceso de autoploidia (Kato, 1984b; Galinat, 1986, y Sanchez y Ordaz, 1987), mientras que la sección *Zea* derivó de un ancestro muy próximo a los miembros de la sección *Luxuriantes*, en los que el hábito de crecimiento anual se desarrolló como una respuesta a los cambios estacionales, similarmente a lo que ocurre en el resto de las gramíneas, y no como el resultado de la hibridación de un hipotético maíz silvestre y

teocintle perenne sugerido por Mangelsdorf (Galinat, 1983), en ésta sección la raza Huehuetenango se separa muy tempranamente mientras que las poblaciones de teocintle anual mexicano y el maíz se diferencian más tardíamente.

2.5 CLASIFICACION POR TAXONOMIA NUMERICA.

Sneath y Sokal (1973) definen el término taxonomía numérica como : el agrupamiento de unidades taxonómicas en taxa por medio de métodos numéricos con base en el estado de sus caracteres .

Este proceso de agrupamiento en forma general consta de dos etapas, la primera consiste en la evaluación de la relación de similitud entre las unidades taxonómicas a clasificar, y la segunda etapa consiste en la evaluación numérica de las relaciones de proximidad entre las unidades taxonómicas (UTOS), así mismo los métodos de evaluación numérica - reciben colectivamente la denominación de análisis de cúmulos (cluster analysis). Sneath y Sokal (1973), Wright (1978), Pielou (1984), Nei (1987) Espinosa y López (1977) y Reyes *et al.* (1978), ofrecen una amplia revisión y discusión de parámetros que expresan la relación existente entre grupos de organismos ó unidades taxonómicas a clasificar .

El análisis de cúmulos descansa en cuatro supuestos básicos: a) el primero de ellos es considerar que el papel fundamental de éstos métodos de evaluación es sugerir hipótesis, b) ningún resultado derivado del mismo tiene sentido por sí mismo ni validez única y unívoca.

c) Todo método numérico de análisis es un compromiso entre encontrar e imponer una estructura a los datos derivados del parámetro de disimilitud entre las unidades taxonómicas, d) ninguna clasificación puede establecerse tan sólo por los resultados de éste análisis al margen de

los organismos ó unidades taxonómicas de que fuerón obtenidos, dado - que las entidades biológicas estudiadas existen aún sin la clasificación (Reyez et al., 1978).

Sneath y Sokal (1973) indican que entre los diferentes métodos de análisis de cúmulos, los métodos aglomerativos jerárquicos secuenciales son los de mayor uso en taxonomía numérica, y entre ellos el método de promedios intergrupales no ponderados (UPGMA) es el más ámpliamente utilizado, y consiste en calcular la disimilitud promedio entre un grupo formado inicialmente por las unidades taxonómicas con menor disimilitud y una unidad taxonómica operacional (UTO) ó un grupo de ellas, - incorporando a un sólo miembro a la vez con el valor de disimilitud más bajo respecto al grupo ya formado, por lo que se dice que es un método de conexión simple. Esto significa que se calcula la disimilitud - entre pares de grupos a partir de la información de la matriz de disimilitud, y mientras se forman los grupos a niveles mayores de disimilitud, sólo los valores de los UTOS aún no incorporados son transcritos de la matriz original, por lo que para el cálculo de las disimilitudes promedio no es necesario regresar continuamente a ésta.

Doebly et al., (1987) indica que los métodos numéricos de análisis pueden hacer evidentes algunos aspectos de los datos analizados, pero pueden generar espigismos en otros, dado que todo proceso de clasificación es una distorsión de los datos originales, Reyez et al. (1978) sugieren que se puede tener una estimación de la distorsión que sufren - los datos originales, conociendo el efecto espacial que el parámetro - de disimilitud tiene sobre los datos originales en la generación de la matriz de disimilitud.



S. X. P. / 11/10/78

obvio
Sneath y Sokal (1973) consideran que dado que el análisis de cumulos es un proceso que reúne en una gráfica de una sólo dimensión ó fenograma, la información de un espacio n-dimensional contenido en la matriz de disimilitudes, ningún árbol de particiones podrá expresar toda la información contenida en la matriz de disimilitudes, y que el método de promedios intergrupales no ponderados permite recuperar buena parte de la matriz de disimilitudes con menos modificaciones que otros métodos.

2.6 ANALISIS NUMERICO DE DATOS DE NUDOS CROMOSOMICOS.

aprox
Los métodos numéricos en el análisis de la información de nudos cromosómicos han sido usados por Smith y Goodman (1981), quienes mediante el análisis de componente principal y pruebas no paramétricas de comparación de frecuencias de nudos cromosómicos entre poblaciones alopátricas y simpátricas de maíz y teocintle anual mexicano, para definir las interrelaciones maíz-teocintle y evaluar la amplitud del flujo génico.

Posteriormente, Smith et al. (1982) realizaron un análisis de componentes principales, en el que comprenden no sólo poblaciones alopátricas y simpátricas de maíz y teocintle sino que se pretende ofrecer una perspectiva general de las interrelaciones entre los miembros de Zea, pero más enfocado a las interrelaciones existentes entre las poblaciones de teocintle y de maíz de acuerdo a los datos de Kato (1976), en el análisis los datos de nudos cromosómicos son utilizados como la frecuencia relativa promedio por nudo-posición-raza y estado para razas de maíz y teocintle de México y Guatemala.

Hanson (1984) señaló que las componentes principales pueden ser directamente extraídas de un espacio multidimensional definido por las

Explicar distancia ✓

frecuencias de nudos cromosómicos, y sugirió que para resolver adecuadamente dicho espacio multidimensional, el análisis de las similitudes entre las poblaciones puede ser convenientemente expresado por una medida de la diversidad genética, basada en una distancia cartesiana modificada, en la que las poblaciones pueden ser expresadas en un espacio bi ó tri dimensional, y utiliza la distancia de Rogers como una medida de la similaridad entre las poblaciones.

III. MATERIAL Y METODOS

3.1 MATERIAL GENETICO

El material genético utilizado en el presente trabajo, fuerón datos de nudos cromosómicos provenientes de 229 colecciones de maíz y de 53 colecciones de teocintle anual de México publicados por McClintock et al. (1981).

Las colecciones de maíz se agruparon de acuerdo a la entidad federativa de procedencia en 83 grupos ó Unidades Taxonómicas Operacionales (UTOS), según se indica en el Cuadro 1. De éstas 73 corresponden a las 25 razas, 3 subrazas y 3 razas no bién definidas, todas ellas descritas por Wellhausen et al (1951), y las 9 restantes, a 8 razas en proceso de descripción .

El Cuadro 1 contiene la misma designación racial ó varietal indicada por McClintock et al (1981), se indica también la entidad ó estado federativo de procedencia de las colecciones, así como el tamaño de muestra ó número de juegos cromosómicos con los cuales se estimaron las frecuencias, el número de las colecciones incluidas en cada Unidad Taxonómica Operacional (UTO) y el nombre del UTO con el que aparece en el dendrograma .

Cuadro 1 . Razas de maíz de México, entidad federativa de procedencia , numero de juegos cromosómicos y colecciones que integraron cada Unidad Taxonomica Operacional (UTO) , con base en la información de McClintock et al (1981) .

Designacion racial o varietal por entidad federativa	Numero de juegos cromosómicos	Numero de coleccion	UTO
--	-------------------------------	---------------------	-----

A. RAZAS DE MAIZ DE MEXICO DESCRITAS POR WELLHAUSEN ET AL (1951)

1. RAZAS INDIGENAS PRIMITIVAS .

ARROCILLO AMARILLO

PUEBLA	44	260	ARAPUE
--------	----	-----	--------

PALOMERO TOLUQUEÑO

ESTADO DE MEXICO	30	210	PATHEX
------------------	----	-----	--------

NAL-TEL

CAMPECHE	26pl	29, 37, 39, 101, 102, 103	NALCAM
----------	------	---------------------------	--------

CHIAPAS	5pl	139, 144, 197	NALCHS
---------	-----	---------------	--------

GUERRERO	34pl	17, 100, 121, 168, 174, 177	NALGRO
----------	------	-----------------------------	--------

OAXACA	16pl	148, 171	NALOAX
--------	------	----------	--------

YUCATAN	38pl	7, 43, 75, 102, 129, 146, 148	NALYUC
---------	------	-------------------------------	--------

CHAPALOTE

SINALOA	52	2, 6	CHPSIN
---------	----	------	--------

SONORA	10 *	27, 55	CHPSON
--------	------	--------	--------

2. RAZAS EXOTICAS - PRECOLOMBINAS

CACAHUACINTLE

ESTADO DE MEXICO	50	7 , 7A	CACMEX
------------------	----	--------	--------

HARINOSO DE OCHO

NAYARIT	36	4, 6, 59	HAONAY
---------	----	----------	--------

SINALOA	20	7	HAOSIN
---------	----	---	--------

SUBRAZA

ELOTES OCCIDENTALES

HIDALGO	6	49	ELOHGO
---------	---	----	--------

NAYARIT	25	25	ELONAY
---------	----	----	--------

MAIZ DULCE

GUANAJUATO	12	100	MADGTO
------------	----	-----	--------

OLOTON

CHIAPAS	24	238 , NC	OLNCHS
---------	----	----------	--------

SUBRAZA

DZIT-BAKAL

QUINTANA ROO	10	1	DZBQRR
--------------	----	---	--------

YUCATAN	5 *		DZBYUC
---------	-----	--	--------

3. MESTIZAS PREHISTORICAS

(Continuacion)

CONICO			
GUANAJUATO	34	2, 3, 10	CONGTO
HIDALGO	18	22, 26	CONHGO
ESTADO DE MEXICO	48	207	CONMEX
OAXACA	8	11	CONOAX
TLAXCALA	24	1, 3	CONTLX
COMITECO			
CHIAPAS	12	235	CMTCHS
JALA			
NAYARIT	12	72	JALNAY
OLOTILLO			
GUERRERO	12	60	OLOGRO
CHIAPAS	12	237	OLOCHS
PEPITILLA			
GUANAJUATO	8	16	PEPGTO
GUERRERO	56	2, 4, 6, 8, 9, 77, 221	PEPGRO
JALISCO	18	99, 211	PEPJAL
MICHOACAN	24	78, 79	PEPMIC
MORELOS	52	1, 3, 13, 14, 15, 17, 18	PEPMOR
PUEBLA	34	99, 106, 217	PEPPUE
REVENTADOR			
GUERRERO	26	196, 200, 219, 223, 224	REVGRO
JALISCO	16	161, 163	REVJAL
MICHOACAN	24	157, 170	REVMIC
NAYARIT	56	15, 39	REVNAY
SONORA			
TABLONCILLO			
JALISCO	36	24, 239, 263	TABJAL
TEHUA			
CHIAPAS	12	234	TEHCHS
TEPECINTLE			
CHIAPAS	24	196, 222	TEPCHS
TUXPEÑO			
CHIAPAS	12	7, 11	TUXCHS
COAHUILA	88	4, 5, 7, 12, 14, 19, 40, 64, 81	TUXCOA
COLIMA	24	17, 23	TUXCOL
DURANGO	12	28	TUXDGO
MICHOACAN	56	150, 162, 166, 176, 200	TUXMIC
OAXACA	52	6, 7, 11, 20, 35	TUXOAX
SAN LUIS POTOSI	12	78	TUXSLP
TAMAULIPAS	120	1, 2, 4, 8, 13, 28, 32, 39, 41, 44, 45	TUXTAM
VERACRUZ	180	39, 44, 78, 101, 123, 20, 132, 137, 149, 165	TUXVER
VANDEÑO			
CHIAPAS	12	112	VANCHS
GUERRERO	62	39, 134, 150, 153, 166, 212	VANGRO

ZAPALOTE CHICO			(Continuacion)
CHIAPAS	16	110, 113	ZACCHS
OAXACA	94	48, 50, 51, 52, 54, 57, 70	ZACOAX

ZAPALOTE GRANDE			
CHIAPAS	48	104, 223, 224, 236,	ZACCHS
OAXACA	10	175	ZAGOAX

4. MODERNAS INCIPIENTES

CELAYA			
GUANAJUATO	32	101	CELGTO
HIDALGO	6	46	CELHGO
JALISCO	36-38	28, 35, 37, 38	CELJAL
NUEVO LEON	22	12, 23	CELNLN
QUERETARO	10	50	CELQRO

SUBRAZA			
ARGENTINO			
MICHOACAN	18	54, 74	ARGMIC

CHALQUEÑO			
ESTADO DE MEXICO	12	208	CHAMEX
MICHOACAN	10	45	CHANIC

CONICO NORTEÑO			
CHIHUAHUA	42	7, 8, 9, 28, 103	CNOCHH
DURANGO	6-8	7	CNODGO
GUANAJUATO	10	102	CNOGTO
QUERETARO	24	20, 48	CNOQRO
SONORA	32	4, 5, 20	CNOSON

BOLITA			
OAXACA	46	180, 28, 40, 63, 66	BOLOAX

5. RAZAS NO BIEN DEFINIDAS

CHIHUAHUA			
BLANDITO DE SONORA			
SONORA	4-6	29	BLASON

DULCILLO			
SONORA	8	31	DULSON

CRISTALINO			
SONORA	10	31	CRISON

B. RAZAS NO DETERMINADAS POR WELLHAUSEN et al. (1951)

ARROCILLO BLANCO			
PUEBLA	8	262	ARBPUE

CONICO-MEZCLA			
DURANGO	28	9, 12, 18	CONDGO

CRISTALINO DE CHIHUAHUA			
SONORA	22	21, 51	CRHSON

DENTADO DE TABASCO			
TABASCO	22	1, 2	DENTAB

			(Continuacion)
MAIZ ANCHO			
GUERRERO	32	222, 225, 228	MANGRO
MORELOS	34	27, 60, 79, 93,	MANMOR
MAIZON			
CHIHUAHUA	12	12	MAZCHH
MARCEÑO			
HIDALGO	10	5	MARHGO
ESTADO DE MEXICO	20	36, 142	MARMEX
MEDIO CRISTALINO			
CHIHUAHUA	35	1, 3, 4, 10	MCRCHH

Las colecciones de teocintle anual de México se agruparon de acuerdo a la entidad federativa de procedencia y región geográfica de las mismas, en 10 UTOS, según se indica en el Cuadro 2. Las cuales corresponden a las 4 razas de teocintle anual mexicano descritas por Wilkes - (1967) .

Cuadro 2 . Razas de teocintle anual de México , entidad federativa de procedencia , numero de juegos cromosómicos y colecciones que integraron cada Unidad Taxonomica Operacional (UTO) , con base en la información de McClintock et al (1981) .

Designacion racial o varietal por entidad federativa	Numero de juegos cromosómicos	Numero de coleccion	UTOS
MESA CENTRAL			
S GUANAJUATO	52	3, 4, 5, 6, 7	MCSGTO
N MICHOACAN	64	38, 39, 40, 41, 42, 43, 44	MCNMIC
BALSAS			
W ESTADO DE MEXICO	64	32, 33, 34, 35, 36, 37	BAOMEX
E MICHOACAN	80	49, 53, 54, 50, 51, 52	BAEMIC
S MICHOACAN	50	45, 46, 47, 48	BASMIC
N GUERRERO	76	8, 9, 10, 11, 16	BANGRO
C GUERRERO	52	13, 14, 15, 17	BACGRO
CHALCO			
DISTRITO FEDERAL	42	22, 23, 31	TCHDEF
E ESTADO DE MEXICO	124	18, 19, 20, 21, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30	TCHMEX
NOBOGAME			
CHIHUAHUA	32	1, 2	NOBCHH

3.2 FRECUENCIA DE NUDOS CROMOSOMICOS Y CROMOSOMAS ESPECIALES.

De la información publicada por McClintock et al (1981) fueron utilizadas las frecuencias absolutas de cada colección indicada en los Cuadros 1 y 2 , para los diferentes tipos de nudos cromosómicos en las 21 posiciones formadoras de nudos comunes de maíz y teocintle, las 13 posiciones formadoras de nudo exclusivas de teocintle y las frecuencias de los 3 cromosomas especiales (10A₁, 10A₂ y B) que se indican en el Cuadro 3 .

¿que es esto?

Cuadro 3. Posiciones formadoras de nudos cromosomicos y cromosomas especiales de maíz y teocintle .

Posiciones formadoras de nudos cromosomicos		Cromosomas especiales
de maíz y teocintle	exclusivas de teocintle	
1C ₂	1C ₁	10A ₁
1L ₂	1L ₂	10A ₂
2C ₁	2C ₂	B
2L ₁	3C ₂	
3C ₁	3L ₀	
3L ₁	3L ₂	
4C ₂	4C ₁	
4L ₁	4L ₂	
5C ₁	5C ₂	
5L ₁	6L ₄	
6L ₁	7L ₂	
6L ₂	8C	
6L ₃	9L ₁	
7C		
7L ₁		
8L ₁		
8L ₂		
9C		
9L ₂		
10L ₁		
10L ₂		

No en teocintle

Para cada una de las 34 posiciones formadoras de nudos cromosómicos indicadas, McClintock et al. (1981) dan la información correspondiente de frecuencias absolutas de cada tipo de nudo y el número total de juegos cromosómicos ó número de plantas analizadas para cada colección

en forma particular , siendo los tipos de nudo clasificados por su tamaño relativo : grande, mediano, pequeño ó ausente.

Para los 3 cromosomas especiales, la información se refiere solamente a la frecuencia de cada cromosoma y el total de juegos cromosómicos ó plantas analizadas por colección .

En el presente trabajo, las frecuencias absolutas de los tipos de nudos en las 34 posiciones formadoras, y de los cromosomas especiales se transformaron en la manera siguiente :

a) Para las 21 posiciones formadoras de nudo comunes de maíz y teocintle, las frecuencias absolutas por colección se transformaron en la frecuencia relativa F_{ikl} en el UTO_i en cada posición formadora k para cada tipo de nudo l , a partir de los datos publicados por McClintock et al. (1981), de la siguiente manera :

$$F_{ikl} = \frac{N_{kl}}{J_i} ;$$

donde:

- $i = 1, 2, 3, \dots, 83$ UTOs en maíz
- $i = 84, 85, \dots, 93$ UTOs en teocintle
- $k = 1, 2, 3, \dots, 21$ posiciones formadoras de nudos cromosómicos
- $l = 1, 2, 3$ y 4 Tipos de nudo (1 = grande , 2 = mediano ,
3 = pequeño y 4 = ausente) .

N_{kl} = Numero de nudos del tipo l en la posición formadora k del UTO i ,

J_i = Numero total de juegos cromosomicos del UTO i provenientes de la suma de los correspondientes a las colecciones que integran cada UTO .

b) Para las 13 posiciones formadoras de nudo exclusivas de teocintle en cada UTO i , las frecuencias absolutas por colección reportadas para cada tipo de nudo l (grande , mediano , pequeño y ausente) en cada posición formadora k , se transformaron al valor G_{lk} de números

enteros positivos , 0 y 1 , correspondiente a un sólo caracter k de dos estados (Sokal & Sneath 1963). Se asignó el valor 0 al caracter k , cuando todas las frecuencias de los nudos grande, mediano y pequeño de la posicin formadora k tuvieron valores de cero en todas las colecciones del UTO i , y el valor 1, cuando al menos una de éstas frecuencias fué diferente de cero, de esta forma :

G_{ik} = Valor del caracter K del UTO i

$i = 84, 85, \dots, 93$ UTOS

$k = 1, 2, 3, \dots, 13$ posiciones formadoras de nudo,

c) Para los 3 cromosomas especiales.

Las frecuencias de cada uno de los cromosómas correspondientes a las colecciones del UTO i , se transformaron al valor H_{im} de números enteros positivos , 0 y 1, correspondiente a un sólo caracter m de dos estados. Se dió valor 0 al caracter m cuando las frecuencias del cromosoma en todas las colecciones del UTO i fuerón cero, y valor 1, cuando al menos una de ellas la frecuencia fué mayor que cero, de tal manera que ;

H_{im} = Valor del caracter m del UTO i ,

$i = 1, 2, 3, \dots, 93$ UTOS ,

$m = 1, 2$ y 3 cromosomas especiales .

3.3 MATRIZ DE DATOS

La clasificación por taxonomía numérica que consistió básicamente de dos etapas, la primera comprendió el calculo de la disimilitud entre los pares posibles de UTOS, con los cuales se integró una matriz triangular de disimilitudes, y la segunda consiste en el agrupamiento de UTOS, a diferentes niveles de disimilitud Sneath y Sokal (1973) .

Para el cálculo de las disimilitudes entre los pares posibles de - UTOS, primero se construyó la matriz de datos (F_{is}) de orden 93×84 , a partir de las k matrices formadas por los valores F_{ikl} , en la forma siguiente :

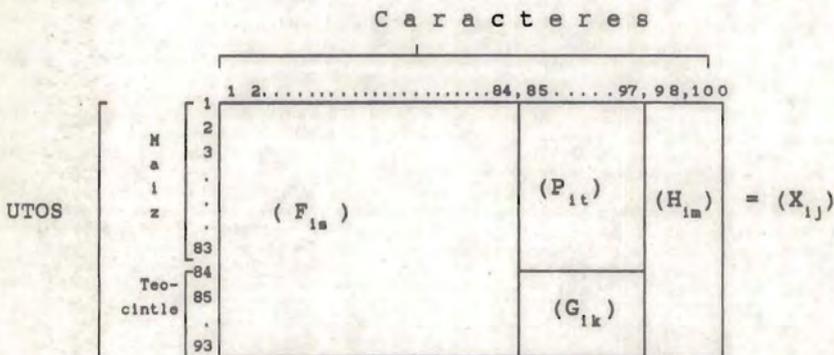
$$(F_{is}) = \left[(F_{i11}) (F_{i21}) \dots (F_{i,21,1}) \right] ,$$

donde :

- $i = 1, 2, 3, \dots, 93$ UTOS ,
- $s = 1, 2, 3, \dots, 84$ caracteres, con $s = 4(k-1)+1$,
- $k = 1, 2, 3, \dots, 21$ posiciones formadoras de nudos (matrices),
- $l = 1, 2, 3$ y 4 tipos de nudos en cada posición formadora k ,

Posteriormente , se integró la matriz (X_{ij}) de orden 93×100 , con las matrices (F_{is}) , (G_{ik}) de orden 10×13 , (H_{im}) de orden 93×3 , y (P_{it}) de orden 83×13 ($i = 1, 2, 3, \dots, 83$ UTOS y $t = 1, 2, 3, \dots, 10$ caracteres); constituida ésta última matriz con valores cero en todos sus - elementos .

La integración de (X_{ij}) fué la siguiente :



3.4 MATRIZ DE DISIMILITUDES.

Esta matriz se formó con los valores de disimilitud entre los posibles pares de UTOS, los cuales se calcularon con la Distancia Euclideana Promedio D_{iq} , propuesta por Sneath y Sokal (1973), según la siguiente expresión :

$$D_{iq} = \sqrt{\frac{\sum_{j=1}^n (X_{ij} - X_{qj})^2}{n}}$$

donde :

- $i = 1, 2, \dots, (r-1)$ UTOS ,
- $q = i+1, \dots, r$ UTOS ($r = 93$) ,
- $j = 1, 2, \dots, n$ caracteres para la clasificación ($n = 100$),
- X_{ij} = valor del caracter j en el UTO i ,
- X_{qj} = valor del caracter j en el UTO q ,
- D_{iq} = Distancia Euclideana Promedio entre los UTOS i y q

3.5 ANALISIS DE CUMULOS Y CONSTRUCCION DEL DENDROGRAMA .

El análisis de cúmulos de la matriz de disimilitud se efectuó utilizando el método de Promedios Intergrupales No Ponderados del paquete estadístico de análisis multivariado MVSP de Kovach (1986), el cual requirió escribir la matriz de disimilitud en formato ASCII utilizando el procesador de palabras CHIWRITER, dado que MVSP toma los datos descritos por renglones. El dendrograma fué construido utilizando el procesador de palabras CHIWRITER, a partir de las distancias de disimilitud de la formación de grupos parciales, producidos por el paquete MVSP.

Los grupos y subgrupos de UTOS obtenidos en el dendrograma de la Figura 1, se identificaron en mapas de distribución de colecciones, de acuerdo con la información de McClintock *et al.* (1981).

3.6 COMPOSICION MEDIA DE NUDOS CROMOSOMICOS

Se determino la composición media de nudos cromosomicos de todos los UTOs analizados mediante el cálculo de la frecuencia relativa promedio de cada tipo de nudo en las 21 posiciones formadoras comunes entre maíz y teocintle según la siguiente expresión :

$$FM_{is} = \frac{\sum_{k=1}^M F_{ikl}}{M}$$

Donde;

- i = 1,2,3,...,93 UTOs
- s = 1,2,3,...,84 caracteres
- k = 1,2,3,...,21 posiciones
- M = 21
- l = 1,2,3,4 tipos de nudo de la posición k



IV. RESULTADOS Y DISCUSION

Los resultados de la clasificación de las razas de maíz y teocintle anual mexicano mostrados en el dendrograma de la Figura 1, indica la formación de 2 grandes grupos, uno integrado por las poblaciones de teocintle del area principal de distribución, y otro por las poblaciones de maíz, principalmente. Ambos supergrupos se subdividieron en grupos más pequeños.

4.1 CLASIFICACION Y DISTRIBUCION DE TEOCINTLE ANUAL MEXICANO

El grupo 1 de teocintle, se dividió en 4 subgrupos, cuyas interrelaciones guardan cierta concordancia con las relaciones de parentesco sugeridas por Wilkes (1967), Doebley e Iltis (1980), y con las asociaciones encontradas por Orosco y Cervantes (1986) y Doebley et al (1987).

El primer subgrupo en formarse (I^a de la Figura 1) lo constituyó la raza Chalco, que se integró al más elevado nivel de disimilitud, caracterizandose por su alta frecuencia de nudos en las 21 posiciones formadoras de nudos cromosomicos (49-52%), los cuales son predominantemente grandes (74-82%) y medianos (10-22%). Presenta la mayor parte de las posiciones y tipos de nudos cromosómicos que Kato (1988) considera propios del complejo Altiplano Central (denominado así en éste trabajo para evitar confusión con el teocintle raza Mesa Central), excepto el cromosóma 10A₁ y el nudo 7L_{1p}. También presenta casi todos los nudos del complejo Zapalote, excépto los nudos grande y pequeño de la posición 5C₁. } de
p. c.

La raza Chalco se separa del resto de los teocintles del area principal de distribución (vease Figuras 2 y 3), más por las altas frecuencias de nudos que presenta, que por la diferencia en composición de nu

dos. Posee 5 de las 13 posiciones exclusivas de teocintle, de las cuales 1C₁, 2C₂, 3L₂ y el cromosóma 10A₂ lo relacionan con las razas Mesa Central y con las poblaciones del estado de Guerrero.

A un nivel de disimilitud menor se formó el grupo I_b de la raza Mesa Central (Figura 1) integrado por las poblaciones de los afluentes del río Lerma en el norte del estado de Michoacán y del sur de Guanajuato (Figuras 2 y 3), se caracteriza por presentar frecuencias de nudos cromosómicos intermedias en las 21 posiciones formadoras de nudos (34-36%), los cuales son predominantemente grandes y medianos, posee todas las posiciones y tipos de nudos que Kato (1988) define como distintivas de los complejos de nudos Altiplano Central, Pepitilla, Tuxpeño y Tierras Altas de Guatemala y del complejo Zapalote, excepto por los nudos grande y mediano de las posiciones 4C₂ y 5C₁ y el pequeño de la posición 6L₂. Presenta 6 posiciones exclusivas de teocintle, de las cuales 1L₂, 3C₂, 7L₂, 8C y el cromosóma 10A₂, lo relacionan muy estrechamente con las poblaciones de Guerrero y con la raza Chalco.

Las poblaciones del centro y norte del estado de Guerrero se reunen en el grupo I_c de la Figura 1 al nivel de disimilitud más bajo, poseen una composición de nudos muy similar pero exhiben también algunas diferencias. De las 8 posiciones exclusivas presentes en las poblaciones de la cuenca de los ríos Palos Altos, Tlajocutla y Cocula, tributarios del Balsas en el norte de Guerrero (Figura 3), sólo las posiciones 1L₂, 3C₂, 7L₂ y 8C se encuentran en las poblaciones de la cuenca del río Papagayo en la vertiente del Pacífico en el Centro de Guerrero, ambas presentan prácticamente todos los tipos de nudos y posiciones encontradas en maíz excepto las posiciones 6L₁, 6L₂ y los nudos

mediano y pequeño de la posición 5C₁, relacionandose más cercanamente con las razas Chalco y Mesa Central que con las poblaciones de la cuenca del río Cutzamala. Orosco y Cervantes (1986) designaron a las poblaciones de Mazatlán, Palo Blanco y El Rincon de la cuenca del río Papagayo en la raza Mazatlán, los resultados de éste trabajo sugieren que su proximidad con las poblaciones del norte de Guerrero por su composición de nudos ambas podrian quedar bajo la denominación de raza Mazatlán para diferenciarlas de las poblaciones de la cuenca del Cutzamala denominadas raza Balsas.

El subgrupo 1_a (Figura 1) quedo integrado por las poblaciones de la raza Balsas de la cuenca del río Cutzamala y sus afluentes en el oriente y sur del estado de Michoacan y occidente del estado de México - Huetamo-Zitacuaro-Valle de Bravo (Figuras 2 y 3) en la depresión del Balsas, su composición de nudos es similar a la de la raza Mazatlán con la que comparte 6 posiciones exclusivas (1L₂, 3C₂, 4C₂, 7L₂ y 8C), pero se diferencia de la misma por presentar el cromosoma 10A₁ que comparte sólo con el maíz.

Las poblaciones de la raza Nobogame se separan claramente de las poblaciones de teocintle del area principal de distribución reuniendose en el grupo II (Figuras 1 y 2) reuniendose con los maices del Altiplano Central, tales como Arrocillo Amarillo, Arrocillo Blanco de Puebla, Cónico y Cacahuacintle del estado de México y Cónico de Hidalgo, todas encontradas a elevaciones superiores a 2000 msnm., su cercanía a dichas razas es atribuida más a su condición sin nudos y baja frecuencia de nudos (12%) que a la similitud en su constitución cromosómica. El teocintle raza Nobogame presenta sólo 12 de las 21

posiciones formadoras de nudos comunes con maíz, 11 de las cuales son intercalares y sólo la posición 9C es terminal, no presenta ninguna de las 13 posiciones exclusivas ni los cromosomas especiales, indicando que ninguna de ellas está relacionada con la información que determina la identidad biológica del maíz y del teocintle.

Ninguna de las razas de teocintle mostró una asociación consistente tanto con las razas Indígenas Primitivas como con el resto de las razas de maíz, sólo la raza Mesa Central se encontró como el teocintle más cercano al maíz en un 80% de los UTOs analizados, ésta cercanía es sólo perturbada por la asociación de la raza Nobogame con los maíces del Altiplano Central por su condición sin nudos, de la raza Chalco con maíz raza Marceño (una forma de Chalqueño) por su elevada frecuencia de nudos grandes y medianos, y de la raza Balsas con las razas Zapalote Chico, Zapalote Grande, Jala, Harinoso de Ocho, Tepecintle, Nal-tel y Reventador del estado de Guerrero.

La presencia de todos los tipos de nudos y posiciones formadoras de maíz en la raza Mesa Central, permite sugerir que posiblemente las poblaciones ancestrales de teocintle que dieron origen al maíz pudieron contener todas las posiciones y tipos de nudos cromosómicos encontrados en las poblaciones actuales de maíz, significando esto implícitamente que esta planta pudo haber sido domesticada a partir de un teocintle ancestral con una composición de nudos muy similar al de la raza Mesa Central, excepto por el cromosoma 10A2 y las posiciones exclusivas, sin que ello signifique que el maíz descende de las poblaciones de teocintle de altas elevaciones, sino que ambos son grupos fraternales descendientes de una población ancestral oriunda de la

depresión del Balsas. Las diferencias entre los complejos de nudos de maíz pueden ser explicadas entonces, por un proceso como el del efecto de fundador sobre el plasma germinal del maíz incipiente al ser movilizado a nuevos territorios, sugiriéndose consecuentemente que los centros de domesticación propuestos por Kato (1984a y 1988) podrían ser interpretados como centros de diferenciación de las razas de maíz más antiguas y su ulterior diferenciación hasta integrar los complejos raciales actuales.

Los resultados de éste trabajo permiten sugerir que las razas de teocintle de altas elevaciones (Chalco, Mesa Central y Nobogame) no constituyen un complejo racial como ha sido sugerido por Doebley e Iltis (1980) y Doebley *et al.* (1987), sino que son el resultado del ascenso independiente a través del Eje Neovolcánico Transversal a partir de un teocintle ancestral originario de la depresión del Balsas cuya composición de nudos podría haber sido muy similar a la de la raza Mazatlán. En el mapa de la Figura 3 puede observarse que éste movimiento pudo haber ocurrido por los afluentes del río Amacuzac hasta llegar a las cercanías del corredor de Chalco y dispersándose después por las margenes orientales del lago de Texcoco y por el suroeste hasta la zona del pedregal formado por la erupción del volcán Xitle en el valle de México para el caso de la raza Chalco, mientras que la raza Mesa Central distribuida por los afluentes del Alto río Lerma pudo haber sido movilizada a partir de un ancestro procedente del corredor de tierras bajas que va desde Los Reyes Salgado en el norte de Michoacán hasta Saguyo de Jaguey en las cercanías del lago de Chapala en Jalisco, ascendiendo de la depresión del Balsas por la cuenca de los ríos Jaguey y Cupatitzio y no por la cuenca del río

Cutzamala a pesar de que sus poblaciones están territorialmente muy cercanas, la base de ésta propuesta reside en el hecho de que mientras la raza Balsas presenta el cromosóma 10A₁, la raza Mesa Central presenta el cromosóma 10A₂ y que ésta última se relaciona más cercanamente a las razas Chalco y Mazatlán que a la raza Balsas. Sugiriendose que el ancestro de las razas Mazatlán, Chalco y Mesa Central se separó del teocintle ancestral antes de la aparición del cromosóma 10A₂.

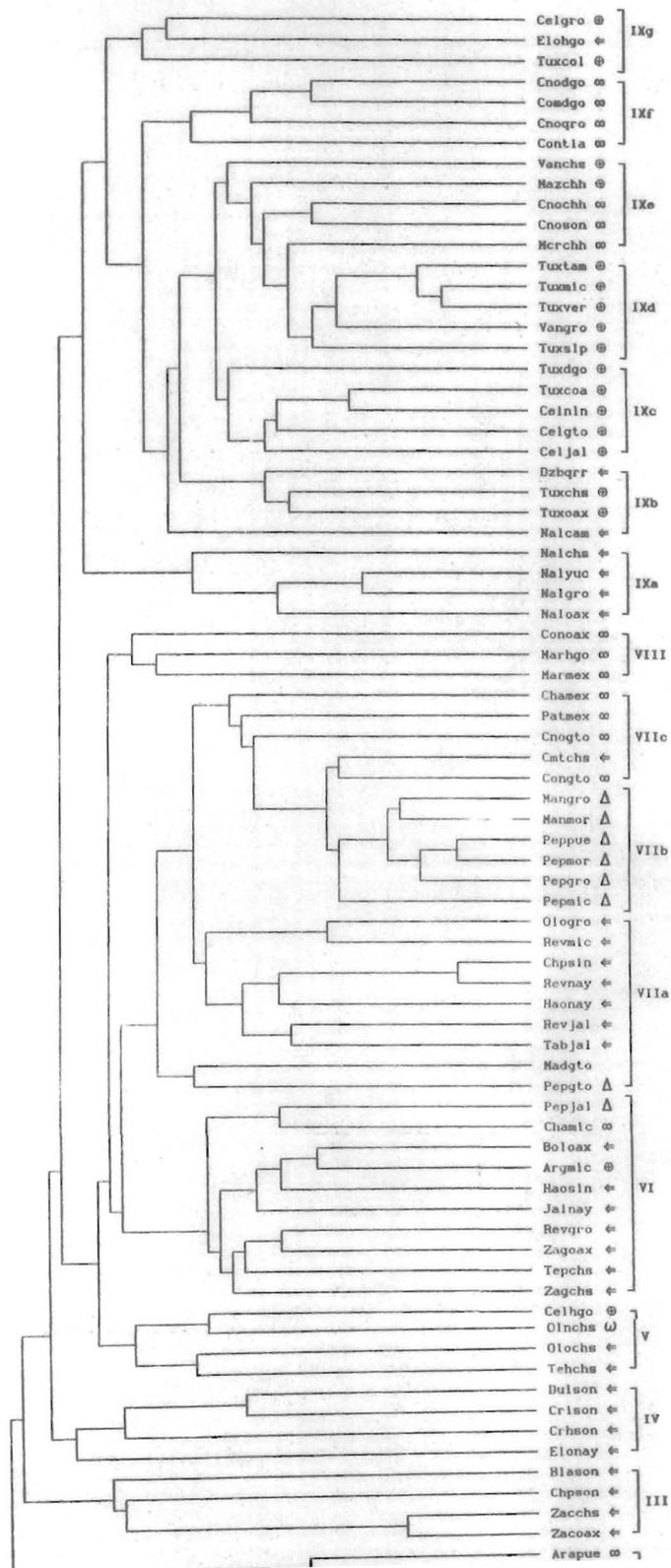
La relación de la raza Nobogame con otras razas de teocintle de la zona principal de distribución y con el maíz está garantizada por la posición del 92% de sus nudos en posición intercalar, empero los datos de nudos cromosómicos no permiten hacer inferencias sobre su origen, indicando tan sólo que su composición de nudos pudo haber sido alterada drásticamente por un proceso como el efecto de fundador.

Las relaciones de parentesco entre los miembros del género *Zea* según información de nudos cromosómicos podría resolverse más a futuro con métodos de análisis que permitan inferencias evolutivas y filogenéticas con mayor resolución que la derivada de la disimilitud fenética expresada por la distancia Euclideana de su constitución cromosómica, tal vez el análisis cladista podría ser la alternativa.

Es posible que la naturaleza conservativa de los nudos cromosómicos observada por McClintock et al (1981) y Kato (1988) pueda ser atribuida a neutralidad selectiva, por lo que el cambio en la composición de nudos podría ser determinada aleatoriamente. En éste trabajo se ha sugerido que un proceso como el del efecto de fundador podría explicar en parte las diferencias encontradas entre los miembros de la sección *Zea* basadas principalmente en la ausencia de algunos nudos y posiciones

formadoras de nudos, pero no se conoce la naturaleza del proceso responsable de la generación y pérdida de zonas heterocromáticas en los cromosomas de maíz y teocintle, en éste sentido los trabajos de Rhodes (1978) podrian sugerir que éste mecanismo se encuentra asociado con la aparición de los cromosomas especiales B y 10 anormal en el género *Zea*.

Si los miembros de la sección *Luxuriantes* con nudos terminales exclusivamente (Kato, 1988) son considerados como los miembros más primitivos del género *Zea* (Doebley *et al.*, 1983 a y b), sólo las posiciones 4C₂, 7C y 9C en maíz y 3C₂, 4C₂, 7C, 8C y 9C en teocintle anual mexicano expresarían la relación ancestral con dichas especies. De las 21 posiciones formadoras de nudos cromosomicos comunes entre maíz y teocintle, 14 de ellas se localizan en los brazos largos y son intercalares, ninguna de ellas tiene su contraparte en los miembros de la sección *Luxuriantes*, similarmente de las 13 posiciones formadoras de nudo encontradas en los brazos cortos de los cromosomas de teocintle anual mexicano 7 tienen su contraparte en maíz y 6 en *Luxuriantes*, de las cuales sólo 3 son compartidas en común entre los miembros del género. Ello indica que el proceso responsable de la aparición de nudos cromosómicos (hasta ahora desconocido) ha operado en forma diferencial sobre los brazos largos y cortos de los cromosomas, afectando más intensamente a los primeros, y ha continuado operando entre las poblaciones de teocintle anual mexicano despues de la separación del ancestro del maíz, produciendo los nudos de las posiciones 1L₂, 3L₀, 3L₂, 4L₂, 6L₄, 7L₂ y 9L₂, además del cromosóma 10 A₂.





0 10 20 30 40 50
Kilometros

100°

20°

100°

18°

100°

100°

100°

100°

100°

100°

100°

100°

100°

100°

100°

100°

100°

100°

100°

100°

100°

100°

100°

PUEBLA

CHALCO

VALLE DE MEXICO

CUERNAVACA

TOLUCA

TEOLOAPAN

VALLE DE BRAVO

ZITACUARO

CD. HIDALGO

MORELIA

URUAPAN

PAPANAHUATL

HUAMANTLA

SIERRA

LAZARO CARDENAS

LAS TRUCHAS

OCEANO

PACIFICO

DEL

MAZATLAN

SUR

100°

102°

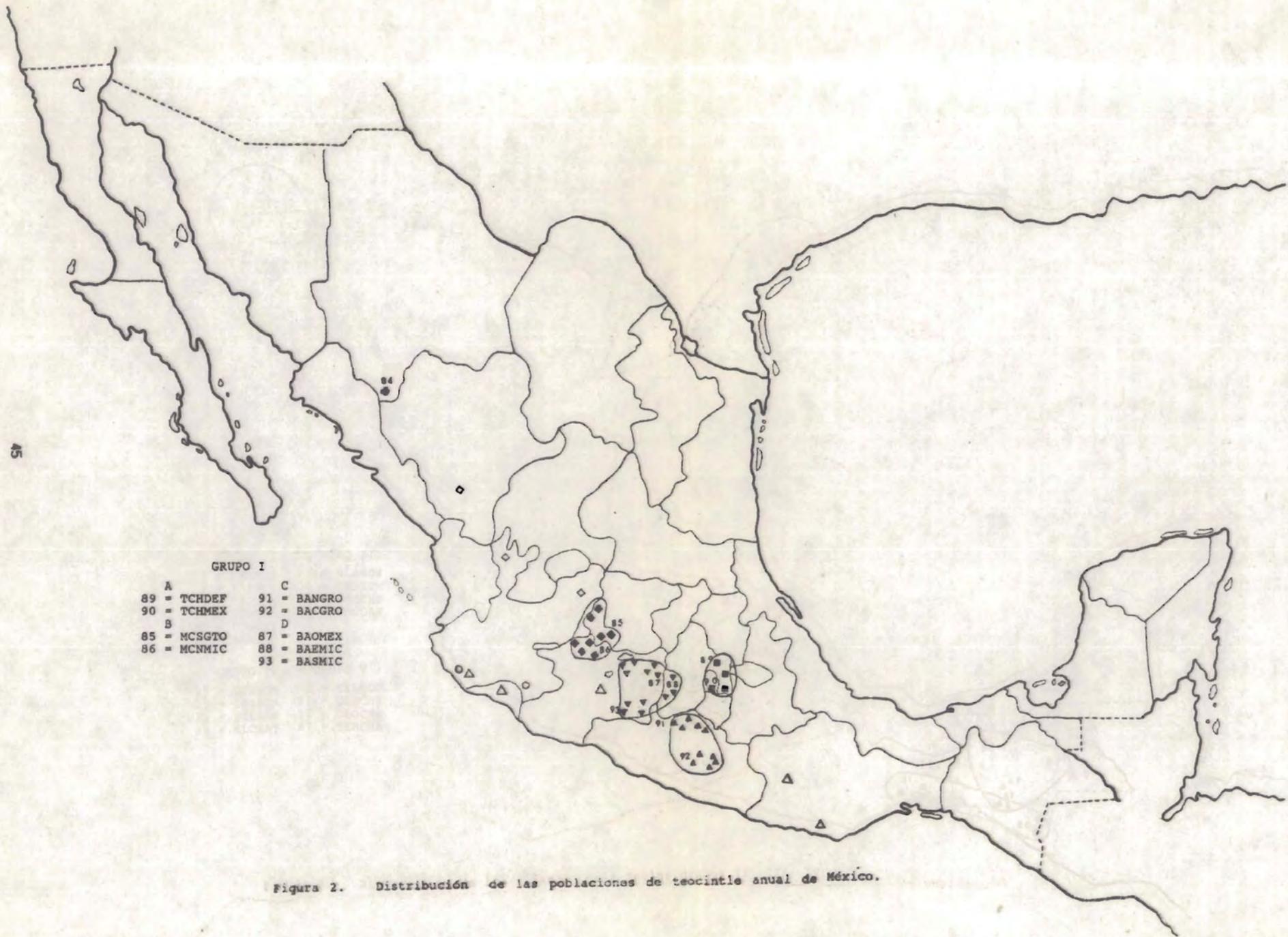


Figura 2. Distribución de las poblaciones de teocintle anual de México.

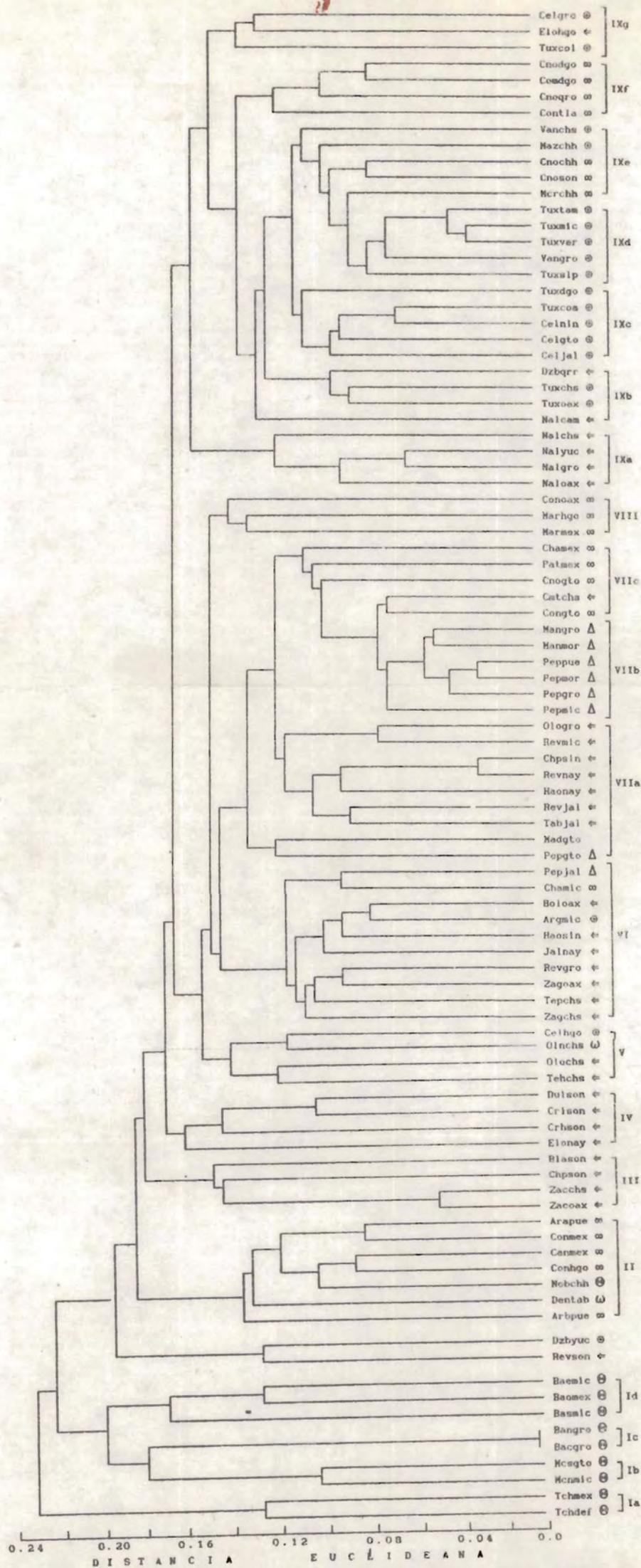


Figura 1. Dendrograma de UTOS de maíz y teocintle anual mexicanos obtenido a partir de la información de nudos cromosómicos publicada por McClintock et al. (1981).
 ⊕ Teocintle anual mexicano
 ⊕ Complejos de nudos de maíz : ⊕ Zapalote, Δ Pepitilla, ⊕ Mesa Central,
 ⊕ Tuxpeno, ⊕ Tierras altas de Guatemala (Kato 1984a y 1988).

Figura 3. Distribución de las poblaciones de teocintle anual del area principal. Las areas oscuras indican elevaciones superiores a 2600 m.s.n.m., la linea gruesa denota una altura de 2000 m.s.n.m. y la linea delgada el curso de los rios tributarios de la cuenca del Balsas y de el rio Lerma.

4.2 CLASIFICACION Y DISTRIBUCION DE LAS RAZAS DE MAIZ DE MEXICO

El supergrupo de maíz se subdividió en 9 grupos a niveles de disimilitud más bajo (Figura 1). Al nivel de disimilitud más alto, se unieron los UTOS de las razas Dzit-bakal de Yucatán y Reventador de Sonora, constituyendo un grupo residual cuya composición de nudos aparece completamente alterada por el reducido tamaño de muestra.

La raza Reventador de Sonora se relaciona más estrechamente a poblaciones de la misma raza ubicadas más al sur en la costa del Pacífico y a Chapalote de Sinaloa (Wellhausen *et al.*, 1951), que a cualquier otro UTO, pero su disimilitud en frecuencias relativas respecto a las mismas fué tan grande que el algoritmo agregativo las situó en grupos diferentes. Una situación similar ocurrió con Dzit-bakal de Yucatán, cuya muestra consistió en sólo 5 plantas analizadas.

En el dendrograma de la Figura 1 se muestra la disgregación de los maíces del Altiplano Central en 2 grupos, el primero es el grupo II - compuesto por las razas Arrocillo Amarillo y Arrocillo Blanco del norte de Puebla, Cónico y Cacahuacintle del estado de México, Cónico de Hidalgo, Dentado de Tabasco y teocintle raza Nobogame, caracterizados por su condición sin nudos y baja frecuencia de éstos (3-12%); con excepción de Dentado de Tabasco y teocintle raza Nobogame, todos presentan los nudos del complejo de nudos del Altiplano Central.

Dentado de Tabasco contiene los nudos y posiciones que Kato (1988) considera propios de el complejo de Tierras Altas de Guatemala, especialmente las posiciones 3L₁, 7L₁, 10L₁ y 10L₂, indicando que ésta raza fué introducida a la Chontalpa, posiblemente a partir de un maíz de las tierras altas de Guatemala, su asociación con maíces del Altiplano Central de México expresa también la relación entre los maíces del

centro de México con el Altiplano Guatemalteco. McClintock et al (1981) indican que ésta relación es particularmente notable por la similitud en la composición de nudos entre Cacahuacintle y la raza Salpor de Guatemala (cuyos datos no fueron incluidos en éste trabajo), lo cual es consistente con el origen de Cacahuacintle propuesto por Wellhausen et al (1951).

Los nudos del complejo de las Tierras Altas de Guatemala, no están presentes en Cacahuacintle ni en el resto de las poblaciones del Altiplano Central (con las que comparte en común las posiciones (2C₁, 3L₁ y 7L₁), pero si en las poblaciones de teocintle de la raza Mesa Central, lo cual sugiere que el origen del germoplasma de los maíces de las Tierras Altas de Guatemala, podría estar en poblaciones ancestrales muy cercanas a los maíces del Altiplano Central de México, por lo que la asociación de Cacahuacintle con la raza Arrocillo Amarillo y Arrocillo Blanco (una variante de la misma) podría tener una importancia mayor.

Se sabe que los pueblos de ambas regiones han mantenido una entreccha y continua relación cultural, por lo menos los durante los últimos 3000 años (McClintock et al, 1981 y McClung de Tapia comun. pers.).

Benz (1986) sugiere que la diversidad en las razas del centro de México podría ser explicada parcialmente por la ocupación de los valles de México y Puebla por diversas étnias de Mesoamérica, así como por la importancia de ésta región y de sus relaciones con casi todos los pueblos de Mesoamérica.

Las poblaciones de la raza Cónico quedarán comprendidas en diferentes grupos. Los UTOS provenientes de los estados de Hidalgo y México presentan bajas frecuencias de nudos, muy similar a la condición sin nudos de Cacahuacintle en el grupo II, mientras que el resto de las poblaciones que tienen altas frecuencias de nudos se asocian con Palo-

mero Toluqueño, Chalqueño y Marceño en los grupos VIIC y VIII.

Wellhausen *et al* (1951) sugieren que Cacahuacintle y Palomero Toluqueño fueron los padres de Cónico, por lo que en parte ésta asociación podría ser explicada por la proporción con que cada uno de los padres ha contribuido en la formación del plasma germinal de la raza Cónico desde su formación, no obstante que poseen una distribución geográfica muy similar (Figuras 4 y 6).

Así mismo, en el grupo VII se observa cierta asociación de la raza Palomero Toluqueño con las razas Pepitilla y Maíz Ancho, la cual también ha sido encontrada en otras clasificaciones (Brown y Goodman, 1977; Hernandez, 1986, y Wellhausen *et al.*, 1951), en las que se propone que Palomero Toluqueño es uno de los padres de Pepitilla, sin embargo ninguno de los maíces del Altiplano Central presenta los nudos del complejo Pepitilla, ni la raza Pepitilla presenta los nudos de éste, que indiquen una relación más estrecha entre ambos.

Los grupos III, IV, V y VI se caracterizan generalmente por contener poblaciones de la costa del Pacífico, con exceptuando Celaya de Hidalgo, Argentino y Chalqueño de Michoacan y Pepitilla de Jalisco.

Los grupos III, IV, V y VI se caracterizan por contener poblaciones de la costa del Pacífico, exceptuando a Celaya de Hidalgo, Argentino y Chalqueño de Michoacan y Pepitilla de Jalisco. Las Figuras 4 y 5 muestran que las poblaciones de maíz de la costa del Pacífico pueden agruparse en 3 regiones; norte, centro y sur, la mayor parte de ellas coincidentes con la distribución de la selva baja caducifolia que se extiende desde Panamá hasta el norte de Sinaloa y que incluye la depresión del Balsas, todas ellas conteniendo los nudos del complejo Zapa-

lote 4C_{2gp}, 5C_{1gp}, 6L_{2gm}, y 7C_{gp} (Kato, 1988).

Todas se relacionan muy estrechamente con las razas Chapalote y Reventador y no de Zapalote como pudiera esperarse si el ancestro tuviese una composición de nudos similar a la de ésta raza .

El grupo III está constituido por Zapalote Chico de Chiapas y Oaxaca Chapalote y Maíz Blando de Sonora, que se localizan en los extremos sur y norte de la costa del Pacífico respectivamente, la inclusión de Chapalote de Sonora en éste grupo expresa la relación existente entre los maíces del Pacífico, pero muestra también la alteración de la composición de nudos de ésta por su reducido tamaño de muestra. Las frecuencias de nudos en éste grupo son relativamente altas 57-62%, de los cuales cerca del 50% son nudos grandes y del 20 al 30% son medianos.

Las razas integrantes del grupo IV, son Cristalino y Cristalino de Chihuahua, Dulcillo de Sonora, y Elotes Occidentales de Nayarit, todos de el norte y centro de la costa del Pacífico (Figura 4), todos ellos asociados con Chapalote de Sinaloa y Reventador, que están implicados en el origen de la raza Cristalino-Onaveño (McClintock *et al.*, 1981) y salvo Elotes Occidentales todos pertenecen al grupo de razas no bien definidas (Wellhausen *et al.*, 1951).

El grupo V está compuesto por Olotillo, Olotón y Tehua de Chiapas de la costa sur del Pacífico, y por Celaya de Hidalgo incluido en éste grupo por la alteración de frecuencias producida por el reducido tamaño de muestra (6 juegos de cromosomas).

Las poblaciones de la raza Olotillo de Chiapas y Guerrero se encuentran más cercanas a Reventador de Guerrero que a Olotón de Chiapas, és

ta asociación también ha sido encontrada por Brown y Goodman (1977), y Benz (1986), quien los incluye en la alianza Balsas-Occidente de México. Brown y Goodman (1977) encontraron una correlación similar entre Olotillo y las razas del Occidente de México como Reventador y Chapalote.

Olotón se encuentra relacionado con maíces del complejo Tierras Altas de Guatemala por su composición de nudos, en concordancia con su origen propuesto por Wellhausen *et al.* (1951), Brown y Goodman (1977) - la asociaron con Tehua, Comiteco y Jala.

El grupo VI contiene maíces de el centro-sur de la costa del Pacífico (Figura 5), todos ellos presentan los nudos del complejo Zapalote, salvo Chalqueño y Argentino de Michoacán, y Pepitilla de Jalisco. Los dos primeros parecen estar más asociados con los complejos Tuxpeño y - Altiplano Central que con maíces del complejo Zapalote y Pepitilla.

La asociación de Zapalote Grande con Tepecintle, y de Harinoso de Ocho con Jala es consistente con las relaciones de parentesco propuestas por Wellhausen *et al.* (1951), y Brown y Goodman (1977), mientras que la asociación entre Bolita de Oaxaca y Argentino de Michoacán (una subraza de Celaya) parece ser una convergencia numérica, dado que ambos se ubican a una distancia similar a Zapalote Grande, pero su composición de nudos es diferente.

lote 4C_{2gmp}, 5C_{1gmp}, 6L_{2gm}, y 7C_{gp} (Kato, 1988).

Todas se relacionan muy estrechamente con las razas Chapalote y Reventador y no de Zapalote como pudiera esperarse si el ancestro tuviese una composición de nudos similar a la de ésta raza .

El grupo III está constituido por Zapalote Chico de Chiapas y Oaxaca Chapalote y Maíz Blando de Sonora, que se localizan en los extremos sur y norte de la costa del Pacífico respectivamente, la inclusión de Chapalote de Sonora en éste grupo expresa la relación existente entre los maíces del Pacífico, pero muestra también la alteración de la composición de nudos de ésta por su reducido tamaño de muestra. Las frecuencias de nudos en éste grupo son relativamente altas 57-62%, de los cuales cerca del 50% son nudos grandes y del 20 al 30% son medianos.

Las razas integrantes del grupo IV, son Cristalino y Cristalino de Chihuahua, Dulcillo de Sonora, y Elotes Occidentales de Nayarit, todos de el norte y centro de la costa del Pacífico (Figura 4), todos ellos asociados con Chapalote de Sinaloa y Reventador, que están implicados en el origen de la raza Cristalino-Onaveño (McClintock *et al.*, 1981) y salvo Elotes Occidentales todos pertenecen al grupo de razas no bien definidas (Wellhausen *et al.*, 1951).

El grupo V está compuesto por Olotillo, Olotón y Tehua de Chiapas de la costa sur del Pacífico, y por Celaya de Hidalgo incluido en éste grupo por la alteración de frecuencias producida por el reducido tamaño de muestra (6 juegos de cromosomas).

Las poblaciones de la raza Olotillo de Chiapas y Guerrero se encuentran más cercanas a Reventador de Guerrero que a Olotón de Chiapas, és

ta asociación también ha sido encontrada por Brown y Goodman (1977), y Benz (1986), quien los incluye en la alianza Balsas-Occidente de México. Brown y Goodman (1977) encontraron una correlación similar entre Olotillo y las razas del Occidente de México como Reventador y Chapalote.

Olotón se encuentra relacionado con maíces del complejo Tierras Altas de Guatemala por su composición de nudos, en concordancia con su origen propuesto por Wellhausen *et al.* (1951), Brown y Goodman (1977) - la asociaron con Tehua, Comiteco y Jala.

El grupo VI contiene maíces de el centro-sur de la costa del Pacífico (Figura 5), todos ellos presentan los nudos del complejo Zapalote, salvo Chalqueño y Argentino de Michoacán, y Pepitilla de Jalisco. Los dos primeros parecen estar más asociados con los complejos Tuxpeño y - Altiplano Central que con maíces del complejo Zapalote y Pepitilla.

La asociación de Zapalote Grande con Tepecintle, y de Harinoso de Ocho con Jala es consistente con las relaciones de parentesco propuestas por Wellhausen *et al.* (1951), y Brown y Goodman (1977), mientras que la asociación entre Bolita de Oaxaca y Argentino de Michoacán (una subraza de Celaya) parece ser una convergencia numérica, dado que ambos se ubican a una distancia similar a Zapalote Grande, pero su composición de nudos es diferente.

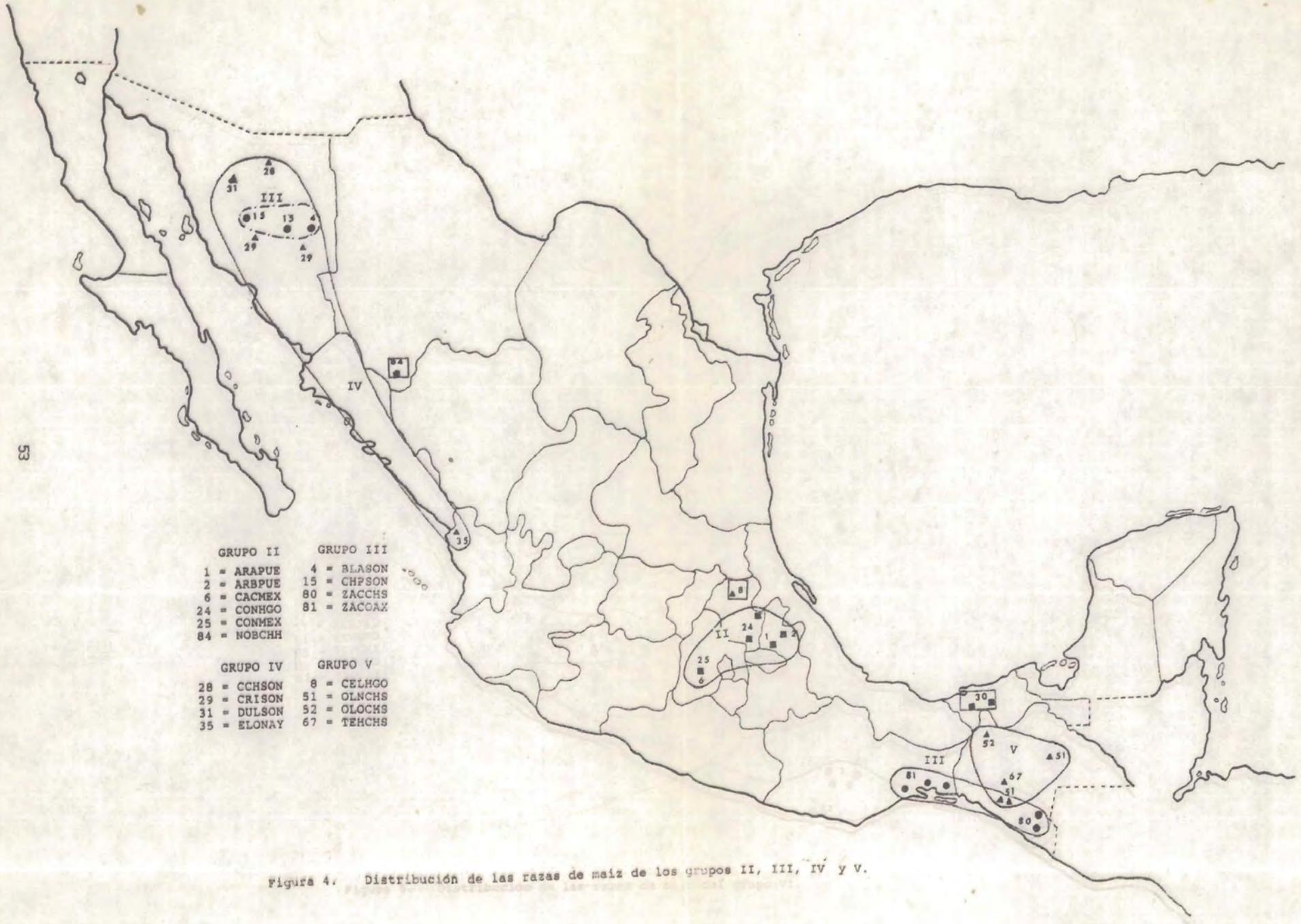


Figura 4. Distribución de las razas de maíz de los grupos II, III, IV y V.



Figura 5. Distribución de las razas de maíz del grupo VI.

El grupo VII puede ser dividido en 3 subgrupos VIIa, VIIb y VIIc, - cuya distribución es mostrada en la Figura 6. El primero reúne a los maíces del Pacífico central en las costas de Guerrero Jalisco, Nayarit y Sinaloa (Chapalote, Reventador, Tabloncillo, Olotillo y Harinoso de Ocho), la relación entre éstas razas es consistente con la encontrada en casi todas las clasificaciones, pero su asociación con Pepitilla y otras razas del Bajío es notable por expresar la ruta de movilización del germoplasma complejo Pepitilla desde la depresión del Balsas hacia la costa del Pacífico la cual parece haber ocurrido por dos vías, una por el sur del Eje Neovolcánico Transversal hacia las costas de Guerrero y Michoacán y otra por el corredor florístico que va desde Los Reyes Salgado en Michoacán hasta Saguayo de Jagüey en Jalisco hacia el Bajío y de ahí a la costa del Pacífico por el lado norte de la cordillera como puede observarse en el mapa de la Figura 6 (McClintock et al., 1981., y Delgadillo, 1988).

La inclusión de las razas Pepitilla y Maíz Dulce de Guanajuato en éste grupo podría deberse a la presencia del nudo 6L3 en maíces del Pacífico, como Chapalote de Sinaloa y Tabloncillo de Jalisco, mientras que el resto de los miembros, con excepción de las razas del Bajío poseen los nudos del complejo Zapalote.

El subgrupo VIIb compuesto por las razas Pepitilla y Maíz Ancho de la depresión del Balsas en los estados de Guerrero, Morelos, Puebla y Michoacán, se caracteriza por la presencia del nudo 6L3, las poblaciones de ambas razas parecen expresar un germoplasma diferenciado integralmente en las tierras intermedias del estado de Guerrero y posteriormente movilizadas tanto hacia la costa como tierra arriba en los límites con el Eje Neovolcánico e incluso su paso al norte del mismo hacia el Bajío por un estrecho corredor que corresponde con la -

misma ruta de movilización que la sugerida para el teocintle raza Mesa Central.

El subgrupo VIIC está formado por maíces de altas elevaciones que incluye Palomero Toluqueño, Chalqueño, Cónico y Cónico Norteño de Guanajuato y Comitéco de Chiapas, ninguno de éstos maíces no presentan el nudo 6L3 propio del complejo Pepitilla, por lo que la relación entre ambas sugerida en éste trabajo se contrapone a la propuesta por Wellhausen et al. (1951) quien considera que Palomero Toluqueño y Vandefío son los padres de Pepitilla. Comitéco de Chiapas no presenta los nudos de ningun complejo de nudos de México ni de Guatemala, pero ello - podría ser reflejo de su reducido tamaño de muestra (12 juegos de cromosomas).

El grupo VIII está constituido por las razas Marceño del estado de México e Hidalgo y por Cónico de Oaxaca presentan los nudos del complejo Altiplano Central, y se caracterizan por su alta frecuencia de nudos grandes y medianos, lo cual determina su separación del resto de las poblaciones del Altiplano Central y su asociación con teocintle raza Chalco, siendo ésta al parecer una convergencia numérica.

GRUPO VII	
A	B
14 = CHPSIN	40 = MANGRO
37 = HAONAY	41 = MANMOR
39 = MADGTO	53 = OLOGRO
56 = PEPGTO	55 = PEPGRO
62 = REVJAL	58 = PEPMIC
64 = REVNAY	59 = PEPMOR
66 = TABJAL	60 = PEPPUE
	63 = REVMIC
C	
12 = CHAMEX	
18 = CNOGTO	
22 = CMTCHS	
23 = CONGTO	
54 = PATMEX	
	GRUPO VIII
	26 = CONOAX
	42 = MARHGO
	43 = MARMEX

Figura 6. Distribución de las razas de maíz de los grupos VII y VIII



El grupo IX podría considerarse un supergrupo de múltiples interrelaciones por contar con el mayor número de subgrupos y el que tiene la mayor área de distribución como puede observarse en la Figura 7.

El subgrupo IXa lo constituyen las poblaciones de la raza Nal-tel de Guerrero, Oaxaca, Chiapas y Yucatan, que contienen los nudos 2C_{1p} - 3L_{1p}, 6L₁, 7L_{1p} y 10A₁ propios del complejo Altiplano Central, así como los nudos de las posiciones 6L_{2m}, 7C y 10A₁ del complejo Zapalote.

McClintock *et al* (1981) sugieren que la presencia de los nudos del complejo Altiplano Central expresa las relaciones ancestrales entre Palomero Toluqueño y la raza Nal-tel, mismas que también se vislumbran por la presencia de un sólo ejemplar carbonizado en los restos arqueológicos de Teotihuacan y que fué clasificado por Paul Mangelsdorf como Nal-tel (McClung de Tapia comun.pers.). Serra Puche (1989) y Fuentes-Mata (1978) citan la presencia de Nal-tel, Chapalote y Reventador delgado en el registro fósil del Valle de México, apoyando en parte dichas relaciones ancestrales, pero la relación de Nal-tel con Chapalote y Reventador no es confirmada por su composición de nudos, la cual indica que el ancestro de Nal-tel pudo tener una composición de nudos similar a la del complejo Altiplano Central y su ulterior movilización hacia Yucatan ocurrió antes de que el germoplasma del complejo Tuxpeño interactuara con las poblaciones de Guerrero en las que se encuentra el nudo 9L₂.

En el subgrupo IXb se encuentran UTOS de la raza Tuxpeño del Istmo de Tehuantepec y la Subraza Dzit-bakal del estado de Quintana Roo, que se separan ligeramente de las poblaciones del Golfo y del Norte, por no presentar nudos del complejo Altiplano Central.

El subgrupo IXc se formó de los UTOS de Tuxpeño de Coahuila y Durango de la Mesa del Norte, y de la raza Celaya de Jalisco Guanajuato y Nuevo León. La distribución y asociación de las poblaciones de la raza Celaya con la raza Tuxpeño es concordante con su origen propuesto por Wellhausen *et al* (1951) y McClintock *et al* (1981), quienes lo ubican en el oriente de los estados de Hidalgo y San Luis Potosí. Estas razas presentan menos nudos del Altiplano Central que las poblaciones de Tuxpeño de Colíma, Coahuila, Durango, San Luis Potosí, Tamaulipas, del norte de Veracruz, Michoacan, y Vandefío de Guerrero. Tienen principalmente los nudos 3Lip, 7Lip, 10Lap, 6Lip, 10A1 y 2C1p, de los cuales tres últimos están presentes principalmente en las poblaciones de Tuxpeño de Coahuila, Durango, Colíma y Michoacan (incluidas en el subgrupo IXd).

McClintock *et al.* (1981) sugieren que las poblaciones de Colíma y Michoacan pudieron ser introducidas directamente de Veracruz, Kato (1988) indica que la presencia de los nudos del complejo Altiplano Central es más notable en las poblaciones de la raza Tuxpeño del norte del estado de Veracruz que en las del sur, lo cual sugiere que Tuxpeño de Michoacan podría derivar de las poblaciones del norte de dicho estado.

Los subgrupos IXe y IXf compuestos por maíces de la mesa del norte (excepto Vandefío de Chiapas) no presentan el nudo 9Lag, sino los nudos del Altiplano Central, particularmente Cónico Norteño de Sonora presenta nudos de las posiciones 5C1, 6L2 y 7C del complejo Zapalote. En la Figura 7 se ha trazado la distribución de su plasma germinal y posible formación en la región comprendida por los estados de Hidalgo, Querétaro y estado de México, y su posible movilización por tierras intermedias en el norte del Eje Neovolcánico hacia Jalisco, su asociación -

con las razas del complejo Tuxpeño (Tuxpeño, Vandefío y Celaya) ha sido sugerida por Wellhausen et al (1951) y por McClintock et al (1981).

El subgrupo IXg integrado por Tuxpeño de Colima y Celaya de Querétaro y Elotes Conicos del estado de Hidalgo. Expresa en parte la relación entre la raza Tuxpeño y Celaya, pero puede considerarse un grupo residual dado que Tuxpeño de Colima y Celaya de Querétaro se ubican más cercanamente a Tuxpeño de Michoacan que a cualquier otra unidad a un nivel de disimilitud demasiado alto para ser incluidas en el subgrupo IXd, mientras que Elotes Occidentales del estado de Hidalgo muestra una composición de nudos muy alterada por su reducido tamaño de muestra (6 juegos de cromosomas).



Figura 7. Distribución de las razas de maíz del grupo IX.

Cuates
V. CONCLUSIONES

Dentro de las limitaciones en que se llevó a efecto el presente trabajo, se concluye lo siguiente:

1) La agrupación y distribución de los grupos de teocintle analizados indica que :

a) Las poblaciones de teocintle de altas elevaciones (Nobogame Chalco y Mesa Central) no constituyen un complejo racial, sino que son el resultado del ascenso independiente de poblaciones ancestrales originarias de la depresión del Balsas a través del eje Neovolcánico Transversal.

b) Que las razas Chalco y Mesa Central son grupos fraternales descendientes de un germoplasma ancestral de la cuenca del Balsas, con una composición de nudos similar a la de la raza Mazatlán.

c) Que las poblaciones de la cuenca del Balsas podrían ser clasificadas con base en su composición de nudos cromosómicos, como raza Mazatlán (para la región centro y norte de Guerrero), y raza Balsas - (para las poblaciones de la cuenca de Cutzamala).

d) La raza Mesa Central es el teocintle más próximo al maíz en términos de frecuencias relativas de los nudos cromosómicos.

e) La presencia de todos los nudos y complejos de nudos de maíz en teocintle raza Mesa Central, permite sugerir que el germoplasma básico a partir del cual se domesticó el maíz, presentaba todos los tipos de nudos encontrados actualmente en éste, y que fué domesticado a partir de una población ancestral de teocintle de la cuenca del Balsas con una composición de nudos cromosómicos similar a la de la raza Mesa Central excepto por el cromosoma 10A2.

2) La agrupación y distribución de las razas de maíz de México indica que :

a) Las diferencias en composición de nudos cromosómicos en las razas de maíz, podrían ser explicadas por el efecto de fundador del plasma germinal de las poblaciones incipientes de ésta especie al ser introducido a diversas regiones de Mesoamérica, más que como resultado de diversos centros de domesticación propuestos por Kato (1988), los cuales podrían ser considerados como centros de diferenciación racial.

b) El origen de las razas de maíz no puede ser explicado sólo por la cruce sencilla entre dos razas, sino como la combinación diferencial del dos ó más poblaciones, cuyas razas primordiales se desarrollaron a partir del plasma germinal en 4 centros de diferenciación racial en México y 1 en Guatemala, que por su mayor complejidad genética tuvieron una mayor probabilidad de adaptación a los nuevos ambientes, llegando a dominar en algunas regiones.

c) La clasificación del dendrograma con base en la composición de nudos cromosómicos indica que las poblaciones de maíz se integran en grupos ó complejos raciales con un acervo genético común que se distribuye en 6 territorios florísticos principales; Altiplano Central, Mesa del Norte, Tierras Bajas e Intermedias de la Costa del Pacífico, Depresión del Balsas, Tierras Húmedas del Golfo de México e Istmo de Tehuantepec y Península de Yucatán.

d) La movilización del plasma germinal asociada con los movimientos migratorios, e interrelaciones culturales de las étnias de Mesoamérica es uno de los principales factores de diversificación de las razas de maíz de México.

BIBLIOGRAFIA

- AguirreC,D. y Kato Y,T.A. 1979. Competencia entre el polen de maiz y teocintle durante la fecundacion. *Agrociencia*. 37:109-121
- Anderson, E 1946. Maize in Mexico : A preliminary survey. *Annals of Missouri Botanical Garden* 33:147-247
- Anderson ,E and Cutler,H.C 1942. Races of *Zea mays*: Their recognition and classification. *Annals of Missouri Botanical Garden* 29:68-88
- Bautista, R.N 1949. Tipos de maiz en la Mesa Central Tesis profesional, ENA. Chapingo, México.
- Beadle, G.W 1978. Teosinte and the origin of maize. *Maize Breeding and genetics* . Chpt. VI. :113-128
- Beadle, G.W 1980. The ancestry of corn; New evidence gives the wild grass teosinte a better claim to beig the progenitor of modern corn. *Scientific American* 242(1): 96-103
- Beadle, G.W 1981. Origin of corn : pollen evidence *Science* 213 - (21aug):890-892
- Briger,F.G., J.T.A.Gurgel,E.Paterniani,A.Blumenschein and M.R Alleoni 1958. Races of maize in Brazil and other eastern south America - countries. *Nat.Acad.Sci.Nat. Res. Council Publ.* 593: 1-238
- Brown, W.L 1978. Evolution of Maize : Introductory remarks to the session on evolution. *Maize Breeding and genetics* . Chpt. VI. :87-91
- Brown, W.L and Goodman, M.M 1977. Races of corn. *In*. G.F. Sprage (Ed.), *Corn and Corn improvement* 2nd. ed. American Society of Agronomy, Madison Wisconsin p 47-88
- Carlson,W.R 1988. The cytogenetics of corn. *In* *Corn and Corn Improvement- Agronomy Monograph no. 18* 3rd.ed.ASA-CSSA Madison WI. USA.
- Caso, A 1953. El pueblo del sol Fondo de Cultura Economica - (Mexico) 90pp.
- Cervantes S,T. 1976. Efectos genéticos y de interacción genotipo-medio ambiente en la clasificación de las razas mexicanas de maíz Tesis.Doctoral Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.
- Chavez, E. 1913. El cultivo del maíz *Sec.Fom.Dir.Gral.Agric.* - *Boletin* 74 (Est. Agric. Central) México
- Collins,G.N 1919. Structure of maize ear as indicated in *Zea-Euchlaena* hybrids. *Jour. Agric. Ress.* 17:125-135
- Cooke,R.J and Draper,S.R 1986. The identification of wild oat - species by electrophoresis. *Seed Science Technol.* 14(1) :157-67

- Cuevas R,A. 1947. Tipos de maíz de Chiapas. Tesis profesional, ENA. Chapingo, México.
- Cutler, H.C 1946. Races of maize in south America. Bot. Mus. Leaflet. Harvard University 12: 257-291 Cambridge Mass.
- Delgadillo M,C 1988. Floristic corridors for moss across the Neo volcanic Belt of Mexico. I. Tuxpan corridor. J. Bryol. 15 :165-175.
- De Wet, J.M and Harlan 1974. Tripsacum-Maize interaction: A novel cytogenetic system. Genetics 78: 493-502
- De Wet, J.M. and Harlan, J.R. 1978. Tripsacum and the origin of maize. Maize Breeding and genetics. Chpt. VI. 129-141
- Doebley, J.F.,M.M. Goodman and C.W.Stuber 1984. Isoenzymatic variation in Zea (Gramineae). Syst.Bot. 9(2) : 203-218
- Doebley, J.F.,M.M. Goodman and C.W.Stuber 1985. Isozyme variation in the races of maize from Mexico. Amer.J.Bot. 72(5): 629-639
- Doebley, J.F.,M.M. Goodman and C.W.Stuber 1987. Patterns of isozyme variation between maize and Mexican annual Teosinte. Econ. Bot. 41 (2): 234-246
- Doebley, J.F et. al 1983. Isozyme variation in maize from the south western U.S : Taxonomic and antropological implications. Maydica 28(2) :97-120
- Galinat, W.C 1971. The origin of corn. Ann.Rev.Genet. 5: 441-478
- Galinat, W.C 1978. Botany and origin of maize. Ciba-Geigi Agrochemical monografy on maize Chpt.2
- Galinat, W.C 1978. The inheritance of some traits essential to Maize and Teosinte. Maize Breeding and genetics. Chpt. VII.93-111
- Galinat, W.C 1982. Maize breeding and its raw material. Maize for Biological Research . Chpt. : 331-334
- Galinat, W.C 1983. The origin of maize as shown by key morfological traits of its ancestor Teosinte. Maydica 28(2): 121-128
- Galinat, W.C 1986. Phase changes involves a two-genes switching system. New evidence supporting multiple domestications. Maize.Genet. Coop. News Lett. 60: 101-103
- Galinat, W.C 1986. The use of palomero toloqueño in sweet corn improvement. The origin of thick cob, eight-row maize. Maize.Genet. Coop. News Lett. 60: 101-3
- Galinat, W.C 1987. Diversos tópicos sobre el origen y mejoramiento del maíz. Maize. Genet. Coop. News Lett. 61 :130-133
- Galinat, W.C and C.V. Pasupuleti 1982. Zea diploperennis. II A review on its significance and potential value for maize improvement

Maydica 27 () :213-220

Goodman, M.M 1978. A brief survey of the races of maize and current attempts to infer racial relationships. *Maize Breeding and Genetics*. Chpt. X: 143-157

Goodman, M.M and E.Paterniani 1969. Races of maize. III. Choices of appropriate characters for racial classification. *Econ. Bot.* 23: 265-273

Goodman, M.M., C.W. Stuber and K.J. Newton 1982. Isozyme loci in maize. *Maize for Biological Research*. Chpt. III: 53-60

Gould, S.J. 1984. A short way to corn. *Natural History* 93:12-20

Guzman M.R. 1978. Redescubrimiento de *Zea perennis* (Gramineae) *Phytologia* 38(3) :177

Hanson, W.D. 1984. Intergradation among Latin-American maize based on an analysis of chromosome knob frequencies. *Theor Appl. Genet* 68: 347-354

Hatheway, W.H. 1957. Races of maize in Cuba. *Nat. Acad. Sci. Nat. Res. Council Publ.* 453: 1-77

Hernandez C, J.M. 1986. Estudio de los caracteres químicos del grano de las razas mexicanas de maíz y su clasificación racial. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Centro de Genética, Chapingo, - Mexico 79pp.

Iltis, H.H. 1972. Taxonomy of *Zea mays* (Gramineae) *Phytologia* 23: 248-249

Iltis, H.H. 1981. The catastrophic sexual transmutation theory - (CSTT): The epigenesis of teosinte tassel spike to ear of corn. *Bot. Soc. Am. Misc. Pub.* 160:70

Iltis, H.H. 1981. Wild maize, wild mountain and wild tomatoes: the role of good fortune and serendipity in botanical exploration. *Bot. Soc. Am. Misc. Pub.* 160:39

Iltis, H.H. 1981. The catastrophic sexual transmutation theory (CSTT) from teosinte tassel spike to ear of corn. XIII. International Botanical Congress. Sidney Australia Aug. 21-28

Iltis, H.H. 1983. From teosinte to maize: the catastrophic sexual transmutation. *Science* 222: 886-894

Iltis, H.H. 1983. Contributions from the University of Wisconsin Herbarium vol. 1 The 3rd. University of Wisconsin-Universidad de Guadalajara teosinte expedition to the Sierra de Manantlan, Jalisco, Mexico. December, 1979 to January 21, 1980 Background, preliminary results and contribution to nature preservation in Mexico 2nd. revised edition p. 1-78

Jungerheimer, W.R. 1981. Maíz : variedades mejoradas, métodos de

cultivo y producción de semilla. Ed. Limusa, México .

Kato Y,T.A 1984. a) Chromosome Morphology and the origin of maize and its races. *Evolutionary Biology* 17(5) :219-253

Kato Y,T.A 1984. b) Mecanismo de diploidización en *Zea Perennis* *Agrociencia* 58 : 113-126

Kato Y,T.A 1988. Clasificación citológica de poblaciones en las razas de maíz y su uso potencial. (en prensa)

Mangelsdorf, P.C. 1974. *Corn : Its origin, evolution and improvement.* TheBelknap Press of Harvard University Press Cambridge Mass. 253pp

Mangelsdorf, P.C. 1983. The search of wild corn *Maydica* 28(2): 89-96

Mangelsdorf , C.P 1986. The ancestor of corn *Scientific American* 253():72-78

McClintock, B., Kato Y,T.A y Blumenschein,A 1981: *Constitución Cromosómica de las razas de maíz* Colegio de Postgraduados. Chapingo México (ed).

Nei,M. 1987. *Molecular evolutionary genetics.* Columbia University Press. p. 286-326

Orosco J,.L. y Cervantes S,.T. 1986. Relación entre poblaciones de teocintle anual mexicano (*Zea mexicana*.Schraer.) *Agrociencia* 64 : - 215-235

Pernes,J 1982. La genética de la domesticacion de los cereales *Mundo científico* 29(3):964-974

Rhoades, M.M. 1978. Genetic effects of heterochromatin in maize *Maize Breeding and genetics* . Chpt. XLI :641-671

Ruiz-Rejón ,M.M et al. 1987. Evolucion de los cromosomas B *Investigacion y ciencia* (oct) :92-101

Smith,J.S.C and M.M.Goodman 1981. A comparison of chromosome knob frequencies between sympatric and allopatric populations of teosinte - and maize. *Amer.J.Bot* 68(7) : 947-954

Smith,J.S.C.,M.M. Goodman Kato Y,T.A 1981. Variation within Teosinte. I. Numerical analysis of Chromosome knob data. *Econ.Bot.* 36(1): 100-112

Smith,J.S.C., M.M. Goodman and R.N. Lester 1981. Variation within Teosinte . I. Numerical analysis of morfological data. *Econ bot.* 35(2) : 187-207

Smith,J.S.C. 1984. Genetic variability within U.S hybrid maize: Multivariate analysis of isozyme data. *CropScience* 24 (): 1041-46

Smith,J.S.C. 1984. Isozyme electromorphs in developing embryos of

maize. *Maydica* : 175-184

Smith, J.S.C., M.M. Goodman and C.W. Stuber 1985. Variation within Teosinte : III Numerical analysis of allozyme data. *Econ. Bot.* 38 (1): 97-113

Smith, J.S.C., M.M. Goodman and C.W. Stuber 1985. Relationships - between maize and teosinte of Mexico and Guatemala : Numerical analysis of allozyme data. *Econ. Bot.* 39 (1): 12-24

Smith, J.S.C. 1986. Biochemical fingerprints of cultivars using - reversed-phase HPLC and isozyme electrophoresis : A review. *Seed - Science Technol* 14 (1)

Tanskey, S.D. 1983. Molecular Markers in plant breeding. *Plant - molecular Biology Reporter* 1 (1): 3-8

Wendel, J.F. et al. 1986. Additional mapping of isozyme loci: localization of *Acp4*, *Dia2*, *Adk1*, *Tpl*, *Sad1*. *Maize Genet. Coop. News-Letters* 60 : 109-10

Wilkes, G. 1982. Wild relations of the maize gene pool. *Maize for Biological Research*. Chpt : 335-340

Wright, S.C. 1978. Evolution and genetics of populations. Chicago University Press. Chpts. 3 y 4 : 40-91