

La evolución del maíz: un nuevo modelo para las primeras etapas

Traducción de una comunicación de 1979 con comentarios¹

Robert McK. Bird

Professor Adjunto del Crop Science Department,
North Carolina State University, Raleigh-USA

En la búsqueda para una explicación de la gran variabilidad morfológica y ecológica del maíz, una amplia gama de modelos hipotéticos ha sido propuesta. Algunos sugieren que la fuente principal de nuevas características era mutaciones importantes, otros sugieren hibridaciones intergenéricas, mientras que otros ven factores evolutivos como domesticaciones de poblaciones múltiples de *Zea* y mejoramiento divergente por los Amerindios, de larga duración y muy eficaz.² En un nuevo modelo de la evolución de maíz, facetas de cada uno de estos tenían papeles, pero ninguno es totalmente aceptado.

Está propuesto que los dos eventos principales en la evolución del maíz son su domesticación inicial y su hibridación con *Zea luxurians* (Durieu & Ascherson) Bird (1978), un teocinte de Guatemala y Honduras.^{3,4} Tal vez en las tierras altas de México central una pequeña planta semejante al maíz fue domesticado hacia 5000 años a.C. principalmente por la selección de raquillas más fuertes⁵ Posiblemente su forma pareció a la de los cultivos cuyas corontas se encuentran en los niveles muy bajos de las cuevas Coxcatlán y San Marcos cerca a Tehuacán, México.⁶

Su raquis fue estrecho y sólido, sus glumas fueron cortas (Tabla 1), y tenía ca. 64 granos por mazorca, aproximando el número de semillas en la rama fructífera de *Z. luxurians*. (En una rama femenina de la variedad Florida de *Z. luxurians* por el cuarto nudo abajo de la espiga masculina, habían 65 segmentos o "rachids" femeninas conteniendo semillas, tres a seis segmentos por cada uno de las 14 mazorquitas, en una planta crecida en Columbia, Missouri por el Dr. Jack B. Beckett.)

El cultivo fue llevado a Guatemala en donde eventualmente se hibridizó con *Z. luxurians*.⁷ Después de un prolongado retrocruzamiento con maíz, un

subconjunto del enjambre híbrido que resultó posiblemente llevado a América del Sur, en donde, debido a los nuevos genes o alelos importantes introducidos del teocinte y un nuevo entorno cultural, se evolucionó en un amplio gama de nuevas razas, especialmente las de los complejos Harinosos Rotundos de los Andes Centrales, los Cristalinos Pequeños del Altiplano, y los Harinosos Entrelazados de la Amazonia (Bird y Goodman 1978).⁸

El primer maíz con buena proveniencia en la costa del Perú -- de muchos sitios que se fechan 850-300 años a.C.⁹ -- es muy diferente de cualquier maíz mexicano ya descrito (Tabla 1). Mientras tanto, el enjambre híbrido en Guatemala, entrecruzando con el maíz y el teocinte original, produjo aún más tipos de maíz a través de la selección en los distintos ambientes culturales de Mesoamérica.

Como sugirieron Longley (1937) y Kempton y Popenoe (1937), teocinte anual de México [TAM] puede ser otro derivado de esta hibridación -- la gran semejanza citogenética entre *Zea mexicana* y los maíces Mesoamericanos-Caribeños puede ser debido a su ascendencia en común.^{10,11} Unos maíces que contenían un porcentaje relativamente alto de alelos del teocinte [lo guatemalteco] posiblemente fueron llevado a México porque tenían mazorcas mas grandes, granos con nuevos colores, o cualquier otra característica.

Debido a que dos especies muy diferentes han contribuido a esta población, posiblemente fue difícil de estabilizar las nuevas razas de maíz. Posiblemente unas progenies recombinantes contenían los alelos necesarios para evolucionar a un teocinte nuevo, resultando en unas poblaciones semi-silvestres en los maizales abandonados. Estas posiblemente evolucionaron hasta los teocintes anuales mexicanos del presente, continuamente afectado por introgresión del maíz (Wilkes 1967).¹²

Este modelo no tiene en cuenta el especie *Zea perennis* del oeste de México (Guzmán M. 1978). Quizás esto también es un producto de la hibridación y movimiento posterior ya descrito, un segregante que se convirtió en un tetraploide, enfatizando el carácter casi perenne de *Z. luxurians*.¹³

Los arqueólogos posiblemente proporcionarán evidencia crítica para un examen del modelo, determinando la forma y la distribución pre-5000 años a.C. de maíz y teocinte, y la fecha de la primera hibridación entre *Z. mays* y *Z. luxurians*, y mas.¹⁴ Tal vez, proveerán más evidencia que humanos extendieron el área del teocinte, como parece ser el caso del teocinte en las cuevas de Tamaulipas, México (Mangelsdorf, MacNeish y Galinat 1967a).¹⁵

Más estudios sistemáticos usando morfología y química son necesarios, mientras que los estudios citológicos y genéticos deben proporcionar información crítica, sobre todo si están estructurados para evaluar los diversos modelos evolutivos.¹⁶

Tabla 1. Medidas de maíz temprano de México y Perú – seis corontas de las Cuevas Coxcatlán y San Marcos en el área de Tehuacán, Puebla, México, y cuatro representando cuatro tipos de la excavación HP 5, Huaca Prieta, valle de Chicama, La Libertad, Perú. Dimensiones en milímetros. Los fases de la Cueva Coxcatlán han sido reexaminado por Bruce Smith (2005) quién cambió las fechas y los cultivos contenidos.⁵

Table 1. Measurements of maize from Mexico and Peru -- six cobs from the Coxcatlán Cave and San Marcos Cave in the area of Tehuacán, Puebla, Mexico, and four cobs, representing four types, from Hunca Prieta excavation HP 5, Chicama Valley, La Libertad, Peru. Dimensions in millimeters.

Identification	Rachis Diam.	Row Number	Cupule Width	Cupule Length ²	Cupule Wing Width	Rachis Segment Length	Cob Length ¹	Lower Glume Length	Cupule Depth	Lower Glume Thick.	Lower Glume Angle	Rachilla Angle	Type
Coxcatlán phase (3500-5000 B.C.) Zones XI to XIII of Coxcatlan Cave and Zones E and F of San Marcos Cave													
Tc50:J7 (bottom)													
W3 13-61	3.4	12	2.4	3.2	0.5	4.3	(30.0)*	3.1	0.9	0.4	90	80	-
Tc254:2-41	3.4	10	2.3	2.3	0.3	3.3	(16.0)	2.8	0.9	0.4?	-	-	-
Tc254:2-41	1.8	4	2.8	2.1	0.6	2.5	(21.3)*	1.7	0.2	0.4	110	80	-
Tc254:3-51	3.5	6	3.7	2.4	0.6	3.1	(21.3)	2.6	1.2	0.5?	105	80	-
Abejas phase (2300-3500 B.C.) Zone VIII to X of Coxcatlan Cave and Zone D of San Marcos Cave													
Tc50:I9-42 S													
S2E12	2.7	4	3.6	1.9	0.4	2.8	(26.7)*	2.0	1.0	0.8?	80	-	-
Tc254:W1-level 1	4.2	10	2.8	2.3	0.5	3.5	41.9	3.0	1.3	0.5?	90	80	-
Cupianique phase (850-300 B.C.) Layers A1 and A2 and House 2 of excavation HP 5 next to Huaca Prieta													
HP5A1S-3	9.8	20	3.6	1.2	0.5	3.1	(60)*	4.2	0.5	0.2	95	70	CU-1
HP5A2-3	7.5	20	2.5	1.7	0.4	2.5	40	3.4	0.4	0.3	120	80	CU-2
HP5H2V-2	7.2	16	2.8	1.8	0.5	2.9	49	4.1	0.8	0.2	90	80	CU-3
HP5A1-3	7.2	12	2.9	1.4	0.5	2.6	(33)	3.6	0.7	0.3	90	60	CU-4

* Cob length almost complete.

¹ Parentheses indicate that cob length is incomplete.

² Cupule length for Tehuacán specimens is average of two measurements.

³ Cupule wing width for Tehuacán specimens is estimated: (Cupule Width, Exterior - Cupule Width, Internal)/2

Comentarios:

¹ Traducido por el autor, con la asistencia de Víctor Vásquez Sánchez. Los corchetes indican que algo fue añadido al texto de 1979.

² En los últimos 50 años habían varias revisiones de las teorías evolutivas de maíz y teocinte (reexaminado por Randolph 1976; Goodman 1988; Wilkes 2004; Kato 2009; Grobman 2013). Después del fallecimiento de la Teoría Tripartida de Mangelsdorf y Reeves (1959), Galinat (1971), Doebley (1990) y otros reformularon el modelo de domesticación de un teocinte anual mexicano (TAM). Ahora este modelo está soportado por la mayoría de “zeólogos.” Dentro de este “escuela” hay varios conceptos para explicar la variación del maíz. En uno, la diversidad resultaría por mutaciones de los genes ancestrales y selección por muchas culturas regionales de caracteres interesantes en varios ambientes. En cambio, Kato (1984, 2009), basado en datos de nudos cromosómicos, propuso que habían cinco domesticaciones de TAM y de *Zea mays huehuetenangensis* en Mesoamérica y que así varios complejos de razas modernas resultaron (pero tocó a no más que un parte de los complejos del maíz americano).

Después de 1971 también sobrevivía el idea de que la gente de México domesticaron uno o más maíces silvestres. Randolph (1976), para explicar la

variación morfológica, citológica e fisiológica de maíz, propuso que el cultivo ha tenido dos o más ancestros silvestres cuyas formas aparentemente demostraron el gran complejo de caracteres típicos de los maíces, modernos e antiguos, no de los teocintes.⁶ Wilkes (1967, 1979, 2004) y Bird (1979, 1980, 1991, ms.) han propuesto dos variantes de un modelo: el origen de la variación de *Zea* por “introgresión interseccional.”³ Grobman (2013) ha propuesto que la diversidad de maíz tiene origen en la hibridación entre uno o mas maíces recién domesticado y uno o más TAMs (no dio cuenta que los teocintes de sección *Luxuriantes* podrían tener un rol).⁹

³ En el mismo año en que mi nota fue comunicado, 1979, H. Garrison Wilkes publicó un modelo muy semejante con domesticación de un maíz silvestre seguido por hibridación entre el cultivo incipiente y un teocinte de la sección *Luxuriantes* de *Zea*. Wilkes propuso que el teocinte paternal fue *Z. diploperennis*, mientras yo sugerí que fue *Zea luxurians*. Para los dos, todos los maíces modernos, los TAMs y *Z. mays* subesp. *huehuetenangensis*, un teocinte muy único de Guatemala, evolucionaron de esta mezcla.

Zea diploperennis y *Z. luxurians* son miembros de la sección *Luxuriantes* del género *Zea*. Semillas de *Z. luxurians* fueron recibidas en Francia en 1869, resultando en muchos estudios de su valor como forraje.¹¹ Por su carácter único, ha sufrido varios cambios de nombres formales e informales (Rossignon 1869; Wilkes 1967; Bird 1978). *Z. diploperennis* fue descubierto por Rafael Guzmán M. en el oeste de México cerca a las poblaciones de *Z. perennis* (Guzmán 1985; Benz et al. 1990).

⁴ Ahora *Z. luxurians* ha desaparecido en Honduras, pero en el año 2000 un nuevo teocinte, descubierto en el noroeste de Nicaragua, fue nombrado *Zea nicaraguensis* por Hugh Iltis y Bruce Benz. Es parecido a *Zea luxurians* pero sobrevive inundaciones a largo plazo y una planta puede seguir creciendo, resultando en varias cosechas (Bird 2000, 2011; Iltis y Benz 2000).¹² Tres poblaciones de teocinte mexicano de la sección *Luxuriantes*, todavía sin nombres taxonómicos, fueron recién descubiertas, en Nayarit, Michoacán e Oaxaca, lo último considerado como un pariente cercano de *Z. luxurians* (Sánchez et al. 2011). No es imposible que varios miembros de *Zea* sec. *Luxuriantes* han contribuido al maíz moderno.

⁵ Basado en fechas directas AMS, el fechamiento de las corontas de Tehuacán fue cambiado después de 1979 (Smith 2005; Benz et al. 2006; Bird ms.). El método AMS de obtener fechas radiocarbónicas directas fue desarrollado en 1977, y su aplicación a estudios de maíz cambió nuestro entendimiento de la evolución de *Zea*. Fechas directas de las corontas excavadas cerca de Tehuacán, México establecieron que los más antiguos ahí tenían las edades 4600-4700 ¹⁴C ante el presente, a.p. (Blake et al. 2012) en vez del rango ca. 5500-6900 a.p. que estimaron Mangelsdorf, MacNeish y Galinat (1967b). Mas tarde dos pequeñas corontas de la Cueva Guilá Naquitz, en Oaxaca no lejos de Tehuacán, dieron las fechas 5410 a.p. y 5420 a.p., no calibradas (Piperno y Flannery 2001).

⁶ La forma de las corontas (tusas) del maíz más antiguo de Tehuacán no tenía ninguna semejanza a las de los teocintes basado en 15 (o más) caracteres que

todavía les distinguen (Mangelsdorf *et al.* 1967b; Randolph 1976; Benz and Iltis 1990; Bird 1991, 1994). Los 15 son, para maíz: raquis sólido no fragmentando cuando maduro, entrenudos cortos (menos que 4.9 mm), más que 12 entrenudos por mazorca, cuatro o más rangos de copillas, dos espiguillas por copilla femenina, médula notable, glumas reclinadas, obcordatas y delgadas al ápice, largura de raquillas mas que 1.5 mm, copillas menos que 6 mm en largura con un índice de largo por ancho menos que dos, alas de las copillas extendidas, y las copillas no muy duras. No es imposible que podía reproducirse sin la ayuda del ser humano. Las mazorcas tenían un largo no mayor que 3 cm y tenían como 64 semillas pegadas al raquis por raquillas delgadas y no fuertes, y los pájaros y animales posiblemente las distribuyeron (Grobman 2013; Bird ms.).

⁷ Además de la domesticación de un maíz silvestre, lo mas importante de que estoy proponiendo es la hibridación entre el maíz temprano y *Z. luxurians*. Los dos genomas difieren en muchas maneras; entonces simplemente las recombinaciones de los alelos pueden resultar en una diversidad enorme. Además, híbridos entre las dos especies producen mutaciones y aparentemente activan los transposones de que hay muchos en *Zea* (Bianchi 1957; Mangelsdorf 1974:133-139). Tales activaciones tienen y tenían muchos efectos genéticos.

⁸ La primera descripción de clases del maíz andino y alto amazónico fue por Hugh Cutler (1946), con el consejo de Edgar Anderson. Pronto salió un gran serie de libros que describieron cientos de razas de maíz latinoamericano, la serie listada por Brown y Goodman (1977) y Grobman (2013). Entendimiento de relaciones entre las razas, basado en estadística multivariable, empezó con un estudio de razas andinas (Bird 1970) y un estudio de los datos morfológicos ya publicado en los libros (Bird y Goodman 1978). Esto fue seguido por una acumulación masiva de observaciones de nudos cromosómicos y después por un gran estudio de isoenzimas (McClintock *et al.* 1981; Kato 1996; Sánchez *et al.* 2006, 2007).

⁹ Evidencia acerca la introducción del maíz al Perú es un poco complicado. Muchas mazorcas y corontas del tipo Confite Iqueño han salido de ocupaciones arqueológicas asociadas con características de la cultura Chavín (2750-2150 a.p.; Grobman *et al.* 1961; Bird 1987, 1990). Obviamente es emparentado con los maíces centroandinos – especialmente los con mazorcas con muchas hileras y forma redonda. Ocho fechas directas (2561-2245 a.p.) de corontas y tallos de esta período fueron publicado (Blake 2006; Blake *et al.* 2012). Varios arqueólogos han encontrado un número bajo de corontas y otras muestras de maíz en sitios de los períodos Cerámica Inicial, Precerámico Tardío y Precerámico Medio con ocupaciones fechadas hasta 6500 ¹⁴C a.p. (Bonavía and Grobman 1989; Bird 1990; Bonavía 2013; Grobman 2013). Fechas directas determinadas de unas muestras de estos períodos son: 5900, 4770, 4500, 4181, 3783, 3740, 3599, 3000 a.p., de los sitios Cahuachi, El Castillo, Huaca Prieta y Paredones (Blake *et al.* 2012; Grobman *et al.* 2012); hay muchas otras muestras de maíz que han aparecido en ocupaciones del precerámico pero sin fechas directas o con fechas rechazadas. Entre todas hay mucha variación en tamaño y otras características que son un parte del misterio del maíz andino.

Se nota que para el maíz pre-Chavín hay varias temporadas largas (de 1130, 600 y 400 años) en que posiblemente el maíz fue ausente o muy raro.

¹⁰ Ahora el término “*Z. mexicana*” no está usado; antes refirió a los teocintes anuales de México (TAMs) y el teocinte del noroeste de Guatemala. Ahora estas poblaciones están nombrados como tres subespecies de *Z. mays*: *mexicana*, *parviglumis*, y *huehuetenangensis* (Illis and Doebley 1980; Doebley 1990). Son los dos primeros, los TAMs, que tienen muchos nudos cromosómicos en común con maíces mesoamericanos y caribeños (Kato 1984, 2009).¹⁰

¹¹ Una demostración de las relaciones entre TAMs, maíces andinos y maíces caribeños salió de un estudio de SSRs de cloroplastos (Provan *et al.* 1999; Bird 2012). Apoyó los patrones ya conocidos por estudios de nudos cromosómicos y de isoenzimas.⁷ Lo más interesante es que antiguamente *Zea* se dividió en tres clases: *Zea mays huehuetenangensis*, otro dominado por maíces andinos, y el tercero con los TAMs y los maíces mesoamericanos y caribeños (razas de los Estados Unidos y Canadá no fueron incluido en el estudio). Los TAMs se separaron de la última clase más tarde.

¹² En 1869 Rossignon reportó el envío un paquete de semillas de un teocinte guatemalteco a Francia con la tarjeta “téozinté,” ahora conocido como *Zea luxurians*. Científicos franceses enviaron semillas de *Z. luxurians* a las colonias francesas; de allí expandieron a otros países tropicales (Wilkes 1967). Nadie ha reportado que el término “teocinte” o “teocintle” está o estaba usado por gente tradicional en México.

¹³ Aunque varios genetistas han considerado *Z. nicaraguensis* parte de la especie *Z. luxurians* por su semejanza química-genética, tiene unos caracteres morfológicos y fisiológicos que indican que pertenece a un taxón distinto (Illis and Benz 2000; Benavides 2002). Cuando yo lo ví por primera vez en una estación experimental del CIMMYT in 1994, las plantas tenían muchos macollos (ramas basales) creciendo en una manera rara. Una de estas plantas floreció tres veces, en 1994, 1995 y 1996. Hice crecer muchas plantas de esta especie en Carolina del Norte y experimenté mucho con clones (macollos separados), notando adaptación a la inundación, floración (usando noches alargadas artificiales), reclinación de los tallos jóvenes hasta el suelo, etc. (Bird 2000). Con los doctores Carlos Henry Loaisiga y Alfredo Grijalva y el Ing. Álvaro Benavides, en 2001 visitamos a las únicas poblaciones (dos), muy pequeñas y amenazadas, y encontramos plantas de cinco metros de alto (Bird 2011). Obviamente habían sufrido inundación para una temporada larga, y fueron usados como pasto para ganado. Colectamos casi 100 muestras individuales de semillas para almacenar en bancos de germoplasma.

¹⁴ Ahora estimo que la fecha de la hibridación entre las secciones es como 4000 años ante el presente (2000 a.C., no calibrado). Entonces restos de *Zea* del período 6000-3000 años A.P., de Arizona, Honduras, Perú o Brasil, deben recibir estudios detallados, morfológicamente y cronológicamente, buscando evidencia de la hibridación, revisando todo con cuidado en una manera cuantitativa y comparativa.

¹⁵ Las cuevas Valenzuela's y Romero's de Tamaulipas se encuentran ca. 350 km al noreste del teocinte moderno mas cercano (Sánchez *et al.* 1998; Hanselka 2011). Entre las muestras abundantes de las dos cuevas, hay varios que parecen ser de la raza Chalco del teocinte *Z. mays* subesp. *mexicana* y unos de maíz teosintoide (Mangelsdorf *et al.* 1967; Wilkes 1977).

¹⁶ Las evaluaciones involucrarían la inclusión balanceada de muestras de todas las especies, subespecies, complejos de razas de maíz y, en el caso de los TAMs, las siete super-poblaciones. Uso de un sistema de estadística recién desarrollado, Structure, podría ayudar en la evaluación de la posibilidad de introgresión de la sección *Luxuriantes* en el maíz (Pritchard *et al.* 2000; van Heerwaarden *et al.* 2011).

Referencias Bibliográficas

Benavides G., A. (2002): Caracterización y evaluación *ex situ* de una población de teocinte anual (*Zea nicaraguensis* Iltis & Benz) recolectada en el norte de Chinandega, Nicaragua. *La Calera* 2:6-13. Universidad Nacional Agraria, Managua. <http://www.pgrfa.org/gpa/nic/textos/publicaciones/Teocintle-de-Nicaragua.pdf> recuperado 6 abr 2015

Benz, B. F., L. Cheng, S. W. Leavitt and C. Eastoe. (2006): El Riego and early maize agricultural evolution. In: J. E. Staller, R. H. Tykot and B. F. Benz (eds.), *Histories of Maize*, p 73-82. Left Coast Press, Walnut Creek, CA, 714 pp.

Benz, B. F. and H. H. Iltis. (1990): Studies in archaeological maize I: The "wild" maize from San Marcos Cave reexamined. *American Antiquity* 55:500-511.

Benz, B. F., L. R. Sánchez-Velásquez and F. J. Santana Michel. (1990): Ecology and ethnobotany of *Zea diploperennis*: Preliminary investigations. *Maydica* 35:85-98. (online)

Bianchi, A. (1957): Defective caryopsis factors from maize-teosinte derivatives. I. Origin, description and segregation. *Genetica Agraria* (Soc. Ital./Rom.) 7:1-38.

Bird, R. McK. (1970): Maize and its cultural and natural environment in the Sierra of Huánuco, Peru. Unpublished Ph.D. dissertation, Dept. of Botany, Univ. of California, Berkeley. 311 p. *University Microfilms (ProQuest)* 7109767. (ResearchGate)

Bird, R. McK. (1978): A name change for Central American teosinte. *Taxon* 27:361-363.

Bird, R. McK. (1979): The evolution of maize: a new model for the early stages. Communicated in *Maize Genetics Cooperation News Letter* 53:53-54. <http://mnl.maizegdb.org/mnl/53/58bird.html> recuperado 6 abr 2015

Bird, R. McK. (1980): Maize evolution from 500 B.C. to the present. *Biotropica* 12:30-41.

- Bird, R. McK. (1987): A postulated tsunami and its effects on cultural development in the Peruvian Early Horizon. American Antiquity 52:285-303.
- Bird, R. McK. (1990): What are the chances of finding maize in Peru dating before 1000 B.C.?: Reply to Bonavia and Grobman. American Antiquity 55:828-840.
- Bird, R. McK. (1991): Comments, M. A. Blumler and R. Byrne. The ecological genetics of domestication and the origins of agriculture. Current Anthropology 32:36-37.
- Bird, R. McK. (1994): Manual for the measurement of maize cobs. In: S. Johannessen and C. A. Hastorf (ed.), Corn and Culture in the Prehistoric New World, p. 5-22. Westview Press, Boulder, CO.
- Bird, R. McK. (2000): A remarkable new teosinte from Nicaragua: Growth and treatment of progeny. Communicated in Maize Genetics Cooperation Newsletter 74:58-59. <http://mnl.maizegdb.org/mnl/74/74bird.html>
[recuperado 6 abr 2015](#)
- Bird, R. McK. (2011): Descubriendo, caracterizando y utilizando germoplasma de los teosintes centroamericanos. In: C. H. Loáisiga Caballero, D. Salazar Centeno, A. Benavides González and J. D. Cisne (eds.). Memorias del Primer Congreso Nacional del Teocintle de Nicaragua (Zea nicaraguensis Iltis & Benz), p. 2-17. Universidad Nacional Agraria, Managua, Nicaragua. http://departir.net/index.php/biblioteca/doc_view/33-memoria-de-congreso
[recuperado 6 abr 2015](#)
- Bird, R. McK. (2012): The maze of Zea: I. Chloroplast SSRs and evolution. Maydica 57:194-205. http://www.maydica.org/articles/57_194.pdf
[recuperado 6 abr 2015](#)
- Bird, R. McK. ms. The maize of Zea. II. Domestication of a wild maize.
- Bird, R. McK. and M. M. Goodman. 1978 (1977): The races of maize V: Grouping maize races on the basis of ear morphology. Economic Botany 31:471-481.
- Blake, M. (2006): Dating the initial spread of Zea mays. In: J. E. Staller, R. H. Tykot and B. F. Benz, Histories of Maize: Multidisciplinary Approaches to the Prehistory, Biogeography, Domestication, and Evolution of Maize, pp. 55-72. Elsevier, San Diego and New York.
- Blake, M., B. Benz, N. Jakobsen, R. Wallace, S. Formosa, K. Supernant, D. Moreiras and A. Wong. (2012): Ancient Maize Map, Version 1.1: An Online Database and Mapping Program for Studying the Archaeology of Maize in the Americas. Laboratory of Archaeology, University of British Columbia, Vancouver. <http://en.ancientmaize.com/> [recuperado 6 abr 2015](#)
- Bonavia, D. (with A. Grobman). (2013): Maize: Origin, Domestication, and Its Role in the Development of Culture. Cambridge University Press. 586 p.

- Bonavía, D. and A. Grobman. (1989a): Preceramic maize: A necessary clarification. American Antiquity 54:836-840.
- Brown, W. L. and M. M. Goodman. (1977): Races of corn. In: G. F. Sprague (ed.), Corn and Corn Improvement, 2nd ed., p. 49-88. Agronomy Series 18, American Society of Agronomy, Madison, WI.
- Cutler, H. C. (1946): Races of maize in South America. Botanical Museum Leaflets, Harvard University 12:257-291. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/32876#page/277/mode/1up> (p. 257-300) recuperado 6 abr 2015 (Spanish translation by Martín Cárdenas: 1948-1949. Razas de maíz en Sud America. Revista de Agricultura de la Universidad Mayor de San Simón 4/5:1-30.)
- Doebley, J. F. (1990): Molecular evidence and the evolution of maize. Economic Botany 44 (Suppl):6-27.
- Galinat, W. C. (1971): The origin of maize. In: H. Roman (ed.), Annual Review of Genetics 5:447-478.
- Goodman, M. M. (1988): The history and evolution of maize. CRC Critical Reviews in Plant Sciences, 7:197-220.
- Grobman, A. (2013): Appendix. Origin, domestication, and evolution of maize: new perspectives from cytogenetic, genetic, and biomolecular research complementing archaeological findings. In: Bonavia, D. Maize: Origin, Domestication, and Its Role in the Development of Culture, p. 329-487. Cambridge University Press.
- Grobman, A., W. Salhuana and R. Sevilla with P. C. Mangelsdorf. (1961): Races of Maize in Peru. Their Origins, Evolution and Classification. Publication 915, National Academy of Sciences - National Research Council, Washington, DC. 374 p.
- Grobman, A., D. Bonavia, T. D. Dillehay, D. R. Piperno, J. Iriarte and I. Holst. (2012): Preceramic maize from Paredones and Huaca Prieta, Peru. Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A. 109:1755-1759 plus 7 pp. of Supporting Information. (online)
- Guzmán M., R. (1978): Redescubrimiento de Zea perennis (Gramineae). Phytologia 38:177.
- Guzmán M., R. (1985): Protección e investigación al habitat de Zea diploperennis. Documentos Científicos (Universidad de Guadalajara, Jalisco, Mexico). 40 p.
- Hanselka, J. K. (2010): Informal planting of squashes and gourds by rural farmers in southwestern Tamaulipas, Mexico, and implications for the local adoption of food production in prehistory. Journal of Ethnobiology 30:31-51.
- Ittis, H. H. and B. F. Benz. (2000): Zea nicaraguensis (Poaceae), a new teosinte from Pacific coastal Nicaragua. Novon 10:382-390.

<http://biostor.org/cache/pdf/13/23/b6/1323b6cc4c1a50bf838d4ad9e88e235c.pdf> recuperado 6 abr 2015

- Iltis, H. H. and J. F. Doebley. (1980): Taxonomy of Zea (Gramineae). II. Subspecific categories in the Zea mays complex and a generic synopsis. American Journal of Botany 67:994-1004.
- Kato Y., T. A. (1984): Chromosome morphology and the origin of maize and its races. In: M. Hecht, B. Wallace and G. T. Prance (ed.), Evolutionary Biology Vol. 17, p. 219-253. Plenum, New York.
- Kato Y., T. A. (1996): Revisión del estudio de la introgresión entre maíz y teocintle. In: J. A. Serratos, M. C. Willcox and F. Castillo (ed.), Flujo genético entre maíz criollo, maíz mejorado y teocintle: Implicaciones para el maíz transgénico, p. 48-57. CIMMYT, México, D.F., México. <http://repository.cimmyt.org/xmlui/bitstream/handle/10883/741/63197.pdf> recuperado 6 abr 2015
- Kato Y., T. A. (2009): Capítulo IV. Teorías sobre el origen del maíz. In: T. A. Kato Y., C. Mapes S., L. M. Mera O., J. A. Serratos H. and R. A. Bye B. (ed.), Origen y diversificación del maíz: una revisión analítica, p. 43-68. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 116 pp. México, D.F.
- Kempton, J. H. and W. Popenoe. (1937): Teosinte in Guatemala. Contributions to American Archaeology 23:200-217. Publication 483, Carnegie Institution of Washington, Washington, DC.
- Longley, A. E. (1937): Morphological characters of teosinte chromosomes. Journal of Agricultural Research 54:835-862. <http://naldc.nal.usda.gov/download/IND43968999/PDF> recuperado 6 abr 2015
- Mangelsdorf, P. C. (1974): Corn: Its Origin, Evolution, and Improvement. Belknap Press of the Harvard University Press, Cambridge. 262 p.
- Mangelsdorf, P. C., R. S. MacNeish and W. C. Galinat. (1967a): Prehistoric maize, teosinte and Tripsacum from Tamaulipas, Mexico. Botanical Museum Leaflets, Harvard University 22:33-63. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/31869#page/52/mode/1up> recuperado 6 abr 2015
- Mangelsdorf, P. C., R. S. MacNeish and W. C. Galinat. (1967b): Prehistoric wild and cultivated maize. In: D. S. Byers (ed.), Environment and Subsistence, p. 178-200. The Prehistory of the Tehuacán Valley, Vol. I, University of Texas Press, Austin.
- Mangelsdorf, P. C. and R. G. Reeves. (1959): The origin of corn. III. Modern races, the product of teosinte introgression. Botanical Museum Leaflets, Harvard University 18:389-411.

- McClintock, B., T. A. Kato, and A. Blumenschein. (1981): Chromosome Constitution of Races of Maize. Colegio de Postgraduados, Chapingo, Mexico. 517 p.
- Piperno, D. R. and K. V. Flannery. (2001): The earliest archaeological maize (Zea mays L.) from highland Mexico: New accelerator mass spectrometry dates and their implications. Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A. 98:2101-2103. (online)
- Pritchard, J. K., M. Stephens and P. Donnelly. (2000): Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics 155:2 945-959. (online)
- Provan, J., P. Lawrence, G. Young, F. Wright, R. Bird, G. Paglia, F. Cattonaro, M. Morgante and W. Powell. (1999): Analysis of the genus Zea (Poaceae) using polymorphic chloroplast simple sequence repeats. Plant Systematics and Evolution 218:245-256.
- Randolph, L. F. (1976): Contributions of wild relatives of maize to the evolutionary history of domesticated maize: A synthesis of divergent hypotheses. I. Economic Botany 30:321-345.
- Rossignon, J. (1869): [carta leida a una reunión, Extraits des Procès Verbaux]. Bulletin de la Société d'Acclimatation ser. 2, vol. 6:487-488.
- Sánchez G., J. J., L. De La Cruz L., V. A. Vidal M., J. Ron P., S. Taba, F. Santacruz-Ruvalcaba, S. Sood, J. B. Holland, J. A. Ruíz C., S. Carvajal, F. Aragón C., V. H. Chávez T., M. M. Morales R., and R. Barba-González. (2011): Three new teosintes (Zea spp., Poaceae) from México. American Journal of Botany 98:1537-1548. http://xa.yimg.com/kq/groups/22176678/1323701150/name/SanchezEtAl2011_3newTeosintes.pdf recuperado 6 abr 2015
- Sánchez G., J. J., M. M. Goodman, R. McK. Bird and C. W. Stuber. (2006): Isozyme and morphological variation in maize of five Andean countries. Maydica 51:25-42. http://www.maydica.org/articles/51_025.pdf recuperado 6 abr 2015
- Sánchez G., J. J., M. M. Goodman and C. W. Stuber (2007): Racial diversity of maize in Brazil and adjacent areas. Maydica 52:13-30. <http://www.cropsci.ncsu.edu/maize/publications/SanchezBrazil.pdf> recuperado 6 abr 2015
- Sánchez G., J. J., T. A. Kato Y., M. Aguilar S., J. M. Hernández C., A. López R. and J. A. Ruíz C. (1998): Distribución y Caracterización del Teocintle. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Guadalajara, Mexico. 149 p., 21 tables
- Smith, B. D. (2005): Reassessing Coxcatlan Cave and the early history of domesticated plants in Mesoamerica. Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A. 102:9438-9445.

- van Heerwaarden, J., J. Doebley, W. H. Briggs, J. C. Glaubitz, M. M. Goodman, J. de J. Sanchez-Gonzalez and J. J. Ross-Ibarra. (2011): Genetic signals of origin, spread, and introgression in a large sample of maize landraces. Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A. 108:1088–1092. (online)
- Wilkes, H. G. (1967): Teosinte: the Closest Relative of Maize. The Bussey Institution of Harvard University, Cambridge, MA. 158 p.
- Wilkes, H. G. (1977): Hybridization of maize and teosinte, in Mexico and Guatemala and the improvement of maize. Economic Botany 31:254-293.
- Wilkes, H. G. (1979): Mexico and Central America as a centre for the origin of agriculture and the evolution of maize. Crop Improvement (India) 6:1-18.
- Wilkes, H. G. (2004): Corn, strange and marvelous: But is a definitive origin known? In: C. W. Smith, J. Betrán and E. C. A. Runge (eds.), Corn: Origin, History, Technology and Production, p. 3-63. John Wiley & Sons, Hoboken, NJ

