

Acta Botánica Mexicana

ISSN: 0187-7151

rosamaria.murillo@inecol.mx

Instituto de Ecología, A.C.

México

Torres Peña, Guadalupe; De la Cruz Larios, Lino; Sánchez González, José de Jesús; Ruiz Corral, José Ariel; Castañeda Nava, José Juvencio; Santacruz-Ruvalcaba, Fernando; Miranda Medrano, Roberto

RELACIONES ENTRE POBLACIONES DE TEOCINTLE (ZEA SPP.) DE MÉXICO, GUATEMALA Y NICARAGUA

Acta Botánica Mexicana, núm. 111, abril, 2015, pp. 17-45

Instituto de Ecología, A.C.

Pátzcuaro, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57436204003>

- ▶ Cómo citar el artículo
- ▶ Número completo
- ▶ Más información del artículo
- ▶ Página de la revista en redalyc.org

RELACIONES ENTRE POBLACIONES DE TEOCINTLE (*ZEA* spp.) DE MÉXICO, GUATEMALA Y NICARAGUA

GUADALUPE TORRES PEÑA¹, LINO DE LA CRUZ LARIOS^{1,3}, JOSÉ DE JESÚS SÁNCHEZ GONZÁLEZ¹, JOSÉ ARIEL RUIZ CORRAL², JOSÉ JUVENCIO CASTAÑEDA NAVA¹, FERNANDO SANTACRUZ-RUVALCABA¹, ROBERTO MIRANDA MEDRANO¹

¹Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, km 15.5 carretera Guadalajara-Nogales, 45110 Las Agujas, Zapopan, Jalisco, México.

²Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, Parque Los Colomos s/n, Colonia Providencia, 44660 Guadalajara, Jalisco, México.

³Autor para la correspondencia: linocucba@hotmail.com

RESUMEN

Se caracterizaron detalladamente poblaciones representativas de todas las razas, especies y subespecies conocidas de teocintle a fin de entender mejor sus relaciones y contribuir a resolver la taxonomía del género *Zea*. Se sembraron 95 accesiones en condiciones de invernadero en el Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA) en el verano del 2011. Con base en las plantas obtenidas de esta manera, así como de su procedencia, se evaluaron 18 caracteres morfológicos y fisiológicos y 21 variables climatológicas con análisis de agrupamiento y de componentes principales (ACP). El uso combinado de los datos obtenidos y los análisis multivariados permitieron describir la gran complejidad de las relaciones entre poblaciones de diferentes especies de teocintle y de diversas zonas geográficas de México y América Central. Además de avanzar en aspectos taxonómicos, fue posible identificar con claridad las variables de mayor importancia, con base en la longitud de los vectores característicos derivados del análisis de componentes principales. La raza Balsas mostró la mayor diversidad morfológica y de adaptación. Dentro de la subespecie *mexicana*, hay una clara separación de las razas Chalco, Nobogame y Durango. Con base en los resultados, los límites de especies, subespecies y razas de teocintle encontrados son los siguientes: *Zea nicaraguensis* debe considerarse una subespecie de *Zea luxurians*, mientras que *Zea luxurians* de Oaxaca y *Zea diploperennis* de Huajicori, Nayarit son taxa diferentes del resto. Asimismo, Durango se considera una raza independiente de Mesa Central, mientras

que la subespecie *parviglumis* corresponde a al menos dos razas, poblaciones adaptadas a altitudes inferiores a 1000 m y aquellas distribuidas entre 1000 y 1800 m s.n.m.

Palabras clave: diversidad morfológica, taxonomía numérica, teocintle, *Zea*.

ABSTRACT

Teosinte populations representing all known races, species and subspecies were characterized in order to better understand their relationships and contribute to resolve the taxonomy of the genus *Zea*. Ninety-five teosinte accessions were grown during the summer of 2011 under greenhouse conditions at the Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA). Eighteen morphological and physiological characters as well as 21 climatic descriptors were evaluated using Cluster Analysis and Principal Component Analysis (PCA). The combined data sets of morphological, physiological and climatic variables and the multivariate analysis helped to describe the complexity of the relationships between populations of different teosinte species and different geographical regions of Mexico and Central America. In addition to advancing the taxonomy of teosinte, the most important morphological and climatic variables defining the relationships were identified, based on the length of eigenvectors derived from PCA. The Balsas race of teosinte had the most variable morphology and adaptation. Within subsp. *mexicana*, the races Chalco, Nobogame and Durango are clearly differentiated. Results show that species, subspecies and race limits are as following: *Zea nicaraguensis* should be considered a subspecies of *Zea luxurians*, while *Zea luxurians* from Oaxaca and *Zea diploperennis* from Nayarit are two taxa different from the rest. Additionally, Durango is an independent race from the Mesa Central and subsp. *parviglumis* could be divided into two races, one including populations adapted to altitudes below 1000 m altitude, the others adapted to altitudes from 1000 to 1800 m above sea level.

Key words: morphological diversity, numerical taxonomy, *Zea*.

INTRODUCCIÓN

México está ubicado en tercer lugar en el contexto mundial en diversidad biológica con aproximadamente 30 000 especies de plantas. Una de las características más importantes de la flora de México es que 12% de los géneros y 50-60% de

todas sus especies son endémicas (CONABIO, 2008), como es el caso de algunos representantes de teocintle (*Zea* spp.).

Los parientes silvestres más cercanos al maíz, conocidos colectivamente como teocintle, están representados por especies anuales y perennes diploides ($2n = 20$) y tetraploides ($2n = 40$). Se distribuyen naturalmente en áreas cálidas y semi-cálidas de México, Guatemala, Honduras y Nicaragua, en general en poblaciones aisladas de tamaños variables que ocupan desde menos de una hectárea hasta varios kilómetros cuadrados.

Los teocintles fueron descritos por primera vez en 1832 como *Euchlaena mexicana* Schrad. Durante el siglo XX se descubrieron las plantas perennes diploides y tetraploides y se encontraron nuevas variantes anuales.

Wilkes (1967) describió seis razas de teocintle de México y Guatemala basado en información etnobotánica, geográfica, citológica y aspectos morfológicos de las plantas. El término raza fue propuesto por Anderson y Cutler (1942) con la finalidad de clasificar la gran diversidad en el maíz. Esta categoría fue incorporada en los sistemas actuales de clasificación para las especies silvestres del género *Zea*, propuestos por Iltis y Doebley (1980) y Doebley (1983a, 1983b, 1990). Los trabajos de Iltis y Doebley (1980) y Doebley (1983a, 1983b) se basaron en caracteres morfológicos y ecológicos, mientras que el de Doebley (1990) consideró marcadores moleculares. Iltis y Benz (2000) estimaron que existían suficientes diferencias entre el teocintle de la planicie costera de Nicaragua y *Zea luxurians* del sureste de Guatemala para considerarlas especies distintas.

Con base en los trabajos anteriores, el género *Zea* contiene ocho taxa en dos secciones y cinco especies. La sección *Luxuriantes*, propuesta por Doebley e Iltis (1980), incluye las especies perennes *Zea diploperennis* Iltis, Doebley & Guzmán y *Zea perennis* (Hitchc.) Reeves & Mangelsd., y las anuales *Zea luxurians* (Durieu y Asch.) Bird, así como *Zea nicaraguensis* Iltis & Benz. La sección *Zea* incluye a *Zea mays* L. dividida en las subespecies *Zea mays* subsp. *mexicana* (Schrad.) Iltis (razas Chalco, Mesa Central y Nobogame) –algunos autores reconocen la raza Durango, mientras que otros la consideran parte de la raza Mesa Central–, *Zea mays* subsp. *parviglumis* Iltis & Doebley (raza Balsas), *Zea mays* subsp. *huehuetenangensis* (Iltis & Doebley) Doebley (raza Huehuetenango) y *Zea mays* subsp. *mays* para maíz cultivado. Recientemente se describieron tres nuevos taxones de México dentro de la sección *Luxuriantes* (Sánchez et al., 2011).

En el estudio citado se consideró que las tres nuevas poblaciones constituyen combinaciones inusuales de caracteres morfológicos y fisiológicos para distinguirlos claramente de las especies descritas para el género *Zea*, aunque se indicó que

sus relaciones son aún inciertas. Adicionalmente, existen varias poblaciones con características morfológicas y moleculares intermedias entre *Zea mays* subsp. *parviglumis* y *Zea mays* subsp. *mexicana* (Sánchez et al., 2011), además de controversias relativas a las relaciones de *Zea mays* subsp. *huehuetenangensis* y de *Zea nicaraguensis* con los demás teocintles.

El objetivo del presente trabajo es aclarar estas dudas, así como caracterizar morfológica y fisiológicamente poblaciones representativas de todos los taxa conocidos de teocintle a fin de entender mejor sus interrelaciones y contribuir a resolver la taxonomía del género *Zea*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal sembrado y sitio de estudio

El material genético considerado en este estudio incluyó cada una de las especies y razas conocidas de teocintle. En total se sembraron 95 accesiones en condiciones de invernadero en el Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA) de la Universidad de Guadalajara, localizado en Nextipac, Jalisco, México en las coordenadas 20°45' latitud N y 103°31' longitud O y a una elevación de 1650 m.

La mayor parte de la semilla de las poblaciones de teocintle fue colectada entre los años 2002 y 2010 y depositadas en el Banco de Germoplasma de la Universidad de Guadalajara y en el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (INIFAP). Algunas muestras fueron obtenidas del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo. La distribución geográfica de las accesiones utilizadas y los datos de cada sitio se presentan en la Figura 1.

Descripción ecológica

El sistema de información ambiental (SIA) del INIFAP fue utilizado para caracterizar las condiciones climáticas de los sitios de colecta mediante el uso de IDRISI Selva (Eastman, 2012). Tal información del SIA se basa en valores numéricos calculados a partir de series de datos de los años 1961 al 2010.

Con base en las coordenadas geográficas de cada sitio de colecta se obtuvo información puntual por accesión, relacionada con las siguientes variables: Altitud en m s.n.m. (ALT); Número de días con temperatura mayor de 35 °C; Temperatura máxima promedio anual (TXO); Temperatura máxima mayo-octubre; Temperatura mínima promedio anual; Temperatura mínima mayo-octubre; Temperatura prome-

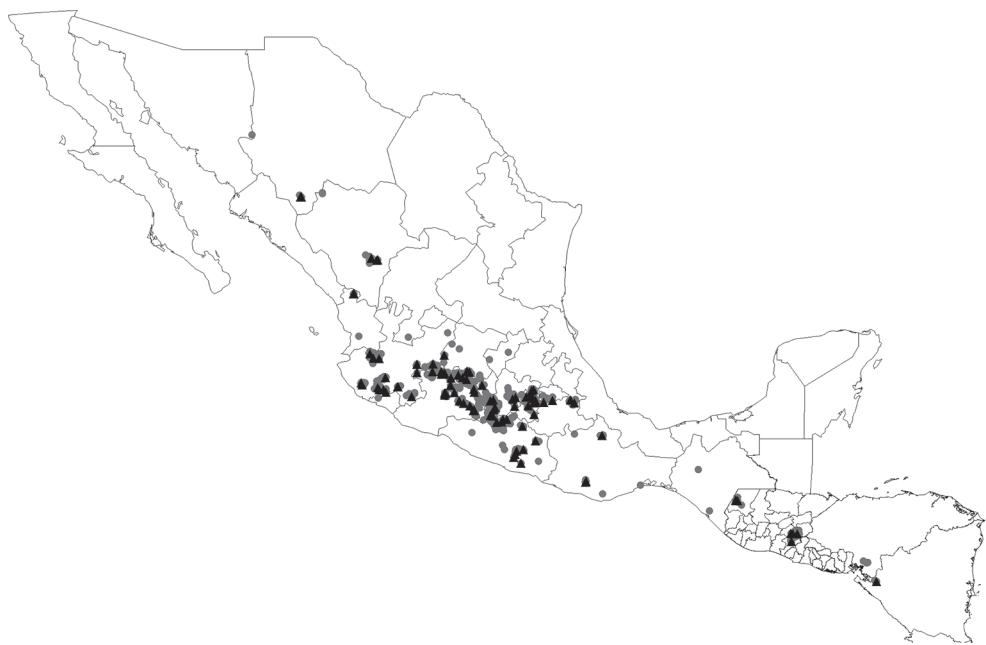


Figura 1. Distribución geográfica de las accesiones utilizadas en este estudio (los círculos grises representan la distribución conocida del teocintle y los triángulos negros las accesiones utilizadas).

dio anual; Temperatura promedio mayo-octubre; Oscilación térmica mayo-octubre (OTO); Temperatura diurna media anual; Temperatura diurna mayo-octubre; Temperatura nocturna media anual; Temperatura nocturna; Precipitación acumulada anual (PMA); Precipitación mes más húmedo; Fotoperíodo promedio mayo-octubre (FMO); Fotoperíodo promedio Noviembre-Abril; Fotoperíodo mínimo en el año; Precipitación pluvial mayo-octubre; Índice de humedad promedio anual (IHA); y Índice de humedad mayo-octubre. Los índices de humedad se definen como la relación entre precipitación anual y evapotranspiración potencial. Para cada taxón se determinaron intervalos climáticos, los cuales fueron establecidos con base en los valores máximos y mínimos para cada variable.

Descriptores morfológicos y fisiológicos

De cada población de teocintle se establecieron cuatro individuos en condiciones de invernadero. Los surcos estuvieron separados 80 cm y las plantas se espaciaron 50 cm. La siembra se llevó a cabo el 15 de junio de 2011. Se aplicaron riegos semanales hasta la madurez y se fertilizó con un tratamiento equivalente a

120 kg de nitrógeno, 80 kg de fósforo y 80 kg de potasio por ha. No se aplicaron insecticidas ni herbicidas.

Para cada una de las cuatro plantas de cada población de teocintle, se midieron 18 caracteres morfológicos y fisiológicos de acuerdo con las descripciones de Doebley (1983a) y Sánchez et al. (1998). Los caracteres registrados corresponden a los que han mostrado mayor repetibilidad y menor sesgo debido a efectos ambientales e interacción genotipo ambiente (Sánchez et al., 1998) y fueron los siguientes:

- 1) Caracteres vegetativos de planta: Altura de planta (APL) medida en cm, Número de hijos (HIJ); Número de hojas por planta (HOJ); Longitud de hoja (LHO) medida en cm; Días a floración masculina (DFM) obtenida como el número de días de la siembra a la liberación de polen; Días a floración femenina (DFF) registrada como el número de días de la siembra a la aparición de los estigmas; y Área foliar (AFO), calculada con base en los valores del número de hojas, largo y ancho de hoja y expresada en cm^2 ;
- 2) Caracteres de espiga: Número de ramas de la espiga (RES); Longitud de la rama central espiga (LCE) reportado en cm; Longitud de la parte ramificada (LPR) en cm; y Longitud del pedúnculo de la espiga (PED) medidos en cm;
- 3) Caracteres de espiguilla: Ancho de espiguilla (ASP) registrado en mm; y Longitud de espiguilla (LSP) medida en mm;
- 4) Caracteres de grano: Número de granos por mazorca (GRA); y Peso de 100 granos (P100S) medido en g;
- 5) Caracteres de estigma: Longitud de estigma (LST) expresada en cm; Ancho de estigma (AST) reportado en mm; y Número de tricomas (TRI).

Para la medición de caracteres de espiguilla y estigma se utilizó un estereomicroscopio binocular Zeiss Stemi 2000c, equipado con cámara Axio Cam Cc1 y el software Axiovision 4.8.

Análisis estadísticos

Se llevaron a cabo análisis de agrupamiento y de componentes principales para los datos morfológicos, para las variables climatológicas y para el total de variables; se realizó una estandarización a media cero y varianza 1; se calcularon distancias euclidianas; y se hizo el análisis de agrupamiento utilizando el método de incremento en la suma de cuadrados.

Para estimar el número óptimo de grupos se usó la validación propuesta por Wishart (2006) contenida en el programa Clustan Graphics V8, utilizando 10 000 re-

peticiones. El método compara el agrupamiento obtenido a partir de la información original con los de aquel generado por permutación aleatoria de los datos.

El análisis de componentes principales se realizó con toda la información disponible usando el Sistema de Análisis Estadístico (SAS Institute Inc., 2004). Los resultados se presentan en una gráfica Biplot que visualiza tanto las relaciones entre accesiones como entre las variables. La correlación entre las matrices de similitud de caracteres morfológicos y fisiológicos con los datos climatológicos se evaluó con base en la prueba de Mantel, la cual calcula la significancia estadística y se efectúa por aleatorización en los elementos de una de las matrices, obteniendo un valor de Z (Manly, 1997). La prueba de permutaciones se llevó a cabo con base en el módulo MXCOMP de NTSYS versión 2.21 (Rohlf, 2009). Las relaciones entre los caracteres morfológicos y fisiológicos con los climatológicos se investigaron usando análisis de correlación canónica (Anónimo, 2004).

RESULTADOS

En el Apéndice se presenta la información sobre la localización geográfica de las accesiones usadas, su clasificación en razas y especies y las claves usadas en los dendrogramas de las figuras 2, 3 y 4. En dicho cuadro se observa que el teocintle estudiado proviene de 14 estados tanto de México como de Guatemala y Nicaragua. La raza Chalco se encuentra en las áreas de mayor altitud (2200 a 2670 m) mientras que la elevación menor corresponde a *Zea nicaraguensis* con 15 m s.n.m. La raza Balsas es un grupo cuyas poblaciones se registran a altitudes entre 635 y 1272 m; mientras que la raza Mesa Central tiene un rango de 1550 a 2186 m s.n.m. Los teocintles de la sección *Luxuriantes* poseen una amplia área de distribución, desde Nicaragua a una latitud cercana a 13° N hasta Nayarit a casi 23° N y altitudes de 15 a 2250 m.

En el Cuadro 1 se muestran las medias así como los valores máximos, mínimos, desviación estándar y el coeficiente de variación para 18 caracteres morfológicos y 21 variables climatológicas. Con base en los rangos observados, es muy notoria la gran variación existente en el teocintle; la mayor se presenta en los aspectos morfológicos, especialmente en el número de ramas de la espiga, de 1 a 154, con Coeficiente de Variación (CV) de 80%. El número de hijos tiene un intervalo de cero a 25 (CV = 73.6), mientras que el de los días a floración masculina es de 45 a 302 (CV = 44). Se observó una variación similar para la cantidad de tricomas y la longitud de la parte ramificada de la espiga. Los menores valores fueron los de es-

Cuadro 1. Medias, valores máximo y mínimo, desviaciones estándar y coeficientes de variación de variables morfológicas y climatológicas del teocintle.

Variable	Media	Valor mínimo	Valor máximo	Desviación estándar	Coeficiente de variación
Peso de 100 granos (P100S)	7.7	3.3	15.6	2.9	37.9
Días a floración masculina (DFM)	94.3	44.8	302.0	41.1	43.6
Días a floración femenina (DFF)	92.0	43.8	306.0	42.0	45.6
Número de hijos (HIJ)	8.8	0.0	25.5	6.5	73.6
Número de hojas (HOJ)	14.2	4.8	22.0	3.7	26.4
Longitud de hoja (LHO)	78.6	21.6	143.6	20.5	26.1
Altura de planta (APL)	305.0	69.8	454.5	91.9	30.1
Número de ramas de la espiga (RES)	46.1	1.0	154.0	36.7	79.6
Long. de la parte ramificada (LPR)	12.0	1.1	23.0	5.5	46.1
Long. de la rama central esp. (LCE)	11.9	6.6	19.9	2.8	23.8
Long. del pedúnculo de la esp. (PED)	20.7	7.0	38.0	6.6	31.8
Núm. de granos por mazorca (GRA)	8.6	5.3	13.7	1.7	19.8
Área foliar (AFO)	350.5	18.0	649.6	120.6	34.4
Longitud de estigma (LST)	11.6	4.8	24.2	3.6	30.8
Ancho de estigma (AST)	0.4	0.3	0.7	0.1	19.5
Número de tricomas (TRI)	22.5	7.0	92.2	12.4	55.2
Ancho de espiguilla (ASP)	2.0	1.4	2.8	0.3	16.9
Longitud de espiguilla (LSP)	7.5	5.1	12.3	1.5	19.2
Altitud en msnm (ALT)	1521.5	15.0	2670.0	625.3	41.1
Número de días con temp. > 35 °C	15.0	0.0	69.0	15.6	103.8
Temp. máxima promedio anual (TXO)	26.9	21.6	33.9	2.7	10.1
Temp. Máxima mayo-octubre	27.4	21.7	33.8	2.8	10.3
Temp. mínima promedio anual	12.1	6.3	23.9	3.7	30.9
Temp. Mínima mayo-octubre	14.2	8.2	24.2	3.5	24.4
Temperatura promedio anual	19.5	13.9	28.9	3.2	16.4
Temp. promedio mayo-octubre	20.8	14.9	29.0	3.1	14.9
Oscilación térmica mayo-octubre (OTO)	13.3	9.6	16.7	1.2	9.2

Cuadro 1. Continuación.

Variable	Media	Valor mínimo	Valor máximo	Desviación estándar	Coeficiente de variación
Temperatura diurna media anual	23.4	18.0	31.5	2.9	12.5
Temperatura diurna mayo-octubre	24.1	18.4	31.4	3.0	12.3
Temperatura nocturna media anual	15.6	9.9	26.3	3.5	22.3
Temperatura nocturna	17.5	11.5	26.6	3.3	18.7
Precipitación acumulada anual (PMA)	1051.3	466.7	3438.7	433.3	41.2
Precipitación mes más húmedo	236.2	113.4	727.1	93.3	39.5
Fotoperiodo prom. mayo-octubre (FMO)	12.6	12.4	12.8	0.1	0.5
Fotoperiodo prom. Noviembre-Abril	11.5	11.2	11.6	0.1	0.6
Fotoperiodo mínimo en el año	10.9	10.4	11.3	0.1	1.3
Precipitación pluvial mayo-octubre	972.7	424.8	3048.2	392.5	40.4
Índice de humedad prom. anual (IHA)	0.6	0.3	1.9	0.2	36.9
Índice de humedad mayo-octubre	1.1	0.5	3.2	0.4	37.0

piguilla, granos por mazorca y ancho de estigma con coeficientes de variación inferiores a 20%. Las variables ecológicas mostraron coeficientes de variación menores; sin embargo, se observa una mayor amplitud para dichos valores. El número de días con temperaturas mayores de 35 °C fue de cero a 69 (CV = 104), la precipitación anual acumulada varió de 467 a 3439 mm (CV = 41), y la altitud del sitio de colecta, asociada con las temperaturas, registró un intervalo de 15 a 2670 m s.n.m. (CV = 41). Las variables relacionadas con el fotoperiodo fueron los que mostraron desviaciones estándar y CV inferiores a uno.

Análisis de agrupamiento

Los resultados de los análisis de agrupamiento de las 95 colecciones de teocintle se presentan en forma de dendrogramas para 18 caracteres morfológicos, 21 variables climatológicas y para todas en conjunto. En la Figura 2 el agrupamiento con aspectos morfológicos identificó siete sectores con base en el método de validación de Clustan Graphics; éstos se pueden organizar en tres grandes secciones. La sección 1, de la parte superior del dendrograma, está constituida por todas las pobla-

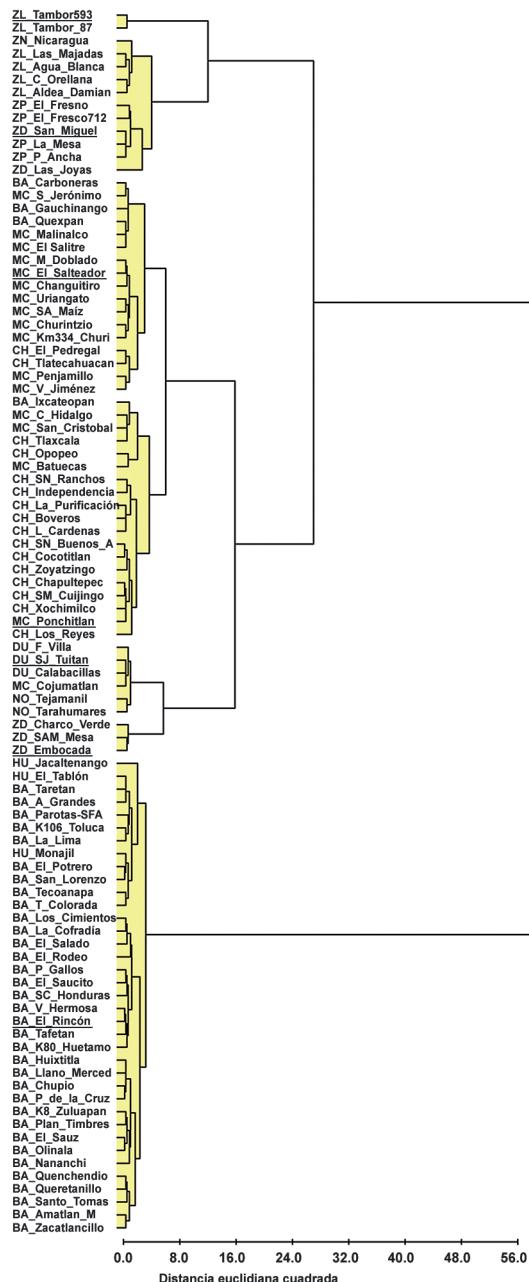


Fig. 2. Análisis de agrupamiento de 95 poblaciones de teocintle con base en 18 caracteres morfológicos (Claves para las accesiones indicadas en el Cuadro 1).

ciones de la sección *Luxuriantes* (excepto *Zea diploperennis* de Nayarit). El primer subgrupo 1A corresponde a *Zea luxurians* de Oaxaca, el subgrupo 1B incluye a *Zea nicaraguensis*, *Zea luxurians* de Guatemala, *Zea perennis* (Jalisco y Michoacán) y *Zea diploperennis* de Jalisco. La sección 2 está compuesta casi exclusivamente por *Zea mays* subsp. *mexicana* y *Zea diploperennis* de Nayarit; el subgrupo 2A incluye la mayor parte de la raza Mesa Central; el 2B involucra casi exclusivamente a la raza Chalco; el 2C a Durango y Nobogame, mientras que el 2D incluye al teocintle perenne diploide de Nayarit. Por su parte, la sección 3 incluye prácticamente todas las muestras de *Zea mays* subsp. *parviglumis* y las de *Zea mays* subsp. *huehuetenangensis*. Cabe señalar que algunas colectas de las razas Balsas tienden a ser similares a la subsp. *mexicana*, como son los casos de Ixcateopan, Guerrero y otras del área occidente de Jalisco (Carboneras, Gauchinango y Quexpan).

En la Figura 3 el análisis de agrupamiento de acuerdo con las 21 variables climatológicas identificó ocho conjuntos; éstos se pueden organizar en dos grandes secciones. La sección 1, que se encuentra en la parte superior del dendrograma, está compuesta por *Zea luxurians* de Arroyo Tambor en Oaxaca (1A); el subgrupo 1B está conformado por *Zea nicaraguensis*, dos poblaciones del sur del estado de Guerrero (Tecoanapa y Tierra Colorada) y dos del área de Villa Purificación, Jalisco; por su parte, el grupo 1C consiste de accesiones de la raza Balsas colectadas en el sur del estado de México, este de Michoacán, Oaxaca y región este-centro del estado de Guerrero.

La sección 2 incluye cuatro divisiones: en el subgrupo 2A están los teocintles perennes de Jalisco, una colecta de la raza Huehuetenango (Jacaltenango), prácticamente toda la raza Mesa Central y poblaciones clasificadas inicialmente como Balsas y provenientes de zonas de altitudes de 1700 a 1850 m (Malinalco, Estado de México; Ixcateopan, Guerrero; y Amatlán, Morelos). El subgrupo 2B está muy bien definido e incluye todas las muestras de la raza Chalco y dos de la Mesa Central. El 2C involucra el teocintle perenne tetraploide de Ziracuaretiro, Michoacán, poblaciones de la raza Balsas de altitudes cercanas a 1200 m y dos de Mesa Central. Finalmente, el 2D está constituido por las variantes precoces de la zona norte de México: raza Nobogame de Chihuahua, raza Durango y *Zea diploperennis* de Huajicori, Nayarit.

En la Figura 4 se presenta el dendrograma correspondiente al análisis en función de caracteres morfológicos y variables climáticas, el cual identificó ocho grupos que pueden, a su vez, reunirse en dos grandes secciones.

La sección 1 incluye todas las poblaciones de *Zea mays* subsp. *parviglumis*, *Zea mays* subsp. *huehuetenangensis*, *Zea nicaraguensis* y *Zea luxurians*. *Zea luxurians* de Oaxaca (1A), *Zea nicaraguensis* y *Zea luxurians* de Guatemala

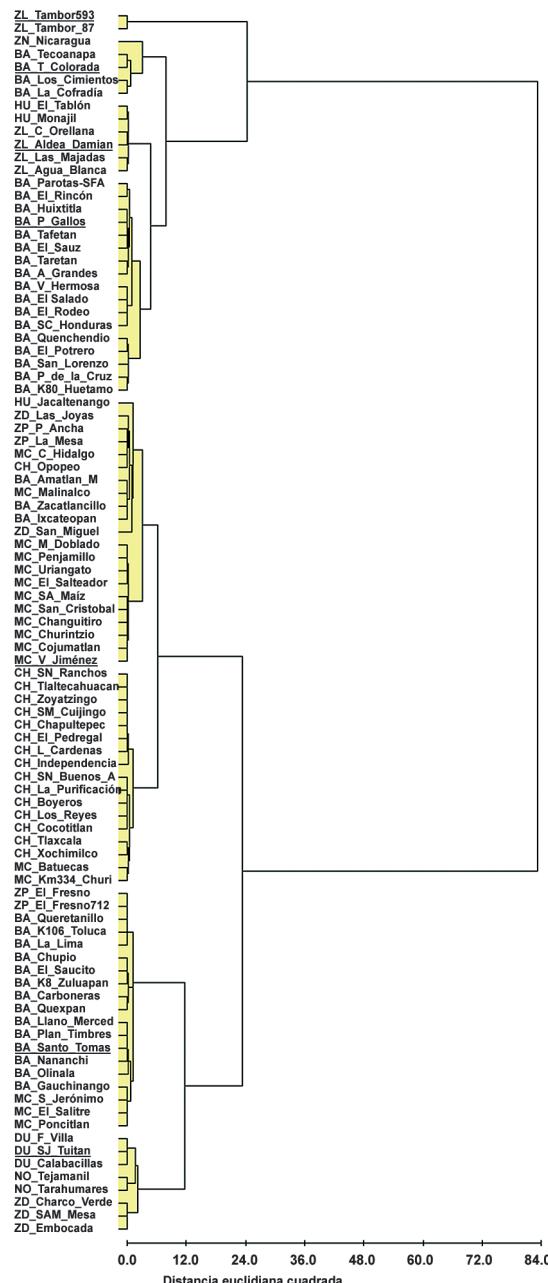


Fig. 3. Análisis de agrupamiento de 95 poblaciones de teocintle con base en 21 variables climatológicas (Claves para las accesiones indicadas en el Cuadro 1).

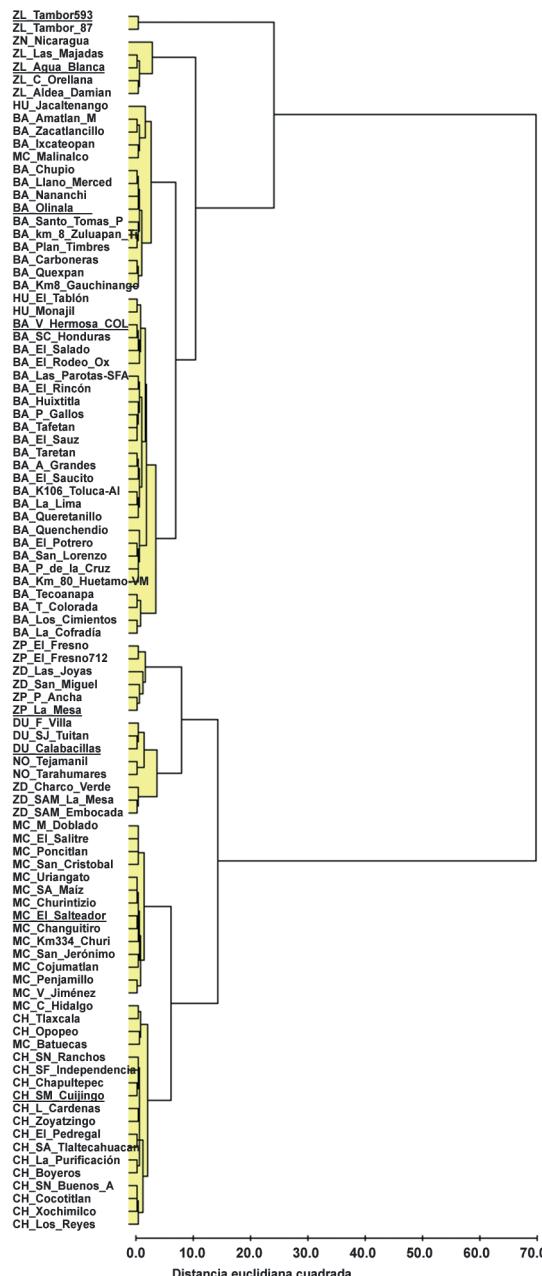


Fig. 4. Análisis de agrupamiento de 95 poblaciones de teocintle con base en 39 variables morfológicas y climatológicas (Claves para las accesiones indicadas en el Apéndice).

la (1B) son las especies más diferenciadas de esta sección. El subgrupo 1C está formado por poblaciones de las razas Huehuetenango, Balsas y Mesa Central, distribuidas en áreas de altitudes intermedias, mientras que el 1D está constituido por las razas Huehuetenango y Balsas de elevaciones bajas. La sección 2 incluye todos los teocintles perennes y casi la totalidad de *Zea mays* subsp. *mexicana*. El subgrupo 2A involucra los teocintles tetraploides y *Zea diploperennis* de la Sierra de Manantlán, Jalisco; el subgrupo 2B está integrado por las poblaciones precoces de las razas Nobogame de Chihuahua, Durango y *Zea diploperennis* de Huajicori, Nayarit. El subgrupo 2C consiste casi exclusivamente de la raza Mesa Central, mientras que el 2D está integrado por componentes de la raza Chalco.

Con la finalidad de determinar la correlación entre las matrices de similitud para los caracteres morfológicos y fisiológicos y las variables climáticas, se calculó el valor del estadístico normalizado Z de acuerdo con la prueba de Mantel, el cual fue 0.6109. La probabilidad (Z de la prueba de aleatorización $\geq Z$ observado) = 0.0001; es decir, existe un buen nivel de concordancia entre los valores de similitudes calculados con las dos bases de datos.

Por su parte, los primeros cinco coeficientes de correlación canónica entre caracteres morfológicos y climatológicos fueron significativos ($P < 0.001$), explicando 92% de la variación total en la morfología y climatología con 50, 24 y 9% para los tres primeros componentes, respectivamente. Las magnitudes de los cinco coeficientes de correlación canónica de mayor importancia para explicar la expresión multivariada de planta en las dos primeras dimensiones son las de las temperaturas. Los caracteres mayormente influenciados por las variables climáticas son días a floración masculina y femenina ($DFM = 0.91$, $DFF = 0.91$) y altura de planta = 0.8; en menor proporción se encuentran número de hojas = -0.76, longitud de la hoja (LHO) = 0.58, longitud de espiguilla (LSP) = 0.68 y ancho de espiguilla (ASP) = 0.59 y peso de 100 semillas ($P100S$) = 0.55.

Componentes principales

Las relaciones entre las 95 poblaciones de teocintle se resumen con base en el análisis de componentes principales. La primera dimensión contribuye a explicar 50.2%, la segunda 15% y la tercera 12% de la variación total, respectivamente.

El Componente 1 (CP1) involucra en mayor grado días a floración masculina y femenina, número de hijos y el de hojas por planta así como altitud del sitio de colecta y todas las variables asociadas a la temperatura. El Componente 2 está explicado mayormente por ramas de la espiga, longitud de la parte ramificada, tamaño

de espiguilla, altura de planta y área foliar así como lo relacionado con precipitación pluvial, índices de humedad y fotoperiodo.

Es importante mencionar que el análisis de componentes principales detectó grupos de variables altamente correlacionadas. Por lo tanto los resultados que se presentan en la Figura 5 incluirán únicamente aspectos representativos de la variación estudiada. La gráfica Biplot de la Figura 5 ilustra las relaciones entre las diferentes poblaciones y, al mismo tiempo, las características que definen los grupos. Como complemento a la Figura 5, en el Cuadro 2 se presentan los promedios por raza para todos los caracteres estudiados.

La dimensión 1 permite separar las poblaciones de *Zea mays* subsp. *mexicana* (razas Chalco, Mesa Central, Durango y Nobogame) con valores negativos, de las de *Zea mays* subsp. *parviglumis* (raza Balsas), *Zea luxurians* y *Zea nicaraguensis*

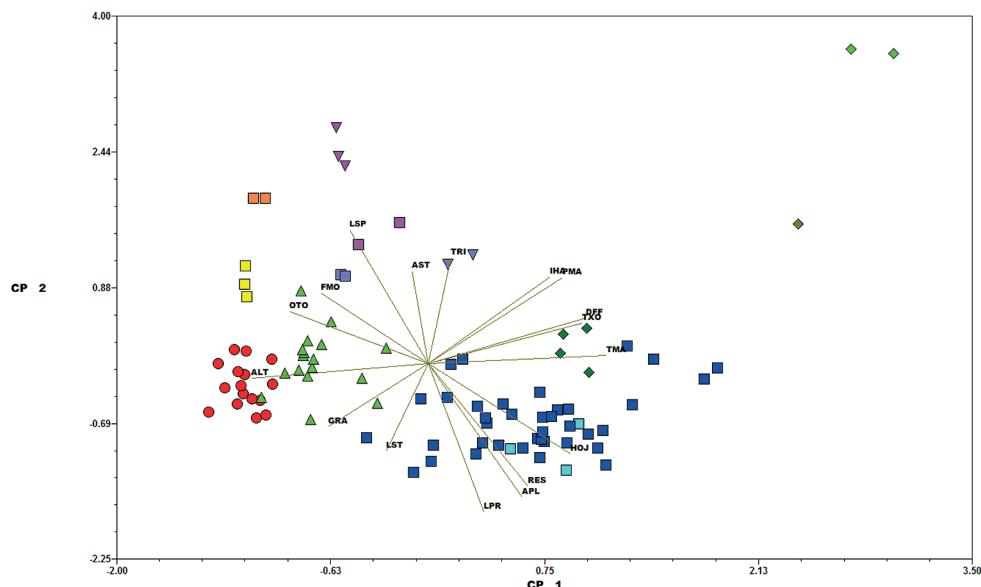


Fig. 5. Gráfica Biplot de 95 poblaciones de teocintle y vectores de variables morfológicas y climáticas. CP: Componente principal (■ *Zea mays* subsp. *parviglumis*, □ *Zea mays* subsp. *huehuetenangensis*, ■ *Zea mays* subsp. *mexicana* raza Durango, ■ *Zea mays* subsp. *mexicana* raza Nobogame, ● *Zea mays* subsp. *mexicana* raza Chalco, ▲ *Zea mays* subsp. *mexicana* raza Mesa Central, ♦ *Zea nicaraguensis*, ♦ *Zea luxurians*-Guatemala, ♦ *Zea luxurians*-Oaxaca, ■ *Zea diploperennis*-Jalisco, ▼ *Zea diploperennis*-Nayarit, ■ *Zea perennis*-Jalisco, ▼ *Zea perennis*-Michoacán).

Cuadro 2. Promedios de los caracteres morfológicos y fisiológicos y de las variables climatológicas por raza y especie. BA = Balsas, CH = Chalco, DUR = Durango, MC = Mesa Central, NOB = Nobogame, HUE = Huehuetenango, ZLG = *Zea luxurians* de Guatemala, NIC = *Zea nicaraguensis*, ZLO = *Zea luxurians* de Oaxaca, ZP = *Zea perennis*, ZDN = *Zea diploperennis* de Nayarit, ZDJ = *Zea diploperennis* de Jalisco.

Variable	BA	CH	DUR	MC	NOB	HUE	ZLG	NIC	ZLO	ZP	ZDN	ZDJ
N.ºm. accesiones	38	16	3	17	2	3	4	1	2	4	3	2
Peso de 100 granos (P100S)	5.78	11.54	4.23	7.98	5.2	5.13	9.2	7.6	15.3	8.88	9.53	7.75
Días a floración masculina (DFM)	105	65	51	66	47	137	126	162	302	112	65	118
Días a floración femenina (DFF)	104	62	50	63	44	139	116	173	306	105	60	111
Número de hijos (HJ)	12	2	2	3	1	14	9	11	21	17	14	18
Número de hojas (HOJ)	17	12	7	12	5	20	17	16	17	15	8	14
Longitud de hoja (LHO)	90	71	44	68	28	120	93	85	118	63	44	61
Altura de planta (APL)	416	380	117	304	44	513	421	332	416	159	118	216
Número de ramas de la espiga (RES)	381	246	147	263	88	391	348	229	136	326	158	304
Long. de la parte ramificada (LPR)	84	26	7	26	1	50	22	17	17	6	2	8
Long. de la rama central esp. (LCE)	16.9	11.3	4.8	11.0	2.0	12.4	7.2	5.7	6.1	3.2	1.5	4.5
Long. del pedúnculo de la esp. (PED)	10.4	12.4	12.8	14.6	10.3	10.7	11.6	14.0	15.1	11.5	14.0	8.5
N.ºm. de granos por mazorca (GRA)	17.3	24.7	26.7	25.4	17.9	12.8	14.0	10.5	12.8	21.1	33.4	24.3
Área foliar (AFO)	8.4	10.3	8.9	9.5	8.6	7.8	6.5	6.7	6.0	6.6	7.4	6.4
Longitud de estigma (LST)	11.6	14.6	8.5	12.4	9.2	10.3	11.7	10.0	7.8	7.2	8.2	6.0
Ancho de estigma (AST)	0.36	0.46	0.37	0.39	0.44	0.37	0.47	0.64	0.53	0.45	0.48	0.47
Número de tricomas (TRI)	19	20	26	16	17	25	34	46	35	32	44	66
Ancho de espiguilla (ASP)	1.7	2.4	2.1	2.1	1.9	1.8	2.5	2.5	1.6	2.2	2.6	2.2
Longitud de espiguilla (LSP)	6.2	8.0	8.3	8.2	7.7	6.6	8.8	8.0	9.2	9.0	12.2	8.6
Altitud en msnm (ALT)	1111	2395	1868	1860	1936	1183	948	15	82	1770	1398	2060
N.ºm. de días con temp. > 35°C	23	0	14	4	18	10	18	69	57	8	22	2

Cuadro 2. Continuación.

Variable	BA	CH	DUR	MC	NOB	HUE	ZLG	NIC	ZLO	ZP	ZDN	ZDJ
Núm. accesiones	38	16	3	17	2	3	4	1	2	4	3	2
Temp. máxima promedio anual (TXO)	28.7	22.9	25.7	25.5	25.8	27.0	28.7	33.9	32.3	26.3	27.4	24.9
Temp. máxima mayo-octubre	29.2	23.1	28.1	26.1	28.9	26.8	28.4	33.8	33.2	26.7	29.3	25.0
Temp. mínima promedio anual	14.4	7.5	9.0	9.9	8.0	14.8	17.3	23.9	19.9	10.9	11.3	8.6
Temp. mínima mayo-octubre	16.4	9.4	12.6	12.2	12.3	15.7	17.9	24.2	21.6	13.0	14.5	10.8
Temperatura promedio anual	21.6	15.2	17.4	17.7	16.9	20.9	23.0	28.9	26.1	18.6	19.4	16.8
Temp. promedio mayo-octubre	22.8	16.3	20.3	19.2	20.6	21.3	23.1	29.0	27.4	19.8	21.9	17.9
Oscilación térmica mayo-octubre (OTO)	12.9	13.7	15.5	13.9	16.6	11.1	10.5	9.6	11.6	13.7	14.8	14.2
Temperatura diurna media anual	25.4	19.3	21.8	21.6	24.1	26.0	31.5	29.3	22.7	23.6	21.1	
Temperatura diurna mayo-octubre	26.0	19.7	24.2	22.7	24.8	24.1	25.8	31.4	30.4	23.3	25.6	21.5
Temperatura nocturna media anual	17.8	11.1	13.0	13.6	12.2	17.7	20.0	26.3	22.8	14.5	15.1	12.5
Temperatura nocturna	19.5	12.8	16.5	15.7	16.5	18.4	20.5	26.6	24.5	16.4	18.2	14.3
Precipitación acumulada anual (PMA)	12.5	12.6	12.7	12.6	12.8	12.4	12.4	12.4	12.5	12.6	12.7	12.6
Precipitación mes más húmedo	11.5	11.5	11.3	11.4	11.2	11.6	11.6	11.6	11.5	11.4	11.3	11.4
Fotoperiodo prom. mayo-octubre (FMO)	10.9	10.9	10.6	10.9	10.4	11.1	11.2	11.3	11.0	10.9	10.7	10.9
Fotoperiodo prom. Noviembre-Abril	1111	801	482	817	1084	1113	1223	1728	3431	1144	1052	1405
Fotoperiodo mínimo en el año	1043	723	440	762	868	1009	1154	1625	3039	1076	953	1340
Precipitación pluvial mayo-octubre	250	165	114	199	273	220	251	380	723	264	272	335
Índice de humedad prom. Anual (IHA)	0.64	0.53	0.29	0.5	0.66	0.69	0.74	0.97	1.89	0.69	0.62	0.87
Índice de humedad mayo-octubre	1.14	0.9	0.47	0.88	0.89	1.23	1.37	1.82	3.14	1.24	1	1.62

(valores positivos). El segundo componente separa los teocintles mexicanos anuales (excepto Nobogame) de los perennes, *Zea luxurians* de Oaxaca y *Zea nicaraguensis*. En la Figura 5 se observa una diferenciación entre Chalco y Mesa Central, mientras que Durango aparece en situación intermedia entre Nobogame y Mesa Central.

Por otra parte, el CP1 separa el teocintle tetraploide de Michoacán del de Jalisco, mientras que el Componente 2 permite diferenciar el perenne diploide de Nayarit del de Jalisco. Es notorio que *Zea mays* subsp. *huehuetenangensis* no se separa con suficiente claridad de *Zea mays* subsp. *parviglumis*, mientras que *Zea luxurians* de Guatemala es similar a algunas poblaciones de *Zea mays* subsp. *parviglumis*, provenientes del sur del estado de Guerrero y del área de Villa Purificación, Jalisco.

Las diferencias entre grupos de poblaciones pueden explicarse tanto por aspectos morfológicos como por características climatológicas del sitio de colecta. Por ejemplo la raza Chalco es precoz y se adapta a sitios de gran altitud en donde predominan las menores temperaturas (Cuadro 2). *Zea luxurians* de Oaxaca y *Zea nicaraguensis* son los teocintles más tardíos y se colectaron en las regiones cercanas al mar con altas temperaturas y alta humedad. De manera general se caracterizan por presentar los mayores valores del índice de humedad promedio, precipitación pluvial acumulada anual, número de días a floración femenina, temperatura promedio para el periodo mayo-octubre y menor número de granos.

Gran parte de las poblaciones de las razas Balsas y Huehuetenango se caracterizan por los mayores promedios de la longitud de la parte ramificada de la espiga, altura de planta, número total de ramas en la espiga, número de hojas por planta, temperaturas promedio anuales. La oscilación térmica y el fotoperiodo promedio son de los de menor valor. Por su parte, los teocintles perennes tienen las espiguillas más grandes, el mayor número de tricomas en los estigmas y menos ramas de la espiga. Los teocintles perennes diploides de Nayarit y Nobogame registran los fotoperiodos y oscilaciones térmicas más altos.

DISCUSIÓN

Los estudios taxonómicos recientes del género *Zea* han tenido dos etapas principales. En primer término se cuenta con los trabajos realizados por G.H. Wilkes, quien propuso la división del teocintle en razas basado en aspectos morfológicos y en gran medida en ecogeográficos (Wilkes, 1967). Posteriormente, en la década de los ochenta del siglo XX, H.H. Iltis y J.F. Doebley (Iltis y Doebley, 1980; Doebley e

Iltis, 1980; Doebley, 1990) propusieron una división jerárquica de *Zea* con base en criterios ecológicos y especialmente basada en la morfología de la espiga masculina, considerando que esas estructuras no han sido sujetas a selección.

Desde entonces ha habido muy pocos trabajos para avanzar en el conocimiento de la variación del teocintle (Sánchez et al. 1998; Sánchez et al., 2011), sobre todo teniendo en cuenta que se han colectado nuevas variantes, especialmente en los últimos 15 años. Con el desarrollo de los sistemas de información geográfica, los de posicionamiento global y la depuración de los datos climatológicos mundiales ha sido posible combinar los aspectos ecogeográficos y morfológicos para lograr un mejor entendimiento de los procesos de adaptación a las condiciones ambientales y mayor aproximación en los procesos de clasificación.

En este trabajo se demuestra, tanto por los análisis de agrupamiento, correlación canónica y por la prueba de Mantel, la existencia de gran variación ecológica y geográfica, así como en la morfología y fisiología del teocintle. Su dispersión en Mesoamérica ha dado como resultado la evolución de razas y especies cuyas poblaciones se distribuyen en regiones geográficas cercanas, las cuales tienden a presentar características ecológicas similares. Desde el punto de vista climático destacan la gran influencia de la temperatura y fotoperíodo en definir la adaptación y la gran diferenciación morfológica existente en el teocintle. Al mismo tiempo, los mecanismos de aislamiento han dado como resultado una divergencia evolutiva entre las poblaciones más cercanas geográficamente. Todos los aspectos señalados anteriormente ayudan a explicar las diferencias entre las especies silvestres de *Zea*.

A pesar de algunas diferencias, los resultados de este estudio son congruentes con trabajos previos (Doebley e Iltis, 1980; Doebley et al., 1984; Sánchez et al., 1998; Sánchez et al., 2011). Además, se mostró que desde el punto de vista morfológico y climatológico, la raza Huehuetenango presenta relación muy cercana con Balsas. De la misma manera *Zea nicaraguensis* parece más una subunidad de *Zea luxurians* que una especie diferente como lo señalaron Iltis y Benz (2000).

Desde el punto de vista morfológico, la raza Balsas se ubica de manera compacta en un solo grupo, mientras que se divide en dos unidades cuando se consideran las variables climatológicas y los datos conjuntos. Efectivamente, esta raza ha sido encontrada en el intervalo más amplio de condiciones ambientales. Los datos apoyan la sugerencia de algunos autores que han propuesto dividir este grupo en al menos dos razas (Sánchez et al., 1998; Sánchez, 2011).

También se encontró que existen poblaciones intermedias entre las subespecies *mexicana* y *parviglumis*, las cuales han sido difíciles de clasificar, entre las que se encuentran las de Malinalco, Estado de México, Ixcateopan, Guerrero, Quexpan,

Guachinango y Carboneras de Jalisco. *Zea luxurians* de Oaxaca tiene algunas características morfológicas que la relacionan con esa misma especie de Guatemala. Sin embargo, sus semillas son de mayor tamaño, presentan latencia muy profunda y además se desarrollan en un ambiente único respecto a humedad y temperatura, lo cual al parecer le ha permitido un alto grado de diferenciación (Sánchez et al., 2011).

Dentro de los perennes, el teocintle diploide de Huajicori, Nayarit, muestra diferencias muy marcadas en cuanto a morfología y fisiología de sus plantas, así como de las características climatológicas del sitio de recolección, con respecto al resto de especies perennes diploides y tetraploides. Estos atributos indican que debería considerarse como una especie distinta.

La gran diversidad morfológica y capacidad de adaptación a condiciones ecológicas especiales son relevantes, dado que representan un gran potencial para el descubrimiento de alelos nuevos, no presentes en el maíz moderno. Los resultados de este trabajo ayudarán a la revisión de la taxonomía del género *Zea*, a definir áreas potenciales de distribución, a diseñar programas de conservación y a orientar los esfuerzos de mejoramiento genético del maíz.

Por ejemplo *Zea luxurians* y *Zea nicaraguensis*, que se distribuyen en áreas con una precipitación pluvial del orden de 2000 mm anuales poseen genes de resistencia a inundaciones, los cuales les dan la capacidad de formar aerénquima en las raíces (Mano y Omori, 2007; Mano et al., 2009). Se espera que el teocintle de San Felipe Usila, Oaxaca, donde llueve cerca de 4000 mm anuales, pueda también ser una fuente de alelos para prosperar en situación de inundaciones. Nault (1983) encontró que *Zea perennis* y *Zea diploperennis* tienen resistencia a varios virus que atacan al maíz. Por otra parte, una de las pocas fuentes de tolerar a *Striga* spp., una planta parásita de las raíces del maíz, es *Zea diploperennis* (Rich y Ejeta, 2008). Se espera que las nuevas variantes descritas por Sánchez et al. (2011) y las consideradas en este estudio puedan representar fuentes importantes de alelos para el mejoramiento del maíz.

CONCLUSIÓN

El uso combinado de datos morfológicos, fisiológicos y climatológicos, así como los análisis multivariados, es una estrategia que permitió describir la gran complejidad de las relaciones entre las poblaciones de diferentes especies de teocintle y de varias zonas geográficas de México y América Central. De manera especial, los análisis canónicos facilitaron la identificación de la temperatura y el fotoperíodo

como las variables climáticas de mayor relevancia. Los análisis revelaron patrones morfológicos, fisiológicos y geográficos bien definidos. La raza Balsas mostró la mayor diversidad morfológica y de adaptación, mientras que dentro de la subsp. *mexicana* existe una clara separación de las razas Chalco, Nobogame, y Durango. Sin embargo, *Zea luxurians* de Oaxaca se separa del resto de teocintles con la mayor distancia.

Es necesario contar con datos moleculares con una cobertura completa del genoma, para –en conjunto con los datos morfo-fisiológicos y ecogeográficos– definir los límites de especies, subespecies y razas de teocintle. Sin embargo, es posible indicar que *Zea nicaraguensis* debe considerarse una subespecie de *Zea luxurians*, mientras que *Zea luxurians* de Oaxaca y *Zea diploperennis* de Huajicori, Nayarit son taxa diferentes. Asimismo se apoya la idea de reconocer a Durango como una raza independiente de Mesa Central y dividir *Zea mays* subsp. *parviglumis* en al menos dos razas.

LITERATURA CITADA

- Anderson, E. y H. C. Cutler. 1942. Races of *Zea mays*. I. Their recognition and classification. Ann. Missouri Bot. Gard. 29: 69-88.
- Anónimo. 2004. SAS/STAT® 9.1 User's Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc. 5121 pp.
- Anónimo. 2008. Capital natural de México. Vol. 1. Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 620 pp.
- Doebley, J. F. 1983a. The maize and teosinte male inflorescence: A numerical taxonomic study. Ann. Missouri Bot. Gard. 70: 32-70.
- Doebley, J. F. 1983b. The taxonomy and evolution of *Tripsacum* and teosinte, the closest relatives of maize. In: Gordon, D. T., J. K. Knoke, L. R. Nault y R. M. Ritter (eds.). Proceedings International Maize Virus Disease Colloquium and Workshop, 2-6 August 1982. The Ohio State University, Columbus, Ohio Agricultural Research and Development Center. Wooster, Ohio, USA. pp. 15-28.
- Doebley, J. F. 1990. Molecular systematics of *Zea* (Graminae). Maydica 35: 143-150.
- Doebley, J. F., M. M. Goodman y C. W. Stuber. 1984. Isoenzymatic variation in *Zea* (Gramineae). Syst. Bot. 9: 203-218.
- Doebley, J. F. y H. H. Iltis. 1980. Taxonomy of *Zea* (Gramineae) I. A subgeneric classification with key to taxa. Amer. J. Bot. 67: 982-993.
- Eastman, J. R. 2012. Idrisi Selva Manual. Clark University. Worcester, Massachusetts, USA. 322 pp.
- Iltis, H. H. y J. F. Doebley. 1980. Taxonomy of *Zea* (Gramineae). II. Subspecific categories in the *Zea mays* complex and a generic synopsis. Amer. J. Bot. 67: 994-1004.

- Iltis, H. H. y B. F. Benz. 2000. *Zea nicaraguensis* (Poaceae), a new teosinte from Pacific coastal Nicaragua. *Novon* 10: 382-390.
- Manly, B. F. J. 1997. Randomization, Bootstrap and Monte Carlo methods in biology. Chapman and Hall. London, UK. 399 pp.
- Mano, Y. y F. Omori. 2007. Breeding for flooding tolerant maize using “teosinte” as a germplasm resource. *Plant Root* 1: 17-21.
- Mano, Y., F. Omori, C. H. Loaisiga y R. Mck Bird. 2009. QTL mapping of above-ground adventitious roots during flooding in maize x teosinte “*Zea nicaraguensis*” backcross population. *Plant Root* 3: 3-9.
- Nault, L. R. 1983. Origins of leafhopper vectors of maize pathogens in Mesoamerica. In: Gordon, D. T., J. K. Knoke, L. R. Nault and R. M. Ritter (eds.). *Proceedings International Maize Virus Disease Colloquium and Workshop*, 2-6 August 1982. The Ohio State University, Ohio Agricultural Research and Development Center. Wooster, Ohio, USA. pp. 75-82.
- Rich, P. J. y G. Ejeta. 2008. Towards effective resistance to *Striga* in African maize. *Plant Signal Behav.* 3(9): 618-621.
- Rohlf, F. J. 2009. NTSYSpc: Numerical taxonomy and multivariate analysis system. Ver. 2.2. Exeter Software. Setauket, New York, USA. 42 pp.
- Sánchez G., J. J. 2011. Diversidad del maíz y el teocintle. Informe del proyecto: “Recopilación, generación, actualización y análisis de información acerca de la diversidad genética de maíces y sus parientes silvestres en México”. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 98 pp. Consulta 5 de agosto de 2013. (<http://www.biodiversidad.gob.mx/genes/proyectoMaices.html>).
- 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. Ruiz C., S. Carvajal, F. Aragón C., V. H. Chávez T., M. M. Morales R. y R. Barba-González. 2011. Three new teosintes (*Zea* spp., Poaceae) from México. *Amer. J. Bot.* 98 (9): 1537-1548.
- Sánchez G., J. J., T. A. Kato Y., M. Aguilar S., J. M. Hernández C., A. López R. y J. A. Ruiz C. 1998. Distribución y caracterización del teocintle. Libro Técnico Núm. 2. Centro de Investigación Regional del Pacífico Centro, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. México, D.F., México. 150 pp.
- Wilkes, H. G. 1967. Teosinte: the closest relative of maize. The Bussey Institution of Harvard University, USA. 159 pp.
- Wishart, D. 2006. Clustan Graphics Primer: A guide to cluster analysis. Clustan Limited. Edinburgh, UK. 67 pp.

Recibido en octubre de 2013.

Aceptado en diciembre de 2014.

APÉNDICE.

Localización geográfica de las accesiones usadas en el estudio, clasificación en razas y especies y claves usadas en los dendrogramas de las figuras 2, 3 y 4.

Raza/Especie	Clave	Lugar	Municipio	Estado	Altitud	Latitud	Longitud	Accesión
Balsas	BA_El_Sauz	El Sauz	Minatitlán	Colima	1103	19.441	103.984	JSG-LCL-554
Balsas	BA_A_Grandes	Amates Grandes	Canuto A. Neri	Guerrero	1110	18.388	100.128	JSG-RMM-LCL-511
Balsas	BA_El_Rincón	El Rincón	Chilpancingo	Guerrero	740	17.287	99.483	JLNCM-654
Balsas	BA_Plan_Timbres	Plan de los Timbres	Huitzco	Guerrero	1183	18.253	99.234	JLNCM-643
Balsas	BA_Ixcateopan	Ixcateopan	Ixcateopan	Guerrero	1890	18.505	99.784	JSG-RMM-LCL-495
Balsas	BA_T_Colorada	Km 1 Tierra	Juan R.	Guerrero	300	17.172	99.544	JSG-RMM-LCL-568
Balsas	BA_El_Salado	Colorada-Acapulco	Escudero	Guerrero	1150	17.397	99.437	JLNCM-657
Balsas	BA_Olinala	El Salado	Mochitlán	Guerrero	1580	17.76	98.774	JLNCM-646
Balsas	BA_Llano_	Vista Hermosa	Olinalá	Guerrero	1524	18.5	99.909	JLHNM-664
Balsas	Merced	Llano de la	Pedro A.	Guerrero				
Balsas	BA_V_Hermosa	Merced-Ixcapanea	Alquisiras	Quechultenango	1020	17.454	99.21	JLNCM-649
Balsas	BA_Tecoanapa	Vista Hermosa-Colotlpa	Quechultenango	Guerrero				
Balsas	BA_Tecoanapa	Colotlpa	Tecoanapa	Guerrero	590	16.982	99.283	JSG-RMM-LCL-487
Balsas	BA_Zacatlancillo	Los Saucitos-Tecoanapa	Tecoanapa	Guerrero	1746	18.417	99.968	JLHNM-661
Balsas	BA_Quexpan	Zacatlancillo	Teloloapan	Guerrero	1139	20.611	104.226	JSG-467
Balsas	BA_San_Lorenzo	Quexpan-Las Raices	Ameca	Jalisco				
Balsas	BA_Carboneras	Guachinango	Ejutla	Jalisco	984	19.945	103.995	RMM-3
Balsas	BA_Carboneras-El	Carboneras-El Tablillo	Guachinango	Jalisco	1153	20.786	104.543	JSG-LCL-JRP-702

Raza/Especie	Clave	Lugar	Municipio	Estado	Altitud	Latitud	Longitud	Accesión
Balsas	BA_Gauchinango	Km8 Gauchinango- La Ciénega	Guachinango	Jalisco	1442	20.626	104.418	JSG-LCL-704
Balsas	BA_El_Saucito	El Saucito	Jilotlán de los Dolores	Jalisco	1460	19.293	103.081	JSG_Y_LOS-142
Balsas	BA_La_Lima	La Lima	Tolimán	Jalisco	1450	19.528	104.064	RMM-11
Balsas	BA_Los_Cimientos	Los Cimientos	Villa Purificación	Jalisco	552	19.704	104.819	JSG-RMM-LCL-546
Balsas	BA_La_Cofradía	La Cofradía 2km al E	Villa Purificación	Jalisco	635	19.772	104.843	JSG-RMM-LCL-548
Balsas	BA_Huixtitla	Huixtitla	Amatepec	México	1008	18.641	100.357	JSG-LCL-674
Balsas	BA_K8_Zulhuapan	K8 Zulhuapan	Otzoloapan	México	1178	19.148	100.355	JSG-RMM-LCL-534
Balsas	BA_Santo_Tomas	Santo Tomás de los Santo Tomás Plátanos	Tingambato	México	1345	19.179	100.255	JSG-LCL-676
Balsas	BA_P_Gallos	El Salitre-Plaza de Gallos	Tejupilco	México	958	18.842	100.238	JSG-RMM-LCL-523
Balsas	BA_K106_Toluca	K106 Toluca Altamirano	Tejupilco	México	1422	18.899	100.181	JSG-RMM-LCL-524
Balsas	BA_Parotas-SFA	Las Parotas-San F. de Asís	Tlaltaya	México	834	18.61	100.272	JSG-LCL-672
Balsas	BA_P_de_la_Cruz	Puerto de la Cruz	Carácuaro	Michoacán	870	18.963	101.058	JSG-RMM-LCL-517
Balsas	BA_Quenchendio	Quenchendio	Huetamo	Michoacán	635	18.805	100.946	JSG_Y_RMM-458
Balsas	BA_El_Potrero	El Potrero	Huetamo	Michoacán	654	18.82	100.916	JSG_Y_RMM-457
Balsas	BA_K80_Huetamo	K80 Huetamo-Villa Nocupéitaro	Madero	Michoacán	832	19.063	101.283	JSG-RMM-LCL-514

Apéndice. Continuación.

Raza/Especie	Clave	Lugar	Municipio	Estado	Altitud	Latitud	Longitud	Accesión
Balsas	BA_Chupio	Ojo de Agua de Chupio	Tacámbaro	Michoacán	1219	19.146	101.43	JACV-T-082
Balsas	BA_Taretan	Col. Emiliano Zapata	Taretan	Michoacán	1170	19.344	101.944	JSG-RMM-558
Balsas	BA_Tafetan	3 km N de Tafetan	Tzitzio	Michoacán	684	19.443	100.902	JACV-T-049
Balsas	BA_Queretanillo	Queretanillo	Tzitzio	Michoacán	1342	19.551	100.918	JSG-RMM-LCL-539
Balsas	BA_Nananchi	Cerro Nananchi	Jonacatepec	Morelos	1400	18.672	98.831	DMA-2008-1
Balsas	BA_Amatlan_M	Amatlán de Quetzalcóatl	Tepoztlán	Morelos	1654	18.975	99.03	JSG-RMM-LCL-474
Balsas	BA_El_Rodeo	El Rodeo	San Jerónimo	Oaxaca	982	16.349	97.021	JSG-RMM-LCL-486
Balsas	BA_SC_Honduras	San Cristóbal Honduras	Coatlán	San Jerónimo	1272	16.324	97.033	JSG-RMM-LCL-483
Chalco	CH_Xochimilco	Xochimilco	Xochimilco	Distrito Federal	2200	19.275	99.1	CIM11362
Chalco	CH_Zoyatzingo	San Antonio Zoyatzingo	Amecameca	México	2480	19.082	98.776	JSG-RMM-LCL-476
Chalco	CH_Chapultepec	Chapultepec	Chapultepec	México	2595	19.203	99.566	LCL-471
Chalco	CH_Cocotitlan	K1 Cocotitlán-Juchitepec	Cocotitlán	México	2280	19.218	98.869	JSG-RMM-LCL-480
Chalco	CH_SM_Cuijingo	San Matías Cuijingo	Juchitepec	México	2485	19.079	98.845	JSG-JMHC-634
Chalco	CH_Los Reyes	Los Reyes la Paz	La Paz	México	2200	19.35	98.98	CIM11400
Chalco	CH_El_Pedregal	El Pedregal	Ocoyoacac	México	2592	19.258	99.467	JSG-JMHC-614
Chalco	CH_La_Purificación	La Purificación	Texcoco	México	2280	19.53	98.843	CIM27215

Raza/Especie	Clave	Lugar	Municipio	Estado	Altitud	Latitud	Longitud	Accesión
Chalco	CH_Boyeros	San Martín	Texcoco	México	2254	19.495	98.921	JSG-JMHC-639
Chalco	CH_Tlaltecahuacan	Netzahualcoyotl	Tlalmanalco	México	2470	19.155	98.775	JSG-JMHC-637
Chalco	CH_L_Cardenas	San Antonio	Erongarícuaro	Michoacán	2410	19.681	101.736	JSG-LCL-559
Chalco	CH_Opopeo	Tlaltecahuacan	Salvador	Michoacán	2225	19.422	101.61	JSG_Y_RMM-463
Chalco	CH_SN_Buenos_Aires	Lázaro Cárdenas	Escalante	San N. Buenos Aires	2388	19.171	97.557	JSG-JMHC-626
Chalco	CH_SN_Ranchos	Opopeo	San Nicolás de los Ranchos	Puebla	2475	19.086	98.489	JSG-437
Chalco	CH_Independencia	Buenos Aires	San Nicolás de los Ranchos	Puebla	2670	19.074	97.431	JSG-JMHC-629
Chalco	CH_Tlaxcala	Independencia	San Francisco	Thachichuca	2311	19.16	98.186	JSG-JMHC-631
Durango	DU_F_Villa	Tenancingo	Tenancingo	Tlaxcala	1875	24.085	104.486	JSG_Y_RMM-429
Durango	DU_SJ_Tuitan	Francisco Villa	Durango	Durango	1870	24.042	104.28	JSG-SRV-EAM-705
Durango	DU_Calabacillas	Nuevo	Calabacillas-SJ de Tuitán	Nombre de Dios	1860	24.024	104.3	JSG-SRV-EAM-708
Huehuetenango	HU_Jacaltenango	San José de Tuitán	Jacaltenango	Durango	1300	15.667	91.75	CIM9479
Huehuetenango	HU_El_Tablon	km1.5 S.A. Huista	Tuitán	Huehuetenango	1225	15.673	91.792	WTS-H1
Huehuetenango	HU_Monajil	Jacaltenango	Calabacillas-SJ de Jacaltenango	Huehuetenango	1025	15.692	91.818	WTS-H2
		El Tablón	El Tablón	San Antonio				
		Monajil-Buxup	Santa Ana	Huista				

Apéndice. Continuación.

Raza/Especie	Clave	Lugar	Municipio	Estado	Altitud	Latitud	Longitud	Accesión
Mesa Central	MC_M_Doblado	Ciudad Manuel Doblado	Manuel Doblado Guanajuato	1710	20.727	101.949	CIM11365	
Mesa Central	MC_Uriangato	Uriangato	Guanajuato	1880	20.169	101.156	JSG_Y_RMM-447	
Mesa Central	MC_El_Salteador	El Salteador	Yuriria	Guanajuato	2023	20.14	101.073	JSG-LCL-JGRF-586
Mesa Central	MC_S_Jerónimo	San Jerónimo	Ayotlán	Jalisco	1597	20.421	102.347	JSG-465
Mesa Central	MC_Poncitlán	Km 2 Poncitlán-Ahuatlán	Zapotlán del Rey	Jalisco	1550	20.403	102.904	JSG-LCL-689
Mesa Central	MC_Malinalco	Ruinas de Malinalco	Malinalco	México	1901	18.953	99.503	JSG-RMM-LCL-473
Mesa Central	MC_San_Cristóbal	San Cristóbal	Chucándiro	Michoacán	1848	19.956	101.317	JSG-LCL-565
Mesa Central	MC_Changuitiro	Changuitiro	Churintzio	Michoacán	1910	20.075	102.06	JSG_Y_RMM-438
Mesa Central	MC_Churintzio	Cerro Churintzio	Churintzio	Michoacán	1950	20.157	102.06	JSG-426
Mesa Central	MC_Km334_	K334.5 Morelia-Churí	Churintzio	Michoacán	2055	20.077	101.976	JSG-LCL-566
Mesa Central	MC_Cojumatlán	5-7 km SW Cojumatlán	Cojumatlán de Régules	Michoacán	1700	20.114	102.896	JSG_Y_LOS-75
Mesa Central	MC_SA_Maíz	San Agustín del Maíz	Copánaro	Michoacán	1855	19.891	101.179	JSG_Y_RMM-450
Mesa Central	MC_C_Hidalgo	Cd. Hidalgo-Morelia	Hidalgo	Michoacán	2102	19.686	100.633	JSG-RMM-LCL-536
Mesa Central	MC_El_Salitre	El Salitre	Ixtlán	Michoacán	1574	20.153	102.364	JSG-427
Mesa Central	MC_V_Jiménez	Villa Jiménez-La Estancia	Jiménez	Michoacán	2012	19.927	101.717	JACV-T-018

Raza/Especie	Clave	Lugar	Municipio	Estado	Altitud	Latitud	Longitud	Accesión
Mesa Central	MC_Penjamillo	Penjamillo de Degollado	Penjamillo	Michoacán	1775	20.103	101.947	JSG_Y_RMM-440
Mesa Central	MC_Batuecas	Batuecas	Puruándiro	Michoacán	2186	20.035	101.469	JSG_Y_RMM-444
Nabogame	NO_Tejamanil	Arroyo Tejamanil-La Rinconada	Guadalupe y Calvo	Chihuahua	1920	26.228	106.962	JSG-SRV-604
Nabogame	NO_Tarahumares	Tarahumares	Guadalupe y Calvo	Chihuahua	1951	26.223	106.932	JSG-SRV-606
Nicaragua	ZN_Nicaragua	5.3 km E Apacunca	Villanueva	Chinandega	15	12.874	86.914	CIM13451
Zea diploperennis	ZD_Las_Joyas	Las Joyas	Cuauitlán G. Barragán	Jalisco	1870	19.591	104.278	JSG-RMM-LCL-551
Zea diploperennis	ZD_San_Miguel	San Miguel Cuzalapa	Cuauitlán G. Barragán	Jalisco	2250	19.533	104.217	CIM1.0003
Zea diploperennis	ZD_Charco_Verde	San Andrés Milpillas-Charco Verde	Huajicori	Nayarit	1410	22.851	105.122	JLVTKV-717
Zea diploperennis	ZD_SAM_Mesa	San Andrés Milpillas-Arroyo La Mesa	Huajicori	Nayarit	1392	22.857	105.107	JLVTKV-719
Zea diploperennis	ZD_Embocada	San Andrés Milpillas-La Embocada	Huajicori	Nayarit	1393	22.87	105.105	JLVTKV-720
Zea luxurians	ZL_C_Orellana	Finca Carlos Orellana Pinto	Monjas	Jalapa	982	14.538	89.89	WTS-G6
Zea luxurians	ZL_Aldea_Damian	Aldea Damián	San M. Chaparrón	Jalapa	1037	14.53	89.825	WTS-G7
Zea luxurians	ZL_Agua_Blanca	Km 162 Agua Blanca	Agua Blanca	Jutiapa	895	14.526	89.663	WTS-G3
				Blanca-Ipala				

Apéndice. Continuación.

Raza/Especie	Clave	Lugar	Municipio	Estado	Altitud	Latitud	Longitud	Accesión
<i>Zea luxurians</i>	ZL_Las_Majadas	Rancho de Los López	Jutiapa	Jutiapa	878	14.247	89.875	WTS-G1
<i>Zea luxurians</i>	ZL_Tambor593	Arroyo Tambor	San Felipe Usila	Oaxaca	83	17.944	96.462	JSG-593
<i>Zea luxurians</i>	ZL_Tambor_87	Arroyo Tambor	San Felipe Usila	Oaxaca	80	17.935	96.468	FAC-P-87
<i>Zea perennis</i>	ZP_P_Ancha	Piedra Ancha	San Gabriel	Jalisco	2140	19.635	103.58	JSG-LCL-694
<i>Zea perennis</i>	ZP_La_Mesa	Loma de La Mesa	Zapotlán el Grande	Jalisco	2174	19.635	103.567	JSG-LCL-695
<i>Zea perennis</i>	ZP_El_Fresno	El Fresno	Ziracuaretiro	Michoacán	1380	19.418	101.911	CIM29379
<i>Zea perennis</i>	ZP_El_Fresno712	Morelia-Uruapan Km379	Ziracuaretiro	Michoacán	1385	19.417	101.938	JSG-LCL-JRP-MMR-712