

Hibridación entre teocintle y maíz en la Ciénega, Jal., México: propuesta narrativa del proceso evolutivo

Fausto R. Inzunza Mascareño¹

Resumen

La hibridación natural entre teocintle y maíz en parcelas comerciales en la Ciénega de Jalisco, México, es un problema productivo en ciernes, ahí se observa una amplia gama de variantes morfológicas intermedias entre las subespecies referidas, cuyo análisis sirvió de base para elaborar una propuesta narrativa del proceso evolutivo de *Zea mays ssp. mays*.

El postulado básico del trabajo es que todas las formas morfológicas producto del cruzamiento observadas en Poncitlán Jal., pertenecen a la misma subespecie, posiblemente *Zea mays ssp. mexicana*, y que la variación observada la constituyen pasos evolutivos entre teocintle y maíz, en los que se buscó un principio de continuidad que ilustre cómo se transformó la figura y muestre las fuerzas principales que hicieron emerger las nuevas formas.

Se describe el cambio drástico en proyección ortogonal de teocintle que pasa de circular a elíptica, cambio denominado anamorfosis, proceso que modifica la superficie en contacto con la gravedad, modificando la gravimorfogénesis y deriva en pérdida de ramas y fusión de protomazorcas en mazorcas integradoras, lo cual se supone producto de fuerzas contrapuestas: gravedad y creciente síntesis de fitohormonas en los meristemos apicales. Se sugiere que una posible causa de la anamorfosis sea el estrés oxidativo en llanuras lacustres y valles aluviales por efecto del ácido sulfhídrico.

Palabras clave: *Zea mays ssp.*, *mays*, teocintle, *mexicana*, *parviglumis*, maíz silvestre, efecto ambiental extremo, anamorfosis, formas morfológicas.

Hybridization between teosinte and maize in the Ciénega, Jal., México: a narrative proposal on the evolutionary process

Abstract

Natural hybridization between teosinte and maize in commercial fields in the Ciénega de Jalisco, México, is a recent and growing problem. There is a wide range of intermediate morphological variants between teosinte and maize. The basic premise of this work, is that all different kinds of morphological forms achieved by crossbreeding in Poncitlán Jal., belong to the same subspecies; possibly *Zea mays ssp. mexicana*. Another fundamental premise is that these morphological variations represent different steps of the evolutionary process between teosinte and maize. In this article, I seek the principle of continuity that illustrates how the shape of the teosinte and maize changed, and what forces acted upon the plants to produce this new shape.

The drastic change in the shape of the orthogonal projection from circular (teosinte) to elliptical (maize) is defined as anamorphosis. Since the amount of surface under the effect of gravity can modify gravimorphogenesis, anamorphosis is vital to our understanding of the evolutionary process. The effect of gravity can reduce

¹ Profesor-Investigador uach, Centro Regional Universitario Occidente (cruo), Guadalajara, Jal., z82inmaf@uco.es; faustoinzunza@gmail.com

the number of branches and lead to the fusion of several pre-corncoobs into a macro-corncob. This macro-corncob is product of the combination of opposite forces: gravity, and plant hormones in the meristem. I also suggest the possibility that anamorphosis is caused by the oxidative stress produced by hydrogen sulfide present in lacustrine plains and alluvial fans.

Keywords: *Zea mays* ssp., *mays*, teosinte, *mexicana*, *parviglumis*, wild.

Introducción

La hibridación natural actual entre teocintle y maíz en la Ciénega de Chapala se está convirtiendo en un problema de competencia por la alta incidencia de cruzamientos en los lotes comerciales de maíz, en los cuales se observa una amplia gama de formas intermedias entre dichas especies, lo que a su vez permitió realizar colectas y sistematizar dicha variación en atención a una determinada lógica evolutiva fundamentada en bibliografía reciente del tema, la cual se presenta en este artículo.

En entrevistas a productores se consignó que dicho problema se detectó hace menos de una década y se supone provenga de Ayotlán y San Jerónimo, iniciando en parcelas ubicadas en llanos al pie de cerros, y se considera generalizado desde hace seis o siete años; mientras que en Poncitlán se presentó durante los últimos dos ciclos agrícolas, llegando a declarar lotes siniestrados por la alta incidencia de los cruzamientos que ocasiona bajo rendimiento y grano de maíz fuera de tipo.

Algunas formas de control del teocintle invasivo parecen estar ocasionando una mayor dispersión de éste, en tanto se incorpora ganado a los lotes siniestrados o se entresaca de las parcelas planta, por lo cual se está optando por hacer rodetes dentro de los espacios cultivados y quemarlos al fin del ciclo agrícola, práctica que redundará en incremento del costo de producción por la mano de obra requerida para los entresagues. También se hacen aplicaciones de herbicidas desecantes al teocintle germinado al inicio del temporal, aunque éste germina en forma consecutiva durante todo el ciclo agrícola, siendo específico del ciclo primavera-verano pues no se presenta en otoño-invierno con trigo.

Igualmente se reporta que dichos cruzamientos se dan con todos los híbridos de maíz y son más evidentes en los municipios de Jamay, La Barca, Ocotlán y Poncitlán, atribuyendo la dispersión de la semilla de teocintle a los movimientos de trilladoras y ganado.

A la par de la importancia de la problemática agronómica ya descrita, la observación del fenómeno de cruzamiento natural entre teocintle y maíz representa una oportunidad para documentar fotográficamente y describir «aun cuando sólo sea de manera cualitativa y más con fines de entendimiento del problema» la variación morfológica de las diversas expresiones dominantes producto del cruzamiento y su posible causa, lo cual constituye el objetivo de este trabajo.

El proceso evolutivo de teocintle a maíz ha sido objeto de intenso estudio durante el siglo pasado y el presente, teniendo algunos de sus mayores exponentes a John Doebley, en el *Doebley Lab* del Departamento de Genética de la Universidad de Wisconsin en Madison, Takeo Ángel Kato Yamakake, del Colegio de Postgraduados, Campus Estado México, y J. de Jesús Sánchez González, del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad de Guadalajara.

En la figura 1 se sintetiza la problemática agronómica antes descrita asentando las referencias del sitio de colecta, la problemática en síntesis, las suposiciones en cuanto a las formas de dispersión, las generalidades biológicas de la especie, el manejo que se está intentando dar para su control y el posible origen geográfico del problema.

Materiales y métodos

El recorrido de observación de campo, entrevistas y colecta de material vegetativo se hizo a principios del mes de octubre de 2012 en potreros de la localidad de San Miguel Zapotitlán, en el municipio de Poncitlán, Jal., aunque la mayor proporción del material colectado se obtuvo del potrero La Güeyera, alrededor de las coordenadas 20°25'42.7" N y 103°00'31.6" W bajo la guía y comentarios del productor propietario Roberto Castellanos.

La diversidad morfológica expuesta por el material vegetativo producto de las cruces naturales teocintle-maíz fue muy amplia, tanto en forma como en

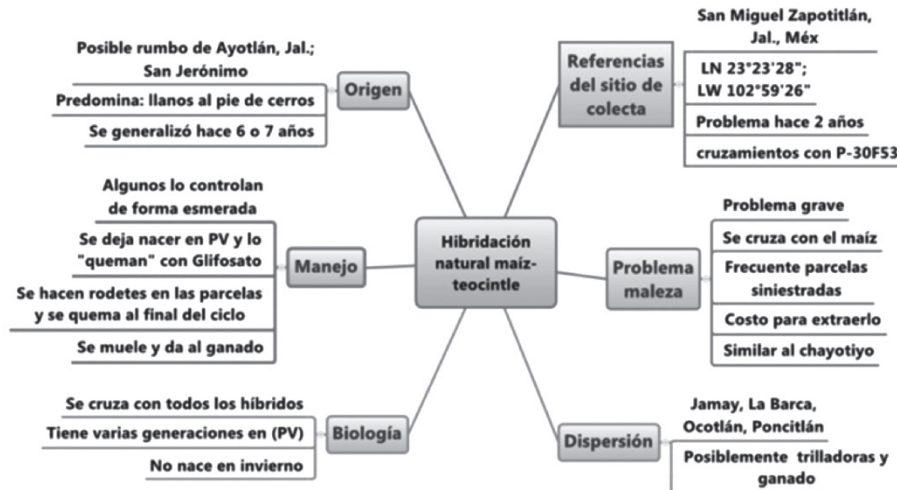


Fig. 1 Problemática del cruzamiento entre teocintle y maíz en la Ciénega de Chapala en 2012.



Fig. 2. Morfología dominante en el cruzamiento natural teocintle-maíz.

tamaño, dominan las plantas que exhibían ramas laterales, aunque con muy diversas alturas como puede apreciarse en las fotografías de la fig. 2.

La diversidad observada fue muy alta, sobre todo en las formas de mazorca presentes que iban desde el típico fruto de teocintle de dos hileras de granos «de aquí en delante protomazorca», hasta la mazorca normal del híbrido de maíz sembrado en la parcela, en este caso el P30F53 (Pioneer Hi-Bred Int.) (fig. 3).

Este trabajo parte del postulado de que todas las formas morfológicas observadas en el sitio de colecta en San Miguel Zapotitlán, Jal., pertenecen a la misma subespecie, posiblemente *Zea mays* ssp. *mexicana*,

dado que una limitante del trabajo fue la falta de identificación taxonómica, aspecto importante para rebasar el carácter descriptivo y de propuesta narrativa de hipótesis. La gama de variación tiene mayor similitud con la subespecie de *Zea* referida, ya que: a) no se observan espigas profusamente ramificadas; b) no hay emisión de minúsculos estigmas sésiles al tallo, y c) la generalidad de los individuos no denota robustez de porte, característica propia de *Zea mays* ssp. *parviglumis*.

Para conceptuar dicha variación se partió de las observaciones de Beadle (1972), citado por Doebley (2004), quien señala que al cultivar una población F_2



Fig. 3. Variación de mazorca en el cruzamiento natural teocintle-maíz.

de 50 mil plantas de una cruce entre teocintle y maíz, Beadle encontró que «alrededor de 1 en 500 de las plantas F_2 fue idéntica a teocintle y aproximadamente 1 en 500 a maíz», de donde suponemos que al ordenar las plantas en un continuo evolutivo se tendrá: a) como menos diferenciadas las parecidas al teocintle, es decir, plantas en roseta con múltiples tallos y protomazorcas distribuidas a lo largo de los mismos, que para el caso también fueron escasas; b) en una posición intermedia estaría la amplia representación de plantas altas y ramificadas con protomazorcas a lo largo de cada rama como las mostradas a la derecha en la fig. 2, y c) en el extremo de mayor similitud al maíz estarían las plantas no ramificadas con mazorcas de apariencia sésil, con pedúnculo corto o sin éste en el tallo. En los tres casos se colectaron y fotografiaron ejemplares utilizados en este artículo.

Teniendo una idea de la secuencia evolutiva de las formas encontradas se procedió a preguntarse en base a D'Arcy Thompson (2011): a) ¿cuál es el principio de continuidad propio de estas formas?; b) ¿de qué manera se deformó la figura de las plantas al pasar de menos evolucionada a más evolucionada?; c) ¿cuáles son las fuerzas principales que suponemos hicieron emerger las nuevas formas y cuál fue la dirección de cada fuerza en la transformación? Para lo cual se consideró tanto la proyección vertical como ortogonal de las figuras, es decir, vistas frontal (alzado) y superior.

Establecido el planteamiento respecto a las fuerzas que se supuso dominantes en la transición morfológica de teocintle a maíz, se procedió a tratar de explicar, apoyados en la datación climática de

Hufford, M. B (2012), la posible causa predominante que detonó la modificación en la magnitud de dichas fuerzas y por tanto en la transformación de unas formas en otras en el proceso evolutivo, las cuales habrían actuado en principio sobre teocintle y posteriormente sobre las formas intermedias evolutivas como efecto ambiental extremo (eae) hasta llegar al maíz actual.

Finalmente, se describe una secuencia de los cambios morfológicos que se presume acontecieron en la transición de teocintle a maíz.

Como recurso cognitivo, el razonamiento metodológico de conjunto aporta a la siguiente hipótesis que la variación actual de maíz fue ocasionada en lo fundamental por incidencia ambiental sobre una misma base genética de matriz teocintle, en la que actuaron efectos ambientales extremos que generaron escasas variantes polimórficas de origen epigenético que fueron acumulándose en el proceso evolutivo a maíz, siendo éstos los productos originales, o maíz silvestre, que moldeó la naturaleza a partir de los cuales los pueblos mesoamericanos ancestrales domesticaron las Razas Indígenas Antiguas de maíz: Nal-Tel, Arrochillo, Palomero Toluqueño y Chapalote.

Resultados y discusión

Sobre la forma general de las variantes morfológicas

Para analizar conjuntamente las formas intermedias entre teocintle y maíz, se trazaron los perímetros en la vista frontal de los « momentos» inicial, intermedio y final evolutivos, así como las proyecciones ortogonales de cada tipo de variante, tal como se muestra en la fig. 4 de la cual se desprenden las siguientes observaciones:

El paso de teocintle a formas ramificadas se caracteriza por un cambio drástico en la proyección ortogonal de las plantas, pues pasan de circular en las formas tipo roseta a elíptica en las formas ramificadas, lo cual persiste de manera marcada en el maíz moderno, acentuada inclusive por lo corto del eje menor y lo redondeado hacia los focos. Este cambio hacia proyección elíptica en las variantes ramificadas y la correspondiente a matriz maíz va acompañado de un incremento en altura, y posiblemente en masa, lo cual se deriva de una mayor elongación de los entrenudos. El incremento en tamaño en las formas intermedias va acompañado también de la no elonga-

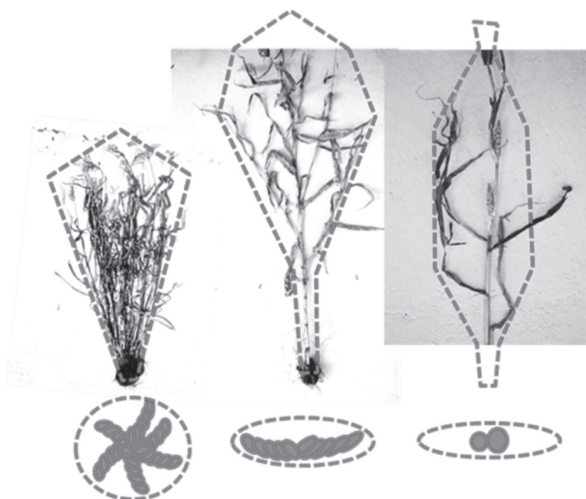


Fig. 4. Formas evolutivas de teocintle a maíz, arriba perímetros y abajo proyecciones.

ción de las ramas basales y las primeras laterales, es decir, inicia una simplificación de la ramificación que parece avanzar de la base al ápice hasta llegar a ser totalmente ausente en la matriz tipo maíz.

Otro cambio drástico en esta secuencia evolutiva se refiere al número y la forma de los frutos en cada una de las ramas, pues mientras en la matriz teocintle se apilan las protomazorcas en cada una de ellas proyectado radios, en las formas intermedias sólo se proyectan dos líneas de protomazorcas en ramilletes en las ramas alternas opuestas, frutos que frecuentemente se observan de mayor tamaño. En la matriz maíz se observa la conformación de únicamente dos pequeñas mazorcas aparentemente sésiles al tallo.

Principio de continuidad y fuerzas que lo rigen

El principio de continuidad propio de estas formas, evidente y observable a simple vista, se sintetiza en la anamorfosis del plano cartesiano de la proyección ortogonal acaecida entre las formas primarias tipo teocintle y las morfologías intermedias, así como la elongación de la proyección vertical que tiende a simplificar la estructura al reducir primero y evitar después las ramas en la misma, proceso que de forma paralela modifica drásticamente el número y tamaño de los frutos presentes en la secuencia evolutiva de formas, proceso que debió darse en confinamiento ambiental orográfico.

Ahora, teniendo una idea del principio de continuidad cabe preguntarse: ¿cuáles son las fuerzas

principales que conjeturamos hicieron emerger las nuevas formas y cuál fue la dirección de cada fuerza en la transformación?, lo cual abordamos enseguida.

Al darse la anamorfosis disminuye la superficie expuesta a la gravedad en cada uno de los individuos y con ello se modifica la gravimorfogénesis, entendida como la influencia de la gravedad en la forma de las plantas, de tal manera que podría suponerse que en las formas morfológicas intermedias y en las de matriz maíz se modifica la percepción de la gravedad y con ello la producción de señales entre células, lo cual suponemos modifica la incidencia de la gravedad como fuerza, con los siguientes efectos:

Reducción del número de meristemas que sintetizan fitohormonas al disminuir el número de ramas.

Incremento en la síntesis de auxinas en las ramas persistentes primero y en un tallo único después, lo cual posiblemente se relacione también con un incremento en la verticalidad de las ramas, lo cual está presente en su máxima expresión en las plantas de matriz maíz de tallo único.

Paulatina predominancia de los meristemas apicales en tanto se incrementa la producción de auxina en ellos, lo que a su vez inhibe la producción de esta fitohormona en las yemas laterales y por tanto su crecimiento.

De estas observaciones se puede suponer que la segunda fuerza, actuando en sentido contrario a la gravedad, sería la creciente síntesis de fitohormonas en los meristemas apicales, que al establecer un gradiente de concentración dado el transporte basipetal, promueven el crecimiento vegetativo y reducen la tendencia de fructificar en la parte superior de la planta y a su vez inhiben el desarrollo de las yemas de las partes inferiores.

En resumen, es posible suponer que los cambios en incidencia individual de la gravedad en las plantas de teocintle por anamorfosis hayan contribuido en la síntesis de auxinas y con ello en toda la estructura de la planta, que habría evolucionado a formas intermedias más altas y robustas y que al incrementar sus niveles de fitohormonas dejaron de emitir ramas y redujeron el número y tamaño de los frutos, arribando a la mazorca moderna.

Posible causa de la anamorfosis

Aun cuando no todos los teocintles «ahíjan» con la

misma intensidad, y por tanto presentan formas distintas, es pertinente cuestionar para el caso: ¿qué ocasionó la anamorfosis o el cambio de proyección ortogonal circular a elíptica?, pregunta que requiere ser abordada a través de al menos otras tres interrogantes: a) ¿sobre qué especies actuó el proceso?; b) ¿en qué condición ambiental se llevó a cabo la especiación?, y c) ¿cuánto tiempo duró?

Doebley (2004), al analizar la genética de la evolución del maíz y en particular al comparar la frecuencia de isoenzimas en los alelos de diferentes teocintles y maíz establece que especies como *Zea luxurians*, *Zea diploperennis* y *Zea perennis* (especies perennes las dos últimas), están muy diferenciadas genéticamente del maíz, y agrega que las frecuencias de los alelos de *Zea mays ssp. mexicana* son similares a los de maíz, pero conservan diferencias, sin embargo en la especie «*Zea mays ssp. parviglumis* o teosinte Balsas, son esencialmente indistinguibles de las de maíz», (*ibidem*) de donde infiere que el teocintle Balsas está estrechamente relacionado con el maíz y lo postula como el progenitor probable del mismo. Con base en el autor antes citado, se presenta una síntesis del grado de parentesco genético entre el maíz y el grupo de teocintles (cuadro 1), en el cual se incluye a *Zea nicaragüensis* entre las especies del género *Zea* genéticamente distintas al maíz.

De lo dicho por Doebley (2004), se podría inferir que la anamorfosis actuó esencialmente sobre *parviglumis*, sin embargo al analizar la siguiente pregunta planteada en esta disertación: ¿en qué condición ambiental se llevó a cabo la especiación? y ver la distribución geográfica en México de las subespecies *Zea mays ssp. mexicana* y *Zea mays ssp. parviglumis*, planteada en Hufford, M. *et al.*, (2012), se observa que actualmente *mexicana* se distribuye claramente a lo largo del Eje Transversal Neovolcánico, mientras

que *parviglumis* se asocia a la Sierra Madre del Sur; y cuando estos autores modelan la distribución actual de las Razas Indígenas Antiguas, la Sierra Madre del Sur aparece asociada a la raza Nal-Tel, propia de condición tropical; mientras que el Eje Transversal Neovolcánico constituye una zona de traslape de las razas Arrocillo y Palomero Toluqueño, adaptadas a ambientes templados y secos; finalmente la Llanura Costera del Pacífico en su porción norte aparece asociada a la raza Chapalote, aunque en esta región se reporta escasa presencia de *Zea mays ssp. mexicana*.

Consecuencia de lo anterior surgen dos preguntas más, una teórica: ¿las Razas Indígenas Antiguas propias de zonas templadas (Arrocillo Amarillo y Palomero Toluqueño) se derivaron también de *parviglumis* o tuvieron su propio proceso evolutivo a partir de *mexicana*?; y otra metodológica ¿cuál fue el origen del maíz contra el que comparó Doebley (2004) y colegas, la frecuencia de isoenzimas en los alelos de diferentes teocintles, y qué condición ambiental representaba dicho material?, para con ello discernir si la similitud concluida entre el maíz usado para la comparación y *parviglumis* es particular, y de haber sido particular dicho material, acotar la conclusión a la relación entre *parviglumis* y Nal-Tel.

De cualquier forma, dada la similitud genética señalada por Doebley (2004) entre maíz y *mexicana* y la amplia distribución de la subespecie en el Eje Neovolcánico, es de esperar que tanto *mexicana* como *parviglumis* hayan estado sujetas a los mismos efectos ambientales extremos y cada una por su lado haya derivado en grupos de razas distintos, que aunque genéticamente similares, se han mantenido claramente diferenciados en relación con los nichos ecológicos que ocupan, aún en las zonas ecotónicas actuales como la Sierra Norte de Puebla (Fernández Brondo, 1977)

| Grupo | Especie/subespecie |
|--|--|
| <i>Zea mays ssp mays</i> | <i>Zea mays ssp mexicana</i> |
| | <i>Zea mays ssp parviglumis</i> Iltis y Doebley |
| | <i>Zea mays ssp huehuetenanguensis</i> |
| <i>Zea</i> (especies distintas a maíz dentro del genero <i>Zea</i>) | <i>Zea luxurians</i> |
| | <i>Zea diploperennis</i> |
| | <i>Zea perennis</i> |
| | <i>Zea nicaragüensis</i> |

Cuadro 1. Grado de parentesco genético entre maíz y teocintle, Doebley (2004).

Al inquirir sobre el ambiente asociado a la anamorfosis, en realidad nos preguntamos sobre cuáles efectos ambientales extremos son propios de cada ambiente, o cuál sería el efecto con más probabilidades de ser el candidato a provocar cambios tan drásticos y de tan amplia variación en la expresión de formas morfológicas de un mismo o muy similar genoma, y ligado al cuál está el *cuánto*, es decir, tendría que haber sido un efecto de larga duración que en la actualidad no se expresa con la misma intensidad que lo hizo mientras actuó a plenitud, pues aunque permanecen las provincias fisiográficas mexicanas donde aconteció el proceso y están presentes en el país las especies participantes, parecen no encontrarse en la naturaleza las formas morfológicas evolutivas silvestres derivadas de los teocintles.

Según Hanson M.A. *et al.* (1996) y Ross-Ibarra *et al.* (2009) citados por Hufford, M.B *et al.* (2012), las subespecies *parviglumis* y *mexicana* se han ido distanciando hace cerca de 60 mil años, al grado de ocupar las regiones geográficas distintas ya referidas, lo que las ubica con una antigüedad mucho mayor a la datada para el origen de la agricultura y la domesticación del maíz; por tanto expuestas por todo ese tiempo a las variaciones ambientales

De acuerdo con Correa-Metrio A. *et al.* (2012) y Holdell D. A. *et al.* (2008), citados por Hufford, M. B. *et al.*, (2012), en el período anterior a la domesticación de maíz entre 15 mil 500 y 10 mil años hubo un dramático aumento de la precipitación y temperatura en las latitudes bajas de América, y según Bernal J. P. *et al.* (2011) citado por *ibídem* (2012), hubo un nuevo cambio a climas secos y fríos entre 10 mil 300 y 8 mil 200 años; de donde es posible extraer importantes deducciones en relación con las preguntas antes planteadas en este inciso:

Ambas subespecies *parviglumis* y *mexicana*, estuvieron expuestas al menos por un período de 3 mil a 3 mil 500 años a condiciones climáticas diferentes a las actuales, en las que predominaron intensas precipitaciones y altas temperaturas.

De haberse dado el proceso evolutivo de teocintle a maíz entre 15 mil 500 y 10 mil años ap, éste se habría llevado a cabo en un ambiente de mayor humedad y temperatura que el actual.

De ser éstas las condiciones que detonaron la expresión de las diferencias morfológicas entre maíz

y teocintle, se infiere que tal variación deriva de un proceso no antropogénico, con una duración aproximada de 3 mil años.

Entre 10 mil 300 y 8 mil 200 años habría habido un retorno a climas secos, lo que modificaría las condiciones coadyuvantes al proceso evolutivo natural de los teocintles, ocasionando la disminución en intensidad del mismo o incluso su conclusión.

Si como sostienen Doebley (2004) y diversos autores, el maíz fue domesticado hace 9 mil años, entonces este proceso inicia cuando ya habría concluido el proceso de especiación y diferenciación morfológica de los teocintles, y el tipo morfológico de matriz maíz ya habría surgido, pudiendo ser considerado como el maíz silvestre que soportó el inicio de la domesticación, y *no los teocintles como tales* que no tendrían por qué haber sido consumidos en un período de precipitación abundante con ingesta vasta y diversa en flora y fauna, y tampoco después cuando ya habría un producto de alta concentración energética por unidad de volumen, integrado en pequeñas piezas de fácil transporte, con capacidad de autoreplicación al crecer aisladas del teocintle, pues de lo contrario éste habría dominado en los cruzamientos aleatorios, hecho que debió constituir el fundamento del origen de la agricultura.

El proceso de domesticación del maíz inicia en el inter de un período seco y frío, en donde cobra sentido ampliar la base alimenticia, en el cual los teocintles habrían evolucionado a formas similares a maíz, con manejo antropocéntrico capaz de preservar la herencia de los caracteres morfológicos adquiridos, por lo que la naturaleza proveyó en tiempos de humedad limitada lo que formó en tiempos de humedad abundante.

Una posible clave para dilucidar el origen y la causa de la anamorfosis presente en el proceso teocintle-maíz está en el hecho de que en México persisten actualmente comunidades aisladas de teocintle inalteradas, que no han evolucionado a maíz, incluso éstas no presentan el abanico de formas morfológicas propio del proceso evolutivo, según Doebley (2001), quien narra cómo una expedición científica encabezada por un eminente precursor de la investigación en teocintle, George Beadle, explora en 1971 parte de la cuenca del Río Balsas en busca de dichas formas, limitándose a la colecta de teocintle silvestre ante la

ausencia de las hipotéticas formas morfológicas naturales evolutivas.

Este hecho expresa que el proceso evolutivo no se dio de forma generalizada en las comunidades de teocintle existentes en la época en que aconteció, y que debió darse en espacios particulares con condiciones ambientales aisladas que proveyeran confinamiento ambiental, las que debieron reunir al menos los siguientes componentes: a) poblaciones de teocintle originalmente dispersas y posteriormente en masas puras con competencia completa; b) abundante precipitación; c) espacio topográfico plano con saturación cíclica, y d) presencia de fauna silvestre que incluyese en su ingesta el teocintle y actuara como dispersor cíclico.

Los posibles ecosistemas que debieron albergar estos componentes fueron los vasos lacustres con fluctuación dinámica asociada a la temporada de lluvias, lo cual si bien opera del todo para el Eje Neovolcánico, no hay porqué suponer que no haya estado presente en los valles aluviales y valles intermontanos de la Sierra Madre del Sur, y en mayor medida si observamos que la presencia de *parviglumis* en esta provincia fisiográfica claramente se asocia a riberas bañadas por ríos. El planteamiento aplica inclusive para la Llanura Costera del Pacífico, y en general, para áreas planas en cuencas exorreicas con inundación recurrente.

Con ello se concluiría que una tensión candidata asociada a la anamorfosis sería el estrés oxidativo por saturación hídrica en los perímetros lacustres de extensión variable, según la precipitación estacional.

Abiko *et al.* (2012) afirman: «Las inundaciones son un gran estrés ambiental que retarda seriamente el crecimiento y los rendimientos de muchos cultivos», y añade «La difusividad del gas es 10.4 veces más lenta en agua que en el aire, y el oxígeno disuelto en el agua se agota rápidamente por la respiración de las raíces de las plantas y microorganismos del suelo. Por tanto, el anegamiento del suelo conduce a la falta de oxígeno y al aumento de las toxinas del suelo reducido», siendo estas últimas el metano y el ácido sulfhídrico en concentraciones anuales cíclicas.

Dichos autores estudiaron las diferencias adaptativas a la saturación hídrica del suelo entre maíz y *Zea nicaragüensis* y refieren que éste a diferencia del maíz, forma aerénquima y una barrera en las raíces

que evita la pérdida de oxígeno radial, lo cual si bien no es extrapolable a *mexicana* y *parviglumis*, suscita interés por conocer en qué medida presentan dichas características y muestran algún tipo de adaptación al crecimiento en suelos inundados.

La toxicidad por ácido sulfhídrico, sería el candidato sugerido para ejercer en las plantas de teocintle lo que se ha denominado efecto ambiental extremo, que de forma recurrente y milenaria habría afectado a las poblaciones de teocintle, imprimiéndoles un ambiente tóxico no totalmente supresor de la vida dada la periódica renovación de las aguas, pero sí con la capacidad suficiente para ejercer una presión de selección que habría afectado la morfología de poblaciones de plantas, minimizando la superficie de contacto con el suelo-agua y cambiando con ello la proyección ortogonal de las plantas de teocintle de circular a elíptica.

Investigaciones recientes han mostrado que aplicaciones a nivel subletal de ácido sulfhídrico en maíz y frijol, entre otros cultivos, producen los siguientes efectos según Dooley F., Nair S., y Ward P. (2013) a) reducen el tiempo de germinación de las semillas e incrementan la masa absoluta de tejido en las raíces, tallos y hojas con efectos a nivel celular, y b) las células aumentan en número en lugar de tamaño lo que sugiere que las moléculas de H_2S están provocando división celular a través de algún proceso de señalización.

Sin embargo, al subir la concentración de ácido sulfhídrico su efecto en la planta es letal, de forma que este proceso en particular parece ejercer un efecto dual, operando como promotor primero y supresor después del crecimiento, según la concentración, que debió fluctuar de forma recurrente con el cambio de tamaño de los perímetros lacustres anegados de acuerdo a la variación del volumen de agua recibido o evaporado en el transcurso del año, y con ello incidir en la expresión morfológica de las especies que ahí crecían.

Con los elementos antes referidos se postula que la anamorfosis observada en la secuencia de formas morfológicas entre teocintle y maíz habría sido causada por efectos ambientales extremos, tal vez de ácido sulfhídrico en concentraciones cíclicas, actuando sobre comunidades de teocintle de las subespecies *mexicana*, *parviglumis* y *huehuetenanguen-*

sis, cuya semilla habría sido depositada por la fauna silvestre en vasos lacustres o llanuras inundables, las cuales habrían evolucionado a maíces silvestres específicos (*Zea mays ssp. mays*) cuya especificidad estaría soportada en el proceso ambiental actuante en el nicho ecológico que los confinaba; proceso millenario que se postula habría acaecido antes de la domesticación del maíz y surgimiento de la agricultura en Mesoamérica, actividad cuyo fundamento habría sido mantener el confinamiento de dicho material aislado del teocintle por acción antropogénica.

Transformaciones citológicas en la evolución de teocintle a maíz

En la biografía de John Doebley, elaborada por Brownlee (2004), se refiere que las preguntas centrales que dicho autor y su equipo de investigación plantearon para entender el proceso evolutivo de teocintle a maíz fueron ¿cuántos genes han contribuido a la evolución de cada rasgo nuevo?; ¿qué tipos de genes estaban involucrados?; ¿las alteraciones en estos genes afectan la función de la proteína o la expresión génica?, en las cuales está incluida una gama de alternativas que abarca desde posibles cambios en la estructura genética que incluyan nuevas funciones de las proteínas involucradas, hasta el solo cambio en la expresión génica por alguna alteración en el desarrollo del teocintle que únicamente ocasione cambios fisiológicos epigenéticos.

Para algunas de las características contrastantes entre las subespecies, como la presencia de ramas en las formas intermedias de teocintle y la ausencia (visible) de ellas en el maíz, la autora antes referida menciona que: «los investigadores dedujeron que las principales diferencias se encontraban en la región reguladora del gen en lugar de la región codificante de la proteína. Esencialmente, las dos especies producen la misma proteína que controla la ramificación, pero el maíz produce significativamente más, reduciendo efectivamente el número de ramas de la planta», comparación que evidentemente se refiere a plantas cruzadas con teocintle en las que domina la matriz maíz.

Zhao *et al.* (2008) identifican 21 genes candidatos del teocintle como posibles objetivos de la selección natural y 17 genes candidatos del maíz como posibles objetivos de la selección artificial durante la domes-

ticación, los cuales fueron seleccionados por presentar muy baja diversidad de secuencias en líneas endogámicas de maíz usadas para la comparación, igualmente observaron que los genes candidatos de domesticación se encuentran más frecuentemente que los genes candidatos de selección natural en los órganos reproductores.

Los autores antes citados refieren también que los genes reguladores controlan la expresión de los genes estructurales, lo cual puede estar asociado con la diversificación de la morfología de la planta.

Un relevante hecho sobre las diferencias citológicas entre teocintle y maíz estudiado ampliamente y descrito en Kato (2009), lo constituye el número de nudos cromosómicos en ambas subespecies, teniendo *Zea mays ssp. mexicana* un total de 42, de los cuales 27 (64%) se encuentran también en maíz en la misma posición de origen, y 15 (36%) únicamente los posee la subespecie *mexicana*, sin que haya ningún nudo cromosómico específico propio del maíz.

Esto significa que *en el proceso evolutivo de teocintle a maíz se simplificó la estructura citológica original propia del teocintle, lo cual se corresponde con la simplificación de la estructura morfológica descrita en este trabajo, por lo que es posible suponer que ambas transiciones debieron haberse dado de manera asociada y tal vez sean expresión del mismo fenómeno.*

Esto no aclara cuántos nudos cromosómicos dejan de estar presentes al alcanzar la supuesta etapa de maíz silvestre con confinamiento ambiental y cuántos se pierden propiamente en el proceso de domesticación del maíz con confinamiento humano, sin embargo el supuesto sostenido en esta narración es que la mayor parte debió haberse perdido por efecto ambiental extremo y por tanto, en confinamiento ambiental.

Kato (2009) menciona que hay evidencias de que los nudos cromosómicos son genéticamente activos y que indirectamente tienen la capacidad de controlar la expresión de los genes, y citando a Ananiev *et al.* (1998 b), refiere que los nudos poseen en su estructura los retrotransposones, los cuales participan en el control de la expresión génica al inhibir la transcripción o modificar su tiempo de acción.

Con ello es posible suponer que en el proceso evolutivo de teocintle a maíz, al simplificarse la estructura citológica del maíz silvestre confinado, pro-

ducto de dicho proceso, se haya reducido en éste la capacidad de expresar genes específicos aun cuando estén presentes en el genoma, carácter que mantiene en tanto no se vuelva a cruzar con teocintle o se exponga a ambientes extremos.

Expresión morfológica de maíz en ambientes extremos

Los fundamentos para comprender cómo responde citológicamente el maíz a las presiones ambientales los sentó la Dra. Bárbara McClintock, quien durante más de cinco décadas (1930-1980), estudió la forma de cómo se reestructura y hereda el genoma del maíz posterior a la incidencia de un factor ambiental extremo, en su caso la irradiación con rayos X, escribiendo en este período 76 artículos relacionados con la citología del maíz según los archivos del *Cold Spring Harbor Laboratory*, (cshl) NY.

Al inicio de la década de los cuarenta había alcanzado una síntesis sobre la forma de cómo se estabilizan los extremos rotos de los cromosomas de maíz después de estar expuestos al efecto ambiental irruptor, mecanismo que denominó «ruptura-fusión-puente» que regula patrones de unión no aleatorios, así como mutaciones masivas en algunos casos (McClintock, 1941) y confiere una fuente de variabilidad que puede relacionarse con la evolución de la especie (Fedoroff, 2012).

En los albores de la década de los cincuenta, laborando para el cshl, logró sintetizar conceptualmente el mecanismo que ocasiona el variegado (manchado) del maíz al ser irradiado con rayos X, así como la herencia del mismo, estableciendo que había secciones de adn en los genes del cromosoma cuya presencia inhibía la expresión de genes vecinos y dichas secciones eran de carácter ubicuo, denominadas Ds (*Dissociator*), las que podían transponerse a lo largo del cromosoma según la presencia o no de otras secciones de adn, a las que llamó Ac (*Activator*) (McClintock, 1950)

La observación del comportamiento conjunto de ambas secciones de adn llevó a la Dra. McClintock a la conclusión de que se trataba de elementos reguladores diferentes al resto de los genes, cuya acción confería un carácter dinámico a la expresión del genoma del maíz, aun cuando éste mantuviese la misma secuencia de nucleótidos, asociando una determinada organización de los genes a una determinada expresi-

sión génica, conclusión que generalizó de la siguiente forma: «el autor cree que el mecanismo que subyace al fenómeno de la variegación es básicamente el mismo en todos los organismos» (*Ibidem*).

De la misma forma la autora antes referida asoció el mecanismo de «ruptura-fusión-puente» con el comportamiento conjunto de las secciones de adn descritas, lo que resume así: «No puede haber ninguna duda que estos ‘desplazamientos espontáneos’ no son al azar con respecto a la ubicación de las roturas y fusiones. La perilla heterocromática y las regiones del centrómero están implicadas principalmente» (*Ibidem*).

Una trascendente conclusión fue que ambos mecanismos estaban relacionados con la aparición de múltiples locis mutantes, no presentes en los progenitores, lo que la Dra. McClintock resume así: «Se concluyó, por lo tanto, que, o bien una parte del mecanismo que se trate con el ciclo de la ‘ruptura-fusión-puente’ o algunas de las modificaciones estructurales que resultan fuera responsable de las condiciones que produjeron esta explosión» (*Ibidem*).

La Dra. McClintock resume su legado y la proyección del mismo en las siguientes palabras de su conferencia de Premio Nobel en 1983: «En el futuro, sin duda, la atención se centrará en el genoma, con una mayor apreciación de su importancia como órgano altamente sensible de la célula que monitorea las actividades genómicas y corrige los errores comunes, detecta eventos inusuales e inesperadas, y responde a ellos, a menudo por reestructuración del genoma. Sabemos acerca de los componentes de los genomas que podrían ponerse a disposición de dicha reestructuración. No sabemos nada, sin embargo, acerca de cómo la célula detecta peligro e instiga respuestas a ella que a menudo son verdaderamente notables.» (Fedoroff, 2012).

El descubrimiento de los «genes saltarines», como los llamara originalmente la autora seguida, ahora conocidos como transposones y retrotransposones, en cromosomas que no modifican la secuencia de nucleótidos, así como su modo de acción con relación a agentes que dañan el adn mediante estrés biótico o abiótico, dio pie al surgimiento de la epigenética, entendida como el estudio de los mecanismos que utilizan las células eucariotas para hacer una escisión ordenada de la secuencia del transposón, dada

una tensión ambiental específica, y su reinserción en otro segmento del cromosoma que termina por ocasionar una expresión fenotípica que no ocasionaba el genoma de la célula progenitora, que responda a la tensión enfrentada así como la forma como se hereda dicha variante a las generaciones futuras.

Según Fedoroff (2012), a la fecha se conoce que 85% del genoma del maíz está compuesto de secuencias de transposones y retrotransposones, lo que permite suponer haya existido una amplia manifestación de respuesta a los efectos ambientales extremos a los que debieron haber estado expuestos los teocintles, y que ahora posee como una de sus principales potencialidades la especie *Zea mays* ssp. *mays*.

Expresión morfológica de maíz en ambientes no limitativos

El razonamiento seguido hasta aquí supone que el proceso evolutivo de teocintle a maíz se dio en comunidades de teocintle confinadas en ambientes restrictivos en donde la vecindad de plantas ejercía interferencia entre ellas, entendida ésta como aquella condición en donde «el suministro de recursos es inferior a la capacidad colectiva para usarlos» (Loomis R., Connor D., 2002), de tal forma que dicho ambiente habría ejercido presión sobre las tasas de crecimiento y la morfología de las plantas individuales según se ha descrito anteriormente, de donde cabe preguntarse ¿cuánto de los cambios fenotípicos entre teocintle y maíz quedó a nivel de supresión ambiental de la expresión génica y por tanto reversible, y cuánto está inscrito en la porción codificante del genoma de maíz y es por ello irreversible?

Moulia *et al.* (1999), condujeron un experimento en Grignon Francia para estudiar la dinámica del desarrollo arquitectónico de plantas de maíz justamente invirtiendo la condición ambiental en la que aquí se supone evolucionó teocintle, es decir, un suministro de recursos muy superior a la capacidad colectiva para usarlos, en este caso por plantas del híbrido dea (Pioneer Hi-Bred Int.), de donde es posible obtener elementos sobre la reversibilidad en la morfología de maíz.

Las condiciones del cultivo fueron las siguientes: a) una densidad de población equivalente a 2 800 plantas por hectárea con una asignación de 3.5 m²

por planta contra 0.14 m² de una siembra comercial, «lo que minimiza el sombreado y la señalización fotomorfogenética a través de reflexiones horizontales entre plantas» (Ballaré *et al.*, 1994, citado por Moulia *et al.*, 1999) así como las interacciones entre raíces, de forma tal que las plantas crecieron en aislamiento; b) siembra a mediados de junio coincidente con la estación de crecimiento óptima; c) riego por goteo continuo individual por planta; d) se documentó que el nitrógeno no es limitante en estas condiciones de aislamiento, y e) deshierbe manual y control de plagas.

Los principales resultados manifestados en las plantas de maíz bajo las condiciones experimentales según Moulia *et al.* (1999) fueron: a) una ramificación generalizada hasta de tercer orden, con un máximo de 21 ejes por planta, llegando hacia la floración a un hábito de crecimiento cespitoso (en contraste con las plantas de tallo único en la producción comercial); b) ramificación diferencial estratificada en un mismo individuo según la ubicación de los órganos reproductivos en el siguiente orden: las ramas cercanas a la base, incluyendo el tallo central, terminan en una espiga masculina; las ramas intermedias terminan cada una en mazorca en cuya base crecen espigas masculinas por lo que estarían cerca de ser hermafroditas, y las ramas superiores que terminan exclusivamente en mazorca de mayor tamaño que el resto presente en la planta; c) todas las ramas emiten a su vez ramas de segundo orden, siendo frecuente que las centrales emitan también de tercer orden; d) las plantas tuvieron comportamiento altamente prolífico, con ubicación terminal de la mazorca en todas las ramas, excepto el tallo central y las basales.

A partir de las observaciones de los autores referidos se puede suponer a grandes rasgos que la pérdida de ramas del teocintle al evolucionar a maíz es un carácter determinado por el ambiente, cuya expresión génica está asociada a la topología en la cual crece el maíz, sin embargo destaca que se mantiene la anamorfosis o forma elíptica de la proyección ortogonal de la planta.

Por el contrario, la evolución de protomazorcas en mazorcas parece ser un carácter irreversible impreso en el genoma de maíz dado que la mazorca sólo recupera la prolificidad sin disgregar las espiguillas aparentemente fusionadas.

Transformaciones morfológicas observadas en la Ciénega de Jalisco

El cruzamiento natural descrito en este trabajo entre teocintle (*Zea mays* ssp. *mexicana*) y el híbrido de maíz P-30F53 (Pioneer Hi-Bred Int.), observado en la Ciénega de Jalisco y que motivó la propuesta narrativa aquí expuesta, puede considerarse una manifestación espontánea del contacto entre las dos subespecies, en donde *Zea mays* ssp. *mexicana* ha venido polinizando de forma recurrente a *Zea mays* ssp. *mays*, ya que como señala Baltazar *et al.* (2004) el flujo de genes de maíz a teocintle se produce a muy baja frecuencia, a diferencia del flujo inverso que es altamente frecuente, lo cual señalan los autores antes referidos, es una posible explicación del porqué el teocintle se mantiene como una entidad separada aun creciendo en la vecindad de poblaciones de maíz. Igualmente, ello permite suponer que se requieren pocos individuos de teocintle en un campo cultivado con maíz para que se manifieste el cruzamiento y llegue a ser un problema productivo como el aquí descrito.

La tendencia general en el proceso evolutivo de teocintle a maíz fue un decremento en la diversidad genética del cultivo con relación a su progenitor, así Doebley (2004) señala que el proceso entre teocintle Balsas (*Zea mays* ssp. *parviglumis*) y maíz, condujo a una reducción de 25% de la diversidad vista como pérdida de isoenzimas y del orden de 30% si se mide la pérdida de secuencias de nucleótidos. De esta forma, la gama de variación morfológica encontrada en Poncitlán permite suponer que paulatinamente se estarían expresando todas aquellas características «perdidas» o no manifestadas por el proceso evolutivo, las que de forma cualitativa se describen a continuación con relación al principio de continuidad de la anamorfosis del plano cartesiano de la proyección ortogonal entre teocintle a maíz.

Hacia 1983, Iltis citado por Doebley (2004), da un giro en el foco de atención en las investigaciones relacionadas con el proceso evolutivo de teocintle a maíz, al señalar que «la herencia de las diferencias morfológicas entre maíz y teocintle es poligénica» y no de carácter mendeliano; y que la domesticación actuó sobre variación preexistente reconfigurando la variación por encima de un umbral que permitió que predominaran los rasgos de maíz por sobre los

del teocintle, a la vez que centró su observación en la arquitectura de la planta completa y no sólo en los cambios morfológicos de propágulos a frutos ocurridos en la mazorca que se destacaba entonces como central, modificando la preponderancia por identificar «genes clave».

Presencia y acortamiento de ramas

A partir de los resultados de Moulia *et al.* (1999) podemos suponer que la mayor parte de la variación morfológica expuesta por el abanico producto del cruzamiento teocintle-maíz, estará en los diversos tipos de ramificación encontrados, a los cuales deberá asociarse el resto de la variación morfológica.

En las observaciones de Poncitlán aquí descritas, se encontró un continuo de formas morfológicas como se ha descrito arriba, sin embargo en una gran proporción de ellas se encontró ramificación de muy variadas formas.

En las tres fotografías de la fig. 5 se muestran las formas dominantes en cuanto a ramificación: a) fue generalizada la anamorfosis en los ejemplares encontrados y la ausencia de ramas basales en lo que debió haber constituido la roseta, dominando ahora un tallo central; b) se observó por lo general inhibición de ramas en el estrato inferior las que iniciaban hacia la porción media de la planta; c) se observó de manera generalizada ramificación en los estratos intermedio y superior de las plantas, siendo de mayor tamaño las ubicadas en el estrato intermedio.

En la porción izquierda de la fig. 6 se muestran dos aspectos de una sección de rama, una con brácteas y otra desprovista de ellas, que debe representar una forma cercana al acortamiento evolutivo total, en donde destaca que las tres ramas contenidas en la misma han reducido su tamaño «arrastrando» en su paso las espiguillas o protomazorcas contenidas en cada una de las ramas, «fundiéndolas» en una estructura muy cercana a una mazorca moderna que ya muestra una posición sésil respecto al tallo.

Igualmente se aprecia que todas las ramas mostradas en la fig. 6, tanto centrales como laterales, tienen una clara ubicación apical de la protomazorca ahora integrada y con un aspecto muy cercano a las formas de matriz maíz, destacando que la estructura ubicada en el ápice de la rama central tiende a ser de mayor tamaño que las inferiores, repitiendo en las

protomazorcas la tendencia presente en las ramas en general.

Transición de protomazorca en mazorca

De los aspectos más estudiados en la genética de la evolución del maíz es la transformación de la protomazorca en mazorca, aunado a los polimorfismos involucrados en la misma; la secuencia fotográfica de la fig. 7 muestra lo que parece ser una integración de unidades de dos hileras en la mazorca moderna asociada a la reducción de tamaño de las ramas.

Las protomazorcas aparentemente se irían fundiendo en la medida que las ramas se van acortando, producto del fenómeno antes expuesto. En la fig. 7 se presentan diversos ejemplos de una supuesta integración paulatina de protomazorcas: *a)* las dos hileras típicas de la infrutescencia de teocintle; *b)* ramilletes de espiguillas conteniendo de tres a cuatro protomazorcas por espiguilla, las cuales están cubiertas por una bráctea envolvente y con «semillas» (frutos) secas (típicas de teocintle) unidas por un filamento que conforma el raquis; *c)* fusión de dos protomazorcas para integrar una de cuatro hileras, y *d)* fusión de dos protomazorcas de cuatro hileras, cada una para integrar otra de ocho hileras y fusión de dos protomazorcas de seis hileras para integrar otra con doce hileras.

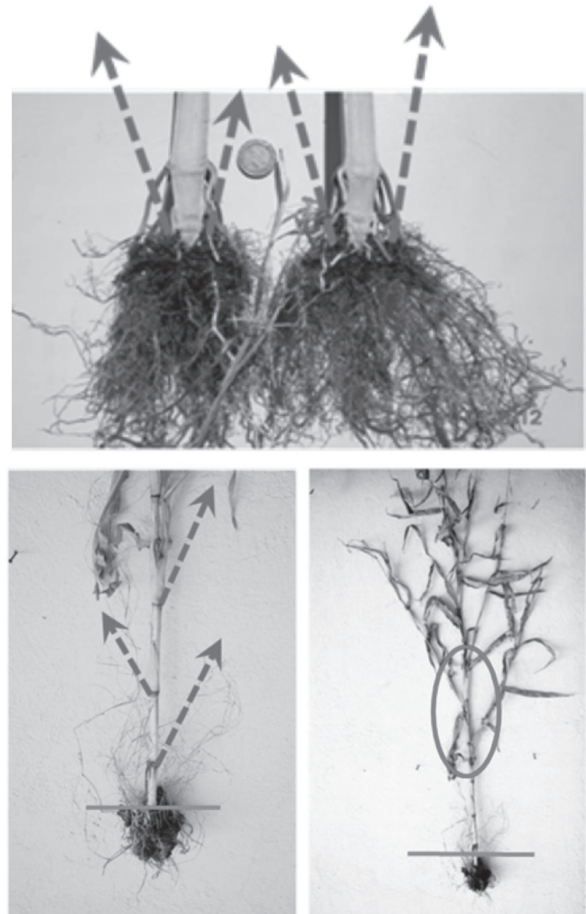


Fig. 5. Presencia de ramas en diferentes etapas del proceso evolutivo teocintle-maíz.



Fig. 6. Acortamiento de ramas, fusión de protomazorcas y posición apical de mazorca en la rama.

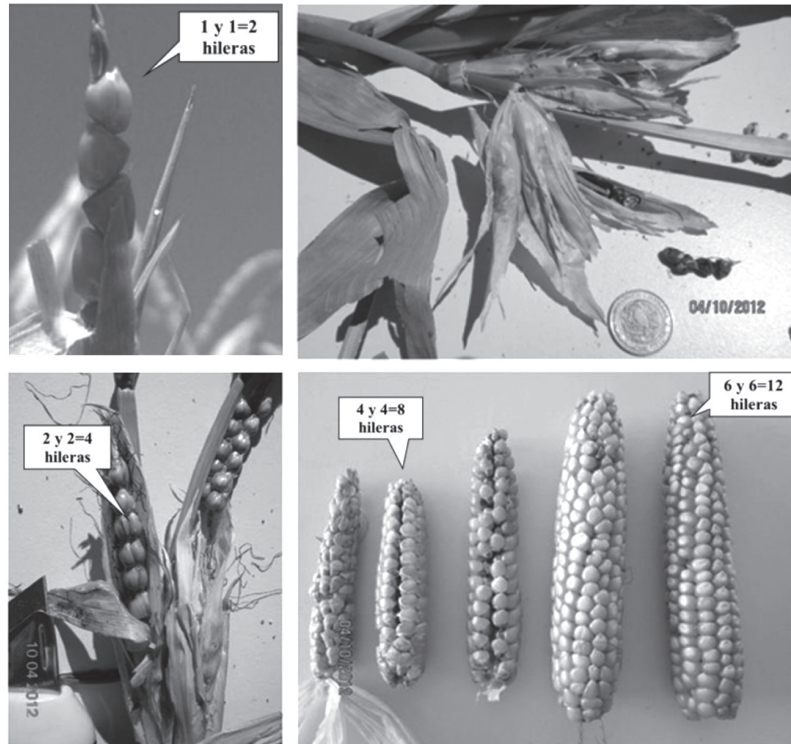


Fig. 7. Fusión paulatina de protomazorca en el proceso evolutivo teocintle a maíz.

La forma de los granos es diferente en las etapas descritas, aunque en todos los casos está definida por los mismos elementos: a) un flujo que los llena; b) una bráctea que los contiene, y c) granos vecinos mutuamente moldeados al crecer de forma sincronizada y resistir la presión del llenado. En las fusiones las brácteas contendrían un mayor número de pares de hileras, por lo cual aparentemente los propágulos constituidos por gluma y raquis evolucionaron a formas «desnudas», sin embargo en ninguna etapa del proceso lo están, incluso en la mazorca moderna donde hay un múltiple traslape de brácteas que contienen de forma rigurosa la presión en el llenado del grano, lo que define claramente la forma de éstos en función de su posición en el olote.

En la transición debió perderse el carácter lignificado y duro de las glumas en el cariósido del teocintle, condición *sine qua non* para la domesticación del maíz silvestre, debiendo ser éstas las formas objeto de selección humana dado el aislamiento de las mismas respecto del teocintle, que al cruzarse de manera natural no regresaran a las variantes originales incomedibles, las que a su vez debieron haber concentrado en pocas mazorcas la capacidad productiva de la planta en su conjunto. Destaca aquí que las plantas

de *Zea mays* ssp *mexicana* producen entre 500 a 800 granos en algunas 100 protomazorcas (Wilkes, 2004, citado por Kato, A, *et al.*, 2009) cantidad similar a la producida por una sola mazorca de maíz moderno que contiene entre 300 y 700 granos, predominantemente en una mazorca por planta.

Definición del carácter monoico del maíz

Doebley (2004) establece que «las inflorescencias en *Zea* son bisexuales en su desarrollo temprano, con primordios de órganos masculinos (estambres) y femenino (ovarios). Durante su desarrollo, el sexo adulto está determinado por una señal interna, y luego, o bien los órganos masculinos son abortados para hacer una mazorca o los órganos femeninos son abortados para hacer una espiga».

Acorde a esta referencia, en las observaciones de campo se detectó que algunas de las formas intermedias presentaban hermafroditismo en el primordio de la protomazorca, como se muestra en la fotografía izquierda de la fig. 8 y ya una definición del sexo masculino en las espigas terminales de algunas ramas.

Visión de conjunto

El cruzamiento natural entre teocintle y maíz observado en la Ciénega de Chapala en Poncitlán, Jal. en

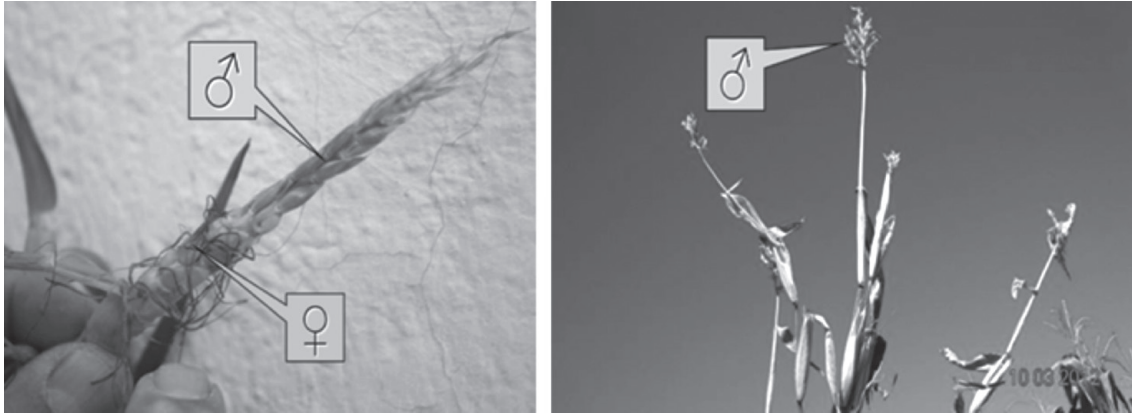


Fig. 8. Hermafroditismo en la protomazorca y definición del sexo masculino en las espigas.

el ciclo agrícola pv 2012, representa la manifestación de un proceso milenario que se supone asoció determinados patrones de paisaje con la intensificación biológica de la especie *Zea mays*, concentración metabólica que terminó transformando citológica y morfológicamente cuando menos a las subespecies *mexicana* y *parviglumis* en *Zea mays ssp. mays* y que a su vez fundamentó energéticamente la evolución de las culturas mesoamericanas.

La coevolución natural entre patrones de paisaje y, en este caso particular, una especie confinada al mismo, derivaría según Van Apeldoorn *et al.* (2013) en «complejos patrones de heterogeneidad no aleatoria» puesto que predominan determinados agentes causales que inciden sobre los mismos procesos metabólicos de la especie, en cualquier espacio que ambos conjuntos se reúnan; coevolución que al intensificarse derivaría según el autor antes citado en un patrón de paisaje único.

En este trabajo se opinó que el patrón de paisaje coevolutivo con los teocintles serían los vasos lacustres, llanuras aluviales o valles con saturación dinámica fluctuante, los cuales evolucionarían a *Zea mays ssp. mays* dado un característico patrón de efectos ambientales extremos (eae). En dicho paisaje terminarían predominando masas puras de esta especie en competencia completa, modelo que se supone habría sido transpuesto en los orígenes de la agricultura, punto de inflexión en la intensificación del proceso evolutivo que se supondría asociado al umbral crítico producto de los cambios climáticos precursores de escasez de alimentos, el cual terminaría por

cambiar de forma abrupta la estructura y función del sistema precedente.

Según los datos aportados por Hufford *et al.* (2012) los patrones de paisaje que interactuaron con los teocintles habrían cambiado drásticamente en los últimos quince mil años, distinguiéndose en este lapso un período cálido y húmedo de algunos cinco mil años previo a la etapa agrícola mesoamericana, y otro seco y frío de algunos dos mil años coincidente con el origen de la agricultura en América y en general en el mundo.

Si los teocintles interactuaron con ambos patrones de paisaje es posible suponer que *el proceso evolutivo de teocintle a maíz tuvo diferentes tipos de interacción ambiental y por tanto, cumplió diversas etapas en su transformación biológica en cada uno de ellos*, además de la etapa de domesticación del maíz silvestre.

En patrones de paisaje húmedo y cálido predominaría la saturación generalizada en perímetros lacustres y en vegas de ríos, con manifestación de eae conducentes a selección y transformación citológico-morfológica que promovería teocintles aislados sin interacción ni competencia.

Por el contrario, en ambientes secos y fríos especímenes de teocintle diferentes a las poblaciones de origen no confinadas, tenderían a variantes en la simplificación citológico-morfológica, que ante eae menos drásticos podrían conformar masas puras de individuos en competencia completa, con formas morfológicas del tipo matriz maíz, base de la evolución bajo domesticación de *Zea mays ssp. mays*.

Conclusiones

El principio de continuidad propio de las formas morfológicas entre el teocintle y maíz es evidente y observable a simple vista y se sintetiza en la elongación y la anamorfosis. La anamorfosis parece ocasionar en forma concatenada y en el mismo proceso, el acortamiento paulatino y supresión de ramas, la elongación longitudinal de la planta y la fusión de protomazorcas en una mazorca integradora única; ello deberá quedar plasmado en regiones polimórficas del genoma.

Una posible causa de la anamorfosis en las plantas de matriz teocintle sería la recurrente toxicidad por ácido sulfhídrico producto del estrés oxidativo milenario, propio de los vasos lacustres característicos del Eje Neovolcánico y en vegas saturadas de ríos en la Sierra Madre del Sur. Existen elementos paleoclimáticos para suponer que la especiación de las diversas formas de teocintle se dio en un período anterior a la domesticación del maíz, la que habría partido de formas morfológicas de *Zea* ampliamente modificadas del tipo de matriz maíz actual.

Al considerar efectos ambientales extremos no vigentes actualmente como la principal presión selectiva en la evolución de teocintle a maíz, se abre un abanico de explicaciones moleculares epigenéticas de ésta, alterno a una supuesta domesticación del teocintle, a la vez que se explica la no persistencia de las variantes evolutivas de teocintle en estado silvestre.

Literatura citada

- Abiko, T.; L. Kotula; K. Shiono; M.A. Malik; T. D. Colmer, y M. Nakazono. 2012. «Enhanced formation of aerenchyma and induction of a barrier to radial oxygen loss in adventitious roots of *Zea nicaragüensis* contribute to its waterlogging tolerance as compared with maize (*Zea mays* ssp. *mays*)». *Plant Cell and Environment* 35(9).
- Baltazar B. M.; G. J. Sánchez; L. de la Cruz and J. B. Schoper. 2005. «Pollination between maize and teosinte: an important determinant of gene flow in Mexico». *Theoretical and Applied Genetics* 110(3):519-526.
- Brownlee Ch. 2004. «Biography of John F. Doebley». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*: No. 20, 697-699.
- Doebley, J. 2001. «George Beadle's Other Hypothesis: One-Gene, One-Trait». *Genetics*, Vol. 158 no. 2 487-493.
- Doebley, J. 2004. «The genetics of maize evolution». *Annual Review of Genetics* 38.
- Dooley F. D.; S. P.Nair; and P. D. Ward. 2013. «Increased Growth and Germination Success in Plants following Hydrogen Sulfide Administration». *Plos One* 8(4).
- Fedoroff, N.V. 2012. «McClintock's challenge in the 21st century» *Proceedings of the National Academy of Sciences (pnas)*. Vol. 109, No 50. 4p.
- Fernández B. J. 1977 «Variación morfológica de los maíces de la Sierra de Puebla y Centro Occidental de Veracruz: implicaciones ecológicas y socioeconómicas». Tesis profesional, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México. 98 p.
- Hufford M. B.; M. E.Martínez; B. S.Gaut; L.E. Eguiarte, and M.I. Tenaillon. 2012. «Inferences from the Historical Distribution of Wild and Domesticated Maize Provide Ecological and Evolutionary Insight» *Plos One* 7(11):9.
- Kato T. A.; S.C. Mapes; O. Mera; H. J. Serratos; and B. R. Bye. 2009. *Origen y diversificación del maíz: una revisión analítica*. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 116 p.
- Loomis R. S.; D.J. Connor. 2002. *Ecología de cultivos. Productividad y manejo en sistemas agrarios*. Ediciones Mundi-Prensa. España. 591 p.
- McClintock, B. 1941. «The stability of broken ends of chromosomes in *Zea mays*». *Genetics* (Genetics Soc. America) 26 (2): 234-282
- McClintock, B. 1950. *The origin and behavior of mutable loci in maize*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, pnas*. 36(6)344-355.
- Moulia B.; C. Loup; M. Chartier; J.M. Allirand, and C. Edelin. 1999. «Dynamics of architectural development of maize (*Zea mays* L.), in a non-limiting environment: the branched potential of modern maize». *Annals of Botany* 84:645-656, usa.
- Thompson, D'Arcy. 2011. «Sobre el crecimiento y la forma». *Akal/Ciencia Edition*. Madrid. 330 p.
- Van Apeldoorn D.F.; B. Kempen; M.P. Sonneveld, and K. Kok. 2013. «Coevolution of landscape patterns and agricultural intensification: An example of dairy farming in a traditional Dutch landscape». *Agriculture, Ecosystems & Environment*. Vol 172, 16-23

Zhao Q.; A. Thuillet; N.K. Uhlmann; A.J. Weber; A.J. Clavijo; S.M. Allen; S. Tingey and J. Doebley. 2008. «The Role of Regulatory Genes During Maize Domestication: Evidence From Nucleotide Polymorphism and Gene Expression». *Genetics*. 178(4): 2133–2143.

Agradecimientos

Este trabajo se realizó en el contexto del proyecto «Producción, validación y fomento de maíz amarillo

en Jalisco» de la Universidad Autónoma Chapingo bajo subvención de Fundación Produce Jalisco A. C, dirigido por el M.C. Juan Larios R., a quien se agradece su participación en campo, así como al Ing. Alfredo Martínez U. y al productor de maíz Roberto Castellanos V., por sus ilustrativos comentarios y otras observaciones sobre las variantes de teocintle encontradas. Igualmente se agradecen al Dr. J. Jesús Moret S., sus atinados comentarios y sugerencias a la primera versión.