

La milpa del occidente de Mesoamérica: profundidad histórica, dinámica evolutiva y rutas de dispersión a Suramérica

Daniel Zizumbo-Villarreal,
Patricia Colunga-GarcíaMarín

Resumen

El núcleo del sistema alimentario precerámico en el occidente de Mesoamérica se pudo integrar con las poblaciones silvestres ancestrales del maíz, el frijol y la calabaza. El manejo agrícola incipiente de estas especies, año tras año, en un mismo sitio pudo derivar en la estructuración del sistema agroalimentario conocido como "milpa". En este trabajo intentamos responder: 1. ¿Cómo y cuándo se pudo integrar el sistema agroalimentario de milpa?; 2. ¿Qué grupos culturales humanos lo pudieron conformar?; 3. ¿Pudo ser posible la domesticación de las poblaciones silvestres del maíz, las calabazas y los frijoles en varios sitios de América?; 4. ¿A través de qué rutas y cuándo se pudieron difundir estos cultivos? Integramos evidencias paleo-ecológicas arqueológicas, etnobotánicas y genético-moleculares; analizamos el significado de la domesticación y la importancia de estudiar la dinámica evolutiva de los complejos poblacionales silvestre-domesticado de las especies cultivadas en la milpa y puntualizamos los retos, amenazas y oportunidades para sus recursos genéticos.

El núcleo del sistema agroalimentario Milpa se estructuró con especies de la selva baja caducifolia hace cerca de 9,000 años. El maíz pudo arribar a Panamá, Ecuador y Perú hace 7,400-6,500 años. Las poblaciones silvestres ancestrales de las calabazas y los frijoles pudieron ser domesticadas tanto en Mesoamérica como en Suramérica. Para las plantas, la domesticación significó su dependencia de los humanos, y para los humanos un alto costo social no valorado actualmente. El estudio de la dinámica evolutiva de los complejos poblacionales de la milpa nos ayuda a desarrollar estrategias de conservación y restauración, y a establecer los riesgos de escape de genes domésticos y transgenes. Los recursos fitogenéticos de la milpa enfrentan grandes amenazas a raíz de los cambios sociales y económicos provocados por la globalización de los mercados. Sin embargo, constituyen una herramienta fundamental para enfrentar el cambio climático.

Palabras clave: Mesoamérica, sistema agro-alimentario, *Cucurbita*, *Phaseolus*, *Zea*.

The Milpa system of western Mesoamerica: historical depth, evolutionary dynamics and dispersal routes to South America

Abstract

The core of the pre-ceramic food system in western Mesoamerica could have been structured with the ancestral wild populations of maize, beans and squash; in turn, incipient agricultural management of these species, year after year, at the same site, could have given rise to the Milpa agri-food system. This paper attempts to answer the following questions: 1. How and when did the Milpa agri-food system originate?; 2. Which human groups could have done it?; 3. Could the domestication of the ancestral wild populations of maize, squash and beans have been possible at several sites in the Americas?; 4. What were the dispersal routes? To answer these questions, paleoecological, archaeological, ethno-botanical, and molecular genetic evidence was collated. The significance of domestication and the importance of studying the evolutionary dynamics of the wild-domesticated population complex of the species grown in the Milpa system were analyzed, and the challenges, threats and opportunities for its genetic resources were identified.

The Milpa agri-food system was structured with species from the tropical deciduous forest about 9,000 years ago. Maize could have spread to Panama, Ecuador and Peru from 7,400 to 6,500 years ago. Wild ancestral populations of squash and beans also could have been domesticated in both Mesoamerica and South America. In plants, domestication creates human dependence; for humans, it generates a high social cost that is presently unvalued. The evolutionary dynamics of the Milpa population complexes helps us to develop strategies for conservation and restoration, and to assess the escape risks of domestic and trans-genes. Social and economic changes brought about by globalization of markets pose a major threat to Milpa genetic resources. However, they are a key tool for tackling climate change.

Keywords: Mesoamerica, agri-food system, *Cucurbita*, *Phaseolus*, *Zea*.

¹Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). Departamento de Agricultura, Sociedad y Ambiente.

*Corresponding author: zizumbodaniel@gmail.com

Introducción

El análisis genético-molecular del maíz y las calabazas, y de sus poblaciones silvestres ancestrales, así como el análisis de sus restos arqueobotánicos, sugieren que su domesticación pudo llevarse a cabo en el centro de la Provincia Biogeográfica Depresión del Balsas (Doebley, 2004; Piperno, Ranere, Holst, Iriarte, & Dickau, 2009; Ranere, Piperno, Holst, Dickau, & Iriarte, 2009; Zizumbo-Villarreal, & Colunga-GarcíaMarín, 2010). Sensus CONABIO (1997). Estudios etnobotánicos sugieren que en el oeste de esta provincia (análoga a la Provincia Morfotectónica-Biótica Jalisco-Guerrero sensu Ferrusquía-Villafranca, 1990) se pudo integrar también en tiempos precerámicos, un sistema alimentario basado en el consumo de las poblaciones silvestres ancestrales de maíz, frijol y calabaza, antes de su domesticación (Zizumbo-Villarreal, Flores-Silva, & Colunga-GarcíaMarín, 2012).

El establecimiento de un sistema alimentario con base en los ancestros silvestres de maíz, frijol y calabazas, utilizando tecnología precerámica, pudo ser el incentivo para la selección y el manejo agrícola que condujo a la domesticación y la estructuración de un sistema agrícola basado en el cultivo de estas tres especies en un mismo sitio, conocido actualmente como milpa (Zizumbo-Villarreal, et al., 2012).

El cultivo de la milpa fue la base económica de toda la región cultural conocida como Mesoamérica, considerada uno de los centros primarios de domesticación de plantas y origen de la agricultura en el mundo, definido así por Vavilov en 1940 (Smith, 1995). Asimismo, Mesoamérica es considerada una de las cunas de la civilización en el Nuevo Mundo, donde un número importante de sociedades florecieron en diferentes regiones y ambientes desde la cultura de Occidente y la Olmeca, hasta la Mexica (Azteca) y la Maya. Todas ellas compartieron como principal rasgo cultural la milpa como su sistema agroalimentario, el cual, a nivel global, llegó a contar con más de 150 especies de plantas silvestres, cultivadas, domesticadas o en proceso de domesticación (Perales & Aguirre, 2008), como un producto tanto de la recolección como del cultivo en otros sistemas agrícolas acoplados.

Las poblaciones silvestres ancestrales del maíz, los frijoles y las calabazas, presentan limitantes

serias para poder ser consumidas por los humanos. El teosinte (*Zea mays ssp. Parviglumis*), el ancestro putativo del maíz, tiene granos con duras glumas protectoras que impiden su molienda, las semillas de los frijoles silvestres contienen sustancias antinutrientales que las hacen tóxicas y las de las calabazas silvestres presentan sustancias que las hacen amargas e incomedibles (Van der Poel, Blonk, Huisman, & Den Hartog, 1991; Iltis, 2000; Hart, 2004). Por tanto, consideramos relevante en primera instancia preguntarnos: ¿Cómo, cuándo y quiénes pudieron estructurar el sistema alimentario de milpa e iniciar el cultivo y domesticación de sus especies?

Estudios paleoetnobotánicos basados en macrorrestos (mazorcas y semillas) y en microrrestos encontrados en herramientas de piedra (fitolitos, granos de almidón y polen) y utilizando fechamientos de radiocarbono ¹⁴C, han sugerido que la domesticación del maíz y la calabaza pudo realizarse hace cerca de 9,000 años calibrados antes del presente (AP) (Piperno, et al., 2009; Ranere, et al., 2009). Estudios similares sugieren que el maíz domesticado se pudo difundir hacia Panamá y Suramérica hace cerca de 7,000 AP (Zarrillo, Pearsall, Raymond, Tisdale, & Quon, 2008; Dickau, 2010). Por ello consideramos importante preguntarnos ¿Cuándo y a través de qué rutas se pudieron difundir las plantas de Mesoamérica a Suramérica y viceversa?

Los estudios genético-moleculares, por su parte, han sugerido que las poblaciones silvestres ancestrales de frijol y calabaza, distribuidas naturalmente en Suramérica, también fueron domesticadas entre 10,000 y 6,600 años AP (Piperno & Stothert, 2003; Kwak & Gepts, 2009; Piperno, 2011), por lo cual consideramos relevante preguntarnos: ¿Pudo ser posible la domesticación simultánea de plantas similares en varios sitios de América tropical? La relevancia de contestar esta pregunta radica en que podremos comprender mejor cómo se pudo conformar tanto el acervo de milpa en Mesoamérica, como los acervos genéticos de los sistemas agrícolas precolombinos en el resto de la América tropical.

A pesar de la gran trascendencia histórica, económica y social que ha significado la invención de la milpa y la domesticación de sus especies para la sociedad, aún no se han generado herramientas metodológicas que permitan estimar el costo social

del trabajo campesino invertido en ella a través de generaciones, así como tampoco en la conservación, adaptación y mejoramiento continuo de sus recursos fitogenéticos. Consideramos que esto es producto, en parte, del desconocimiento imperante del significado biológico de la domesticación para las plantas involucradas y del trabajo invertido en la selección y manejo agrícola a través de generaciones. Consideramos relevante, por lo tanto, el analizar el significado biológico de la domesticación tanto para las plantas como para las poblaciones humanas.

En este contexto también consideramos relevante analizar la importancia del estudio de la dinámica evolutiva actual de las poblaciones silvestres y domesticadas que interactúan simpátricamente en el agroecosistema milpa bajo manejo agrícola tradicional. Esto es notable ante la necesidad de rediseñar las estrategias de exploración, colecta, conservación y restauración de los acervos genéticos mesoamericanos. Los análisis sobre la dinámica evolutiva de los acervos genéticos de la milpa en áreas de agricultura tradicional aún están pobremente desarrollados en el país, a pesar de su gran trascendencia para estimar los cambios tanto positivos como negativos en la agrobiodiversidad.

Finalmente, en este trabajo puntualizamos algunas de las amenazas, retos y oportunidades que consideramos se presentan en la conservación y utilización de los recursos fitogenéticos generados en la milpa.

¿Cómo y cuándo se pudo originar el sistema alimentario basado en el maíz, los frijoles y las calabazas?

Las evidencias paleoecológicas indican que el paisaje de las selvas bajas caducifolias de la cuenca media del río Balsas hasta Panamá, fue transformado con el uso del fuego a principios del Holoceno entre 10,000 y 7,000 AP, posiblemente utilizado por los humanos para facilitar la caza de animales y la recolección de ciertos productos vegetales (Piperno et al., 2007). El aclareo de la vegetación con fuego en este ecosistema pudo favorecer a varias especies, rompiendo la latencia de sus semillas o induciendo el rebrote a nivel del suelo. El paisaje original pudo haber sido transformado en un mosaico de fases sucesionales de la selva seca decidua formando

pastizales y bosquetes con especies favorecidas por el fuego que utilizaron los grupos humanos. Este proceso, a su vez, pudo estimular el aprovechamiento recurrente de los sitios quemados, el acortamiento de los trayectos de cosecha y el incremento del periodo de permanencia en los campamentos (Zizumbo-Villarreal & Colunga-GarcíaMarín, 2010).

El sistema alimentario se pudo conformar, inicialmente, a partir del consumo de granos y semillas de las especies anuales pioneras que resultaron beneficiadas por el fuego y que podían ser conservadas y almacenadas todo el año, así como los tallos y raíces que están disponibles en todas las temporadas. Los requerimientos de carbohidratos pudieron ser obtenidos de los granos de pastos como *Tripsacum* spp. y *Zea* spp., así como de los tallos y pedúnculos de las inflorescencias de agaves (*Agave* spp.). Los de proteínas se obtuvieron de las semillas de *Phaseolus* spp., *Prosopis* spp. y *Leucaena* spp. y los lípidos de las de *Cucurbita* spp. e *Hyptis suaveols* (L.) Poit. (Zizumbo-Villarreal, et al., 2012).

Sin embargo, los granos y semillas de las poblaciones silvestres ancestrales del maíz, los frijoles y las calabazas, presentan estructuras y sustancias químicas que impiden su consumo. En el teocintle, el ancestro putativo del maíz, los grupos humanos tuvieron que romper las glumas duras protectoras del grano que impiden o dificultan en gran medida su molienda (Iltis, 2000; Smalley & Blake, 2003). En los frijoles silvestres, tuvieron que reducir o eliminar las sustancias antinutrientales como el ácido prúsico, las lectinas, anti-tripsinas, los inhibidores de la alfa-amilasa y los taninos, sustancias que las hacen tóxicas (Van der Poel, et al., 1991). En las calabazas silvestres tuvieron que desechar las *cucurbitacinas* y los *cucurbitanos glicosidos*, sustancias que hacen incomible tanto la pulpa como las semillas (Hart, 2004; Gry, Sobog, & Anderson 2006).

Desde su llegada a América, los grupos humanos pudieron haber aplicado tratamientos termoalcalinos usando las cenizas del fogón para curtir pieles, elaborar vestidos, calzado, curar heridas, hacer escarificaciones y momificaciones (Richards 1996; Standen & Arriaza, 2005). Ellos también pudieron aplicar este tipo de métodos para alimentarse de los granos de teosintle y las semillas de los frijoles y las calabazas silvestres. Estos tratamientos les permitió

consumir esos granos y semillas y hacer disponibles sus nutrimentos: carbohidratos, proteínas y ácidos grasos, respectivamente, adicionando minerales importantes como calcio, hierro, potasio, magnesio y zinc (Zizumbo-Villarreal & Colunga-GarcíaMarín, 2016).

Las vitaminas pudieron ser obtenidas directamente de los frutos de chiles (*Capsicum* spp.), tomates (*Physalis* spp.), jitomates (*Solanum lycopersicum*) y ciruelos (*Spondias* spp.), los cuales, en su condición silvestre, no presentan sustancias tóxicas que impiden su consumo, y solo requieren su secado al sol para hacerlas disponibles todo el año (Zizumbo-Villarreal, et al., 2012).

Registros arqueo-botánicos indican la molienda simultánea de granos de maíz y semillas de calabaza en piedras molidoras hace cerca de 9,000 AP en la parte central de la Provincia Biogeográfica Depresión del Balsas (Ranere, et al., 2009). Algunos pobladores de la parte occidental de esta provincia aún recuerdan cómo elaborar una amplia gama de alimentos con granos, semillas y frutos de maíz, frijol, y calabaza utilizando tecnología pre-cerámica, y, lo más importante, también usando los ancestros silvestres de estas especies. Estos alimentos pueden clasificarse en seis categorías básicas: a) "palomitas", elaboradas al exponer a ceniza caliente los granos y semillas de maíz, frijol y calabaza, así como de mezquites (*Prosopis* spp.) y guanacastles o parotas (*Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb.); b) "pinoles", procesados al tostar y moler sus granos y semillas y también los de la chía gorda (*Hyptis suaveolens*); c) "atoles", preparados al diluir en agua los "pinoles"; d) "tamales", hechos con pinole de maíz, frijol y calabaza, aglutinados con jugos de agave, envueltos en hojas de varios árboles y cocidos en hornos bajo tierra; e) "tepaches", elaborados con los jugos fermentados de los frutos de ciruelas, mezquites, tunas y piñuelas (*Bromelia* spp.); f) "salsas", preparadas con frutos frescos, secos o asados de chiles, combinados con jitomates, tomates, guajes (*Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. y ciruelas. Las evidencias etnobotánicas señalan que más de 25 platillos pudieron conformar el sistema alimentario inicial en el periodo precerámico (Zizumbo-Villarreal, et al., 2012).

El consumo combinado de las harinas hechas con los granos y semillas de los ancestros silvestres del maíz, frijol y calabaza pudo lograr la complementariedad

nutricional en el sistema alimentario, lo cual, a su vez, favoreció el asentamiento de los grupos humanos y su desarrollo cultural. Bajo este sistema, el teosinte, y después el maíz, se convirtieron en una importante fuente de carbohidratos; los frijoles la principal fuente de proteínas y micronutrientes, y la calabaza la fuente primordial de ácidos grasos. Se pudo instaurar así un sistema alimentario básicamente vegetariano (incluyendo hongos), complementado con proteína de animales de caza e insectos (Zizumbo-Villarreal, et al., 2012).

La superación de las limitantes para el consumo de granos y semillas de los ancestros silvestres del maíz, los frijoles y las calabazas, usando tecnología precerámica, pudo haber generado interés en su cosecha, propagación y selección de individuos mutantes con características favorables para su cosecha, consumo y manejo agrícola. La protección y posterior dispersión y cuidado de los propágulos de estos individuos sobresalientes y mutantes en los sitios quemados, pudo dar origen, simultáneamente, al sistema agrícola de roza-quema y al inicio de la domesticación (Zizumbo-Villarreal & Colunga-GarcíaMarín, 2010).

¿Qué grupos humanos pudieron estructurar el sistema alimentario inicial y domesticar a las plantas?

Para que una planta domesticada se origine y forme parte de un sistema agroalimentario se requiere una condición básica: la interrelación entre poblaciones humanas y las poblaciones silvestres de la planta que resultará domesticada. La Provincia Biogeográfica de la Depresión del Balsas estuvo habitada, del Pleistoceno final al Holoceno temprano, por poblaciones humanas que pudieron proceder de la región del desierto sonorense (Sonora-Arizona-Sur de California), que se difundieron siguiendo la vegetación de selva baja distribuida en las laderas Este de la Sierra Madre Occidental y las planicies costeras (Marcus & Flannery, 1996).

Las poblaciones humanas, a través de su difusión inicial desde la Gran Cuenca de Norteamérica (Nevada-Utah) y su paso por el Desierto de Sonora, habrían logrado una adaptación cultural en condiciones

semidesérticas, basada en la recolecta y consumo de granos de pastos como *Oryzopsis* spp., *Sporobolus* spp. y *Panicum* spp., además de los tallos de agaves (*Agave* spp.) y sotoles (*Dasyilirion* spp.). Complementaban su dieta con bellotas y nueces de *Quercus* spp., *Pinus* spp. y *Prosopis* spp., así como frutos de saguaros (*Carnegiea* spp.) y tunas (*Opuntia* spp.). La caza se centraba en bisontes, berrendos, borrego cimarrón, venados y pecaríes, así como fauna pequeña como conejos, ratones, serpientes, patos y palomas (Doebley, 1984; Poinar et al., 2001; Leanch & Sobolik, 2010; Black & Thoms, 2014).

Estos grupos humanos habrían logrado una tradición tecnológica caracterizada por proyectiles acanalados conocidos como puntas *Clovis*. Usaban campamentos portátiles, fibras para tejidos, herramientas, y poseían una organización social que podía incluir a un líder o chamán quien trataba con las potencias sobrenaturales. Tenían un cuerpo de creencias ligadas a sus ancestros a quienes en sus sepulturas ofrendaban artefactos exóticos durables y arte rupestre. Hacían grandes recorridos a lugares de caza, sitios sagrados, áreas de recolecta de plantas, y a espacios de intercambio de objetos perecederos y "mágicos". Para la cosecha y la transformación de los alimentos, utilizaban piedras cortadoras y raspadoras unificiales, piedras quebradoras y moledoras, fogones, piedras calientes y hornos bajo tierra. (Flannery, 1986; Marcus & Flannery, 1996; Amick, 1996; Black & Thoms, 2014).

Asimismo, pudieron aplicar tecnologías de secado al sol, tratamientos termo-alcalinos a granos y semillas con las cenizas, molienda de granos, el cocimiento bajo de tierra de raíces y bases de las hojas, el macerado de frutos y el fermento. Estas herramientas y técnicas habilitaron a estos grupos para el consumo de una amplia variedad de plantas e iniciar la estructuración del sistema alimentario Mesoamericano (Zizumbo Villarreal & Colunga García-Marín, 2016). Con el manejo del fuego para desplazar la vegetación y el establecimiento de campamentos habitacionales y de cultivo, se pudo conducir a las plantas selectas hacia su domesticación (MacNeish, 1964; Marcus &

Flannery, 1996; Ranere, et al., 2009; Zizumbo-Villarreal & Colunga-GarcíaMarín, 2010).

¿Fue posible la domesticación simultánea de plantas en varios sitios de América tropical?

Los registros arqueológicos para el Pleistoceno final y el Holoceno temprano indican varias tradiciones culturales líticas con similares niveles tecnológicos y de organización social, que coinciden parcialmente en tiempo y en ambientes ecológicos, tanto en Mesoamérica (México, Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua y Costa Rica), como en el sur de Panamá, el noreste de Suramérica, la cuenca del río Cauca en Colombia, la costa sur de Ecuador y la costa norte del Perú. Estas tradiciones culturales están caracterizadas por conjuntos de piedras raspadoras, moledoras, morteros, piedras unificiales, lascas poco retocadas, así como fogones y en algunos casos hornos bajo tierra (MacNeish, 1967; Dillehay, Rossen, & Netherly, 1997; Rossen & Dillehay, 1999; Stothert, Piperno, & Andres, 2003; Ranere & López, 2007; Ranere, et al., 2009; Maggard, 2011; Maggard & Dillehay, 2011; Aceituno & Loaiza, 2014; Pagán-Jiménez, Rodríguez-Ramos, Reid, Van den Bel, & Hofman, 2015).

Los restos botánicos asociados a diversos tipos de piedras moledoras indican que fueron utilizadas por los grupos humanos para la molienda y transformación de su alimento, mientras que los análisis micro-morfológicos y genéticos de los restos botánicos de las plantas asociadas a las piedras moledoras señalan que algunas habrían sido domesticadas tempranamente. Estas plantas pertenecen a géneros o especies que están distribuidas naturalmente tanto en Mesoamérica como en Suramérica, como son: *Cucurbita*; *Phaseolus*; *Capsicum*; *Solanum*; *Amarantathus* y *Chenopodium* (Piperno, Andres, & Stothert, 2000; Sanjur, Pipereno, Andres, & Wessel-Beaver, 2002; Piperno & Stothert, 2003; Chacon, Pickersgill, & Debouck, 2005; Piperno & Dillehay, 2008; Piperno, et al., 2009; Kraft et al., 2015). Otros estudios indican la domesticación de plantas de géneros y especies con distribución restringida a Mesoamérica como *Agave*; *Zea*, *Setaria*; y *Spondias*, o a Suramérica, como *Manihot esculenta* Crantz, *Maranta arundinacea* L., y *Dioscorea trifida* L. (Perry 2002; Chandler-Ezell, Pearsall, & Zeidler, 2006).

Así, tanto las evidencias arqueológicas como botánicas, ecológicas y genéticas, refuerzan la hipótesis de un inicio temprano y relativamente simultáneo del proceso de domesticación y de agricultura en varios sitios de América tropical, bajo condiciones ecológicas de tierras bajas, de pie de monte, y valles intermontanos secos o semihúmedos, en donde se distribuyen las selvas deciduas, los matorrales espinosos semiáridos y xerófilos (Piperno, 2011).

El proceso de domesticación temprano y simultáneo en diferentes regiones preparó el camino para la integración de los sistemas agroalimentarios y la intensificación de la agricultura en toda América tropical. Para 6,000 AP el maíz ya era parte importante en la dieta de Panamá, en la costa sur de Ecuador y en el norte de Perú, mientras que la yuca domesticada en el suroeste de Brasil hace cerca de 8,000 años ya se cultivaba en la Cordillera Central de Colombia, en Panamá, en Centroamérica y en la costa del Golfo de México hace 5,800 años (Pope et al., 2001; Dickau, Ranere, & Cooke, 2007; Dickau, 2010; Pohl, Piperno, Pope, & Jones, 2007; Zarrillo, et al., 2008).

¿A través de qué rutas y cuándo se pudieron difundir las plantas domésticas entre Mesoamérica y Suramérica?

La ruta de difusión de plantas domésticas de Mesoamérica hacia Suramérica ha sido propuesta con base en varias evidencias como: a) distribución geográfica de las poblaciones humanas en el Pleistoceno final y el Holoceno temprano; b) presencia de restos arqueobotánicos asociados a las piedras moladoras utilizadas para elaborar los alimentos por estas poblaciones humanas, y c) relaciones genético-moleculares de las plantas domésticas. En Mesoamérica la ruta hacia el sur se ha trazado a partir de la Provincia Biogeográfica Depresión del Balsas hacia el centro de Mesoamérica (Oaxaca-Chiapas-Guatemala) y hacia el sur de Mesoamérica (El Salvador-Nicaragua-Costa Rica) (Zizumbo-Villarreal & Colunga-GarcíaMarín, 2010).

Posteriormente se pudo difundir por el puente panameño (Cooke, 2005; Dickau, 2010) a la costa caribe de Colombia y Venezuela, de ahí al noreste de Suramérica (Pagán-Jiménez et al., 2015) y a la cuenca media del río Cauca en Colombia (Aceituno

Figura 1. Posible ruta de dispersión del maíz por el corredor cultural Colombia-Ecuador con derivación a las islas del Caribe y al río Amazonas



Sitios arqueológicos de Centroamérica-Panamá (1. Arenal, 2. Turrialba, 3. Talamanca, 4. Cañazas, 5. Nieto, 6. La Mula, 7. Aguadulce, 8. Vapiros, 9. Corona Alajuela, 10. Balboa, 11. Gloria). De Colombia-Ecuador-Colombia-Brasil (12. Tuis Tuis, 13. San Jacinto, 14. Porce, 15. Cauca Medio, 16. San Isidro-La Elvira, 17. Restrepo-Calima, 18. El Inga, 19. Las Vegas, 20. Magdalena Medio, 21. Sabana de Bogotá, 22. Mauco, 23. El Vano, 24. Siraba y Cayude, 25. Culebra, 26. Peña Roja).

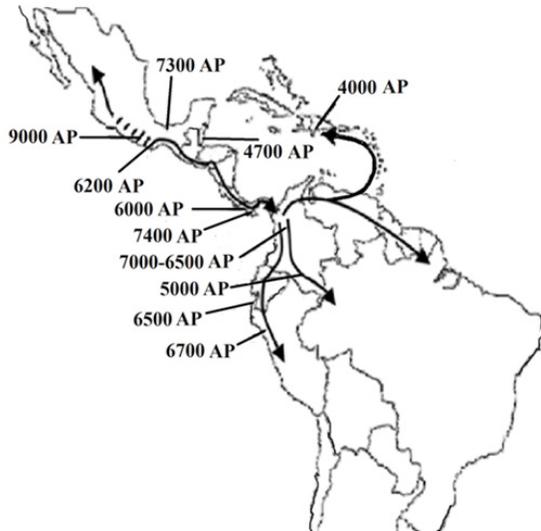
Fuente: Aceituno & Castillo, 2005; Cooke, 2005; Aceituno & Rojas, 2012.

& Loaiza, 2014). Más hacia el sur, la ruta pudo haber sido por la costa sur de Ecuador y el norte de Perú (Dillehay, Rossen, Maggard, Stackelbeck, & Netherly, 2003; Stothert, et al., 2003; Pearsall, Chandler-Ezell, K. & Chandler-Ezell, A. 2004; Grobman et al., 2012). La difusión hacia Brasil se ha planteado a través de dos rutas: una por el sur, cruzando Los Andes hacia el suroeste de Brasil y noroeste de Bolivia y otra por el norte, siguiendo el río Orinoco y el río Amazonas (Freitas, Bendel, Allaby, & Brown, 2003) (Figura 1).

Los registros arqueobotánicos de granos de almidón y fitolitos de maíz asociados a las piedras moladoras, sugieren esta ruta e indican el arribo del maíz a Panamá tan temprano como hace 7,400 años AP, a la costa norte de Suramérica entre 7,900-7,670 AP., al valle medio del río Cauca en Colombia entre 7,000-6,500 AP., y a la costa sur de Ecuador y norte del Perú entre 6,700-6,500 AP (Dickau, Ranere & Cooke, 2007; Zarrillo, et al., 2008; Grobman et al., 2012; Aceituno & Loaiza, 2014) (Figura 2).

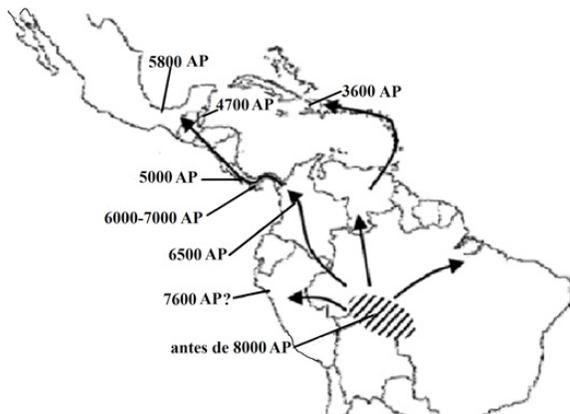
En cuanto a la difusión de las plantas suramericanas hacia Mesoamérica, los registros arqueobotánicos de los granos de almidón de la yuca asociados a las piedras moladoras, han señalado la

Figura 2. Posibles rutas de difusión del maíz hacia Suramérica e islas del Caribe, con las fechas registradas.



Fuente: Aceituno & Castillo, 2005; Cooke, 2005; Pagán, Rodríguez, Baik & Storde, 2005; Zarrillo, Pearsall, Raymond, Tisdale, & Quon, 2008; Dickau, 2010; Piperno, 2011; Aceituno & Rojas, 2012; Grobman et al., 2012; Haas et al., 2013; Pagán-Jiménez et al., 2015

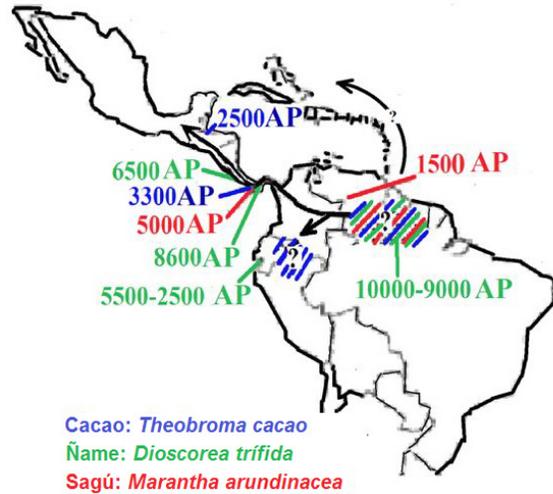
Figura 3. Posibles rutas de difusión de la yuca (*Manihot esculenta*) por Suramérica hacia Mesoamérica e islas del Caribe, con las fechas registradas.



Fuente: Cooke, 2005; Pagán, Rodríguez, Baik, & Storde, 2005; Dickau, Ranere, & Cooke, 2007; Dickau, 2010; Piperno, & Dillehay, 2008; Piperno, 2011).

ruta por el puente panameño, registrándose la yuca en Mesoamérica hace 5,800 AP (Figura 3). Los cultivados suramericanos sagú (*Maranta arundinacea*) y ñame (*Dioscorea trifida*) también pudieron seguir la ruta

Figura 4. Posibles rutas de difusión de los cultivados suramericanos: Cacao (*Theobroma cacao*); ñame (*Maranta arundinacea*) y sagú (*Dioscorea trifida*), con la fecha registrada.



Fuente: Dickau, Ranere, & Cook, 2007; Dickau, 2010; Piperno 2011.

del puente panameño (Dickau, et al., 2007; Dickau, 2010) (Figura 4).

Para el caso del archipiélago antillano, los registros paleoecológicos señalan que el paisaje de las islas fue modificado con el fuego entre 5,500 a 3,800 AP (Burney, Burney, & MacPhee, 1994). Los registros arqueobotánicos, por su parte, señalan la presencia del maíz hace 4,000 años y de la yuca hace 3,600 años, sugiriendo que la difusión del maíz y de la yuca pudieron realizarse antes de la expansión Arawak por el Caribe, con dirección de sur a norte (Pagán, Rodríguez, Baik, & Storde, 2005; Pagán-Jiménez et al., 2015) (Figuras 2 y 3).

El chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.), es posible que siguiera posteriormente la ruta de las islas del Caribe, en donde lo pudo coleccionar Colón e introducirlo a Europa al regreso de su primer viaje, mientras que el cacao (*Theobroma cacao* L.), el cacahuete (*Arachis hypogaea* L.) y el achiote (*Bixa orellana* L.), es probable que se difundieran también tardíamente siguiendo posiblemente la ruta del puente panameño. Estos cultivos pudieron haber llegado a Mesoamérica antes de la conquista española (Colunga-GarcíaMarín & Zizumbo-Villarreal, 2004).

La difusión temprana del maíz en sitios en donde no se presentaban los parientes silvestres pudo

acelerar la fijación de los caracteres domésticos. Por su parte, las condiciones culturales y ambientales en cada región promovieron la diversificación y la diferenciación genética. El cultivo del maíz y sus asociados se pudieron convertir en la herramienta biotecnológica que posibilitó estructurar sistemas agrícolas en un amplio rango de condiciones ecológicas limitativas, como en el caso de las áreas Olmeca, Maya y en las Antillas, en donde la milpa se complementó con cultivares suramericanos como *Manihot*, *Dioscorea* y *Maranta* (Pohl et al., 1996, Pohl, et al., 2007; Pope et al., 2001; Colunga-GarcíaMarín & Zizumbo-illarreal, 2004; Pagán-Jiménez et al., 2015).

¿Qué significó la domesticación para las plantas y para los humanos?

Es importante puntualizar que la domesticación es un proceso evolutivo modulado por la selección y manejo humano sobre las plantas. Es decir, sin la presencia y la acción humana no existirían las plantas domesticadas. También es importante remarcar que este proceso evolutivo aún continúa y que su resultante principal ha sido el que en las poblaciones de plantas seleccionadas y manejadas por los humanos, se han fijado alelos que les confieren fenotipos favorables al consumo y al cultivo, y que durante este proceso también se han fijado alelos que las han limitado o hecho perder su capacidad de sobrevivencia en condiciones naturales, pasando a depender total o parcialmente de los humanos (Colunga-GarcíaMarín & Zizumbo Villarreal, 1993). Para el maíz ha significado la pérdida de su capacidad de dispersión y adecuación al ambiente natural como consecuencia de la fijación de mutaciones en los genes que determinan esta capacidad, como lo son la desarticulación de los granos en la mazorca, la reducción de la cubierta dura del grano, la reducción a solo un eje de crecimiento, la reducción en el número de mazorcas y su incremento en número de hileras y granos (Dorweiler, Stec, Kermicle, & Doebley, 1993; Doebley, 2004, Doebley, 2006).

Para el frijol representó la pérdida de su capacidad de dispersión y adecuación natural a consecuencia de la fijación de mutaciones en los genes que determinan la dehiscencia de sus vainas, la latencia en sus semillas, la insensibilidad al fotoperiodo, un hábito de crecimiento determinado y el incremento del tamaño y peso de la semilla (Koinange, Singh, & Gepts, 1996).

En la calabaza, significó el decremento de su capacidad de dispersión y adecuación al ambiente natural a través de la fijación de mutaciones ligadas frutos y semillas más grandes, y frutos con carne menos fibrosa y no amarga (Smith, 2006 ; Gong et al, 2012).

Para el ser humano significó un alto costo social al hacer una gran inversión de trabajo año tras año, en: 1) la selección de variantes con mutaciones favorables a la cosecha, el consumo y el manejo; 2) el cotejo del comportamiento productivo de las variantes selectas; 3) los cuidados durante el almacenamiento del acervo genético novedoso y 4) la multiplicación de la semilla. En consecuencia, podemos decir que tenemos una deuda histórica no valorada ni reconocida con los campesinos que han generado, conservado y mejorado los cultivares año tras año, desde que éstos perdieron su capacidad de supervivir a las condiciones naturales; que en el caso de los maíces y calabazas ha sido por cerca de 9,000 años.

¿Cuál es la importancia de estudiar la dinámica evolutiva actual de las plantas de la milpa?

Un aspecto relevante radica en que el proceso de evolución bajo manejo y selección humana sigue siendo actual y dinámico. En regiones y sitios donde las poblaciones domésticas de maíz, frijol y calabaza crecen junto con las poblaciones silvestres modernas de sus ancestros, se generan enjambres genéticos silvestre-arvense-domésticos como producto del entrecruzamiento natural y cuya dinámica también está influenciada fuertemente por la selección y el manejo agrícola tradicional de los campesinos (Wilson, Lira, & Rodríguez, 1994; Papa & Gepts, 2003; Doebley, 2004; Zizumbo-Villarreal, Colunga-GarcíaMarín, Payró de la Cruz, Delgado-Valerio, & Gepts, 2005).

En el maíz los estudios genético-moleculares y de estructura demográfica de poblaciones silvestres y domésticas de las tierras bajas y altas de las provincias biogeográficas Depresión del Balsas y Eje Neovolcánico, nos indican flujo genético activo entre las subespecies silvestres: *Zea mays* subespecie *parviglumis* y *Zea mays* subespecie *mexicana*; así como flujo genético entre estas dos subespecies con poblaciones de maíces domésticos. En las tierras

bajas de la provincia Depresión del Balsas, donde se distribuye principalmente la subespecie *parviglumis*, el flujo genético es mayor entre esta subespecie con los maíces criollos domésticos, pero en las tierras altas el flujo es mayor con la subespecie *mexicana* en donde ésta predomina. El desplazamiento de alelos domésticos por alelos silvestres en esta provincia ha provocado que los maíces criollos muestren mayor identidad genética con la subespecie *mexicana* que con su progenitor silvestre, la subespecie *parviglumis* (Heerwaarden et al., 2011; Hufford et al., 2013).

En el caso del frijol común (*Phaseolus vulgaris*) y el frijol lima o ib (*P. lunatus*), los análisis genético-moleculares y de estructura genético-demográfica señalan flujo genético significativo entre poblaciones silvestres y domésticas de las dos especies a pesar de que se consideran predominantemente autóctomas. Este flujo genético es, además, asimétrico casi cuatro veces más grande del acervo doméstico al silvestre con la consecuente pérdida de diversidad en las poblaciones silvestres por el desplazamiento de alelos silvestres por domésticos (Papa & Gepts, 2003; Payró de la Cruz, Gepts, Colunga-GarcíaMarín & Zizumbo-Villarreal, 2005; Zizumbo-Villarreal et al., 2005; Martínez-Castillo, Zizumbo-Villarreal, Gepts, Delgado-Valerio, & Colunga-GarcíaMarín, 2006; Martínez-Castillo, Zizumbo-Villarreal, Gepts, & Colunga-GarcíaMarín, 2007).

En el caso de las calabazas, los estudios genético-moleculares y de estructura genética indican flujo genético significativo entre poblaciones silvestres y domésticas (Wilson et al., 1994; Montes-Hernández & Eguiarte, 2002). Sin embargo, los análisis genético-demográficos señalan que la asimetría del flujo puede ser hasta trece veces más grande del acervo doméstico hacia el silvestre, lo cual ha provocado abatimiento de la diversidad genética en las poblaciones silvestres, así como un alto desplazamiento de alelos silvestres por los domésticos y una baja diferenciación genética entre las poblaciones arvenses y las domésticas (Priori, 2015).

Un alto número de poblaciones seleccionadas y cultivadas por los humanos no han podido ser domesticadas debido a su biología reproductiva o a la baja intensidad de sus presiones humanas de selección y manejo. Estas poblaciones también

presentan alta frecuencia o incluso fijación de alelos que les confieren fenotipos favorables al consumo y al cultivo, pero no han perdido su capacidad de supervivencia en condiciones naturales, por lo que son consideradas semidomesticadas o en proceso de domesticación. Las poblaciones cultivadas tanto semidomesticadas como silvestres, se pueden escapar del cultivo y convertirse en invasoras tanto de hábitats naturales como transformados y entrecruzarse con las poblaciones silvestres de su especie, como es el caso de muchas especies de pastos como: *Andropogon* spp. y *Cynodon* spp. u otras especies cultivadas como *Opuntia* spp. y *Cylindropuntia* spp.

Por lo tanto, el estudio de la dinámica evolutiva de los acervos silvestre-arvense-doméstico nos permite estimar el papel del campesino en la generación o pérdida de diversidad genética. Asimismo nos ayuda a establecer las medidas de conservación, restauración y evaluación del riesgo de migración de alelos y propágulos de plantas domésticas y de genotipos semidomesticados (Martínez-Castillo, Zizumbo-Villarreal, & Colunga-GarcíaMarín, 2008).

Consideraciones finales

El sistema alimentario precerámico de las poblaciones humanas que desarrollaron la región cultural conocida como Mesoamérica, pudo ser estructurado con especies de la selva baja caducifolia que resultaron favorecidas por el fuego y que respondieron positivamente a la selección y al manejo humano. El sistema pudo ser establecido por grupos humanos que presentaban una adaptación cultural basada en la recolección de granos y semillas. Este sistema inicial, basado en los ancestros del maíz, calabaza y frijol, se pudo integrar a partir del uso de tratamientos termo-alcalinos, molienda en piedras y cocimiento en fogón y hornos bajo tierra, lo cual permitió superar los problemas para comerse los granos y semillas de estas especies. Este sistema pudo haber sido un incentivo para inventar la agricultura y la domesticación de plantas, así como para establecer asentamientos humanos semi-permanentes, tan temprano como hace 9,000 AP.

Las plantas mesoamericanas domesticadas se difundieron hacia el sur a través de la vertiente del

Pacífico en donde se distribuyen las selvas secas, arribando a Panamá y a la costa norte de Suramérica tan tempranamente como 7,400-7,000 AP, y a la costa sur de Ecuador y norte del Perú entre 6,700-6,500 AP.

La domesticación significó para las plantas dependencia del ser humano para sobrevivir; para los humanos, significó un alto costo social histórico que las sociedades actualmente dominantes no valoran, y cuyo resultado es la alta diversidad biocultural que disfrutamos hoy en día, esto es algo similar a la falta de valoración que estas mismas sociedades tienen por los resultados de la evolución natural: la biodiversidad. El estudio de la dinámica actual de la evolución bajo manejo y selección humana es fundamental para establecer estrategias de conservación y restauración, así como para evaluar el riesgo de escape de genes domésticos y transgenes hacia las poblaciones silvestres.

La alta diversidad de recursos fitogenéticos generados en multitud de ambientes, presenta en la actualidad grandes amenazas a raíz de los cambios sociales y económicos que está provocando la globalización de los mercados, tales como: a) la destrucción acelerada del hábitat, la reducción de las selvas bajas y los bosques de encino-pino debido al desplazamiento por la ganadería y el desarrollo urbano; b) la perturbación de los sitios de anidación y destrucción de polinizadores, particularmente murciélagos para los agaves, así como las abejas y los colibríes para los frijoles y las calabazas; c) la introducción de plantas invasoras, como los pastos africanos utilizados en la ganadería extensiva; d) el uso excesivo de agroquímicos, particularmente los herbicidas; e) el abandono de los cultivos tradicionales nativos; f) el desplazamiento de los cultivares nativos con cultivares mejorados y transgénicos promovidos por los programas gubernamentales y privados; g) la intensificación de la agricultura con alta inversión; h) el abandono del campo por migración y por el desplazamiento humano; i) el cambio demográfico en la agricultura mexicana quedando en las áreas rurales solo los viejos campesinos que realizan las actividades agrícolas.

Entre los principales retos que enfrentamos para la conservación de los recursos genéticos mesoamericanos están: a) la necesidad de monitorear el proceso evolutivo en los enjambres

genéticos silvestre-arvense-doméstico en cada una de las especies a fin de establecer las estrategias adecuadas de conservación, restauración y aprovechamiento; b) la necesidad de establecer programas de conservación participativa *in situ* que incluyan la diversidad de la milpa; c) la necesidad de establecer programas adicionales a los de conservación *ex situ*; d) la urgente necesidad de apoyar económicamente a las unidades productivas tradicionales para que conserven y mejoren su germoplasma.

Ante el enorme riesgo que significa del cambio climático para la agricultura y la alimentación, los recursos fitogenéticos generados en la milpa en multitud de ambientes y condiciones ecológicas y económicas limitativas se pueden convertir en una herramienta fundamental para responder a este riesgo. Este hecho constituye una gran oportunidad para el aprovechamiento y la conservación de estos recursos.

Referencias

- Aceituno, F., & Castillo, N. (2005). "Mobility strategies in Colombia's middle mountain range between the early and middle Holocene". *Before farming* 2:1-17
- _____, & Rojas, S. 2012. "Del Paleoindio al Formativo: 10.000 años para la historia de la tecnología lítica en Colombia". *Boletín de Antropología* 26 (43): 124-156.
- _____, & Loaiza, N. 2014. "Early and Middle Holocene evidence for plant use and cultivation in the Middle Cauca River Basin, Cordillera Central (Colombia)". *Quaternary Science Reviews* 86: 49-62.
- Amick, D. 1996. "Regional patterns of Folsom mobility and land use in the American Southwest". *World Archaeology* 27 (3): 411-426.
- Black, S., & Thoms, A. 2014. "Hunter-gatherer earth ovens in the archaeological record; fundamental concepts". *American Antiquity* 79(2): 203-206.
- Burney, D., Burney, L., & MacPhee, R. 1994. "Holocene charcoal stratigraphy from Laguna Tortuguero, Puerto Rico, and the timing of human arrival on the island". *Journal of Archaeological Science* 21(2): 273-281.
- Chacon, S., Pickersgill, B., & Debouck, D. 2005. "Domestication patterns in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and the origin of the

- Mesoamerican and Andean cultivated races". *Theoretical and Applied Genetics* 110: 432–444.
- Chandler Ezell, K., Pearsall, D., & Zeidler, J. 2006. "Root and tuber phytoliths and starch grains document manioc (*Manihot esculenta*), arrowroot (*Maranta arundinacea*), and lerén (*Calathea* sp.) at the Real Alto site Ecuador". *Economic Botany* 60 (2):103-120.
- Colunga-GarcíaMarín, P., & Zizumbo Villarreal, D. 1993. Evolución bajo agricultura tradicional y desarrollo sustentable. En: *Cultura y manejo sustentable de los Recursos Naturales*. Volumen I. Leff, E. y Carabias, J. (Coord.) CIIH-UNAM-Miguel Ángel Porrúa. México. pp. 123-164.
- Colunga-GarcíaMarín, P., & Zizumbo-Villarreal, D. 2004. "Domestication of plants in Maya Lowlands". *Economic Botany* 58 (supplement): S101-S110.
- CONABIO, 1997. *Provincias biogeográficas de México*. Escala 1:4 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Cooke, R. 2005. "Prehistory of Native Americans on the Central American land bridge: Colonization, dispersal, and divergence". *Journal of Archaeological Research* 13:129-187
- Dickau, R., Ranere, A., & Cooke, R. 2007. "Starch grain evidence for the preceramic dispersals of maize and root crops into tropical dry and humid forests of Panama". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104: 3651-3656.
- _____. 2010. "Microbotanical and macrobotanical evidence of plant use and the transition to agriculture in Panama". En: *Integrating Zooarchaeology and Paleoethnobotany: A consideration of issues, methods, and cases*. VanDerwarker A. y T. Peres (Eds). New York: Springer, pp. 99-134.
- Dillehay, T. D., Rossen, J., & Netherly, P. 1997. "The Norte Chico tradition: The beginnings of Andean civilization". *American Scientist* 85: 46–55.
- _____, Rossen, J. J., Maggard, G., Stackelbeck, K., & Netherly, P. 2003. "Localization and possible social aggregation in the Late Pleistocene and Early Holocene on the north coast of Peru". *Quaternary International* 109–110: 3–11.
- Doebley, J. 1984. "Seeds of wild grasses: A major food for Southwestern Indians". *Economic Botany* 38: 52-64.
- _____. 2004. "The genetics of maize evolution". *Annual Review Genetics* 38: 37–59.
- _____. 2006. "Unfallen grains: how ancient farmers turned weeds into crops". *Science* 312: 1318–1319.
- Dorweiler, J., Stec A. A., Kermicle, J., & Doebley, J. 1993. "Teocintle glume architecture 1: a genetic locus controlling a key step in maize evolution". *Science* 262: 233-235.
- Ferrusquía-Villafranca I. 1990. *Provincias biogeográficas con base en rasgos morfotectónicos*. Mapa IV8.10. Atlas Nacional de México, vol III. Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Flannery, K. 1986. *Guila Naquitz, archaic foraging and early agriculture in Oaxaca Mexico*. Academic Press. New York.
- Freitas, F., Bendel, G., Allaby, R., & Brown, T. 2003. "DNA from primitive maize races and archaeological remains: implications for the domestication of maize and its expansion into South America". *Journal Archaeological Science* 30: 901-908.
- Gong, L., Paris, H.S., Nee, M.H., Stift G., Pachner, M. Vollmann, J. and Lelley, T. 2012. Genetic relationships and evolution in *Cucurbita pepo* (pumpkin, squash, gourd) as revealed by simple sequence repeat polymorphisms. *Theoretical and Applied Genetics* 124: 875-891.
- Grobman, A., Donavia, D., Dillehay, T., Piperno, D., Iriarte, J., & Hols, I. 2012. "Preceramic maize from Paredones and Huaca Prieta, Peru". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 109 (5): 1755–1759.
- Gry J., Sobog, I., & Andersson, H. S. 2006. *Cucurbitacins in plant food*. Nordic Council of Ministers. Copenhagen.
- Haas J., Creamer, W., Huamán-Mesía, L., Goldstein, D., Reinhard, K., & Vergel-Rodríguez, C. 2013. "Evidence for maize (*Zea mays*) in the Late Archaic (3000–1800 B.C.) in the Norte Chico region of Peru". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 110 (13): 4945-4949
- Hart, P. J. 2004. "Can *Cucurbita pepo* gourd seeds be made edible?". *Journal of Archaeological Science*. 31:1631-1633.
- Heerwaarden, J., Doebley, J., Briggs, W., Glaubitz, J., Goodman, M., Sanchez-Gonzalez, J., & Ross-Ibarra, J. 2011. "Genetic signals of origin, spread, and introgression in a large sample of maize landraces". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 108 (10): 4133–4138.

- Sciences of the USA* 108(3):1088-1092.
- Hufford, M., Lubinsky, P., Pyh  j  rvi, T., Devengenzo, M., Ellstrand, N., & Ross-Ibarra, J. 2013. "The genomic signature of crop-wild introgression in maize". *PLoS Genetics*, 9:1003477.
- Ittis H., H. 2000. "Homeotic sexual translocations and the origin of maize". *Economic Botany* 54(1):7-42.
- Koinange, E., Singh, S., & Gepts, P. 1996. "Genetic control of the domestication syndrome in common bean". *Crop Science*. 36:1037-1045.
- Kraft, K., Brown, C., Nabhan, G., Luedeling, E., Luna Ruiz, J., Geo Coppens d'Eec enbrugge, Hijmans, R., & Gepts, P. 2015. "Multiple lines of evidence for the origin of domesticated chili pepper, *Capsicum annuum*, in Mexico". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 111(17): 6165-6170.
- Kwak M., & Gepts, P. 2009. "Structure of genetic diversity in the two major gene pools of common bean (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae)". *Theoretical Applied Genetics*. 118: 979-992.
- Leach, J. D., & Sobolik, K. D. 2010. "High dietary intake of prebiotic inulin-type fructans in the prehistoric Chihuahuan Desert". *British Journal of Nutrition* 103(11):1558-1561.
- MacNeish, R. 1964. "Ancient Mesoamerica civilization". *Science* 143: 531-537.
- _____. 1967. "Mesoamerican archaeology". *Biennial Review of Anthropology* 5:306-331.
- Maggard, G., & Dillahay, T. 2011. *El Palto Phase (13800-9800 BP)*. En: *New perspectives on food production and social organization*. T. D. Dillehay (Ed.). Cambridge. University Press Cambridge: pp. 77-94.
- _____. 2011. "Las ocupaciones humanas del Pleistoceno Final y el Holoceno Temprano en la costa norte del Per  ". *Bolet  n de arqueolog  a PUCP (Per  )*. 15:121-143.
- Marcus, J., & Flannery, K. 1996. *Zapotec Civilization: how urban society evolved in Mexico's Oaxaca Valley*. Thames and Hudson Ltd, London.
- Mart  nez Castillo, J.; Zizumbo Villarreal, D., Gepts, P., Delgado Valerio, P., & Colunga-Garc  aMar  n, P. 2006. "Structure and Genetic Diversity of Wild Populations of Lima Bean (*Phaseolus lunatus* L.) from the Yucatan Peninsula, Mexico". *Crop Science* 46:1071-1080.
- _____, Zizumbo Villarreal, D., Gepts, P., & Colunga-Garc  aMar  n, P. 2007. "Gene flow and genetic structure in the wild-weedy-domesticated complex of *Phaseolus lunatus* L. in its Mesoamerican center of domestication and diversity". *Crop Science* 47: 58-66
- _____, Zizumbo Villarreal, D., & Colunga-Garc  aMar  n, P. 2008. "Genetic erosion and *in situ* conservation of Lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) landraces in its Mesoamerican diversity center". *Genetic Resources and Crop Evolution* 55(7):1065-1077.
- Montes Hern  ndez, S., & Eguiarte L. E., L. 2002. "Genetic structure and indirect estimates of gene flow in three taxa of *Cucurbita* (*Cucurbitaceae*) in western Mexico". *American Journal of Botany* 89:1156-1163.
- Pag  n, J. J., Rodr  guez, R. R., Baik, L. A. C., & Storde, Y. N. 2005. "La temprana introducci  n y uso de algunas plantas dom  sticas, silvestres y cultivos en las Antillas precolombinas. Una primera revaloraci  n desde la perspectiva del 'arcaico' de Vieques y Puerto Rico". *Di  logo Antropol  gico* 3 (10): 7-33.
- Pag  n-Jim  nez, J., Rodr  guez-Ramos R., Basil A., Reid, B., Van den Bel, C., & Hofman, M. 2015. "Early dispersals of maize and other food plants into the Southern Caribbean and Northeastern South America". *Quaternary Science Reviews* 123: 231-246.
- Papa, R., & Gepts, P. 2003. "Asymmetry of gene flow and differential geographical structure of molecular diversity in wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) from Mesoamerica". *Theoretical Applied Genetics* 106: 239-250.
- Payr   de la Cruz, E., Gepts, P., Colunga-Garc  aMar  n, P., & Zizumbo Villarreal, D. 2005. "Spatial distribution of genetic diversity in wild populations of *Phaseolus vulgaris* L. from Guanajuato and Michoacan, Mexico". *Genetic Resources and Crop Evolution* 52 (5): 589-599.
- Perales, H., & Aguirre, J. 2008. *Biodiversidad humanizada*. En: *Capital Natural de M  xico*. Volumen I. Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, M  xico, pp. 565- 603.
- Pearsall, D., Chandler-Ezell, K. & Chandler-Ezell, A. 2004. "Maize in ancient Ecuador: results of residue analysis of stone tools from the Real Alto site". *Journal Archaeology Science* 31: 423-442.
- Perry, L. 2002. "Starch granule size and the domestication of manioc (*Manihot esculenta*)

- and sweet potato (*Ipomoea batatas*). *Economic Botany* 56: 335-349.
- Piperno D., Andres, T., & Stothert, K. 2000. "Phytoliths in *Cucurbita* and other neotropical Cucurbitaceae and their occurrence in early archaeological sites from the lowland American tropics". *Journal of Archaeological Science* 27(3):193-208.
- _____, & Stothert, E. 2003. "Phytolith for early Holocene *Cucurbita* domestication in Southwest Ecuador". *Science* 299(5609): 1054-1057. 647
- _____, Moreno, J., Iriarte, J., Holst, I., Lachniet, M., Jones, G., Ranere, A. J., & Castazo, R. 2007. "Late Pleistocene and Holocene environmental history of the Iguala Valley, central balsas watershed of Mexico". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104: 11874-1188.
- _____, & Dillehay, T. 2008. "Starch grains on human teeth reveal early broad crop diet in northern Peru". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 105 (50): 19622–19627.
- _____, Ranere, A., Holst, I., Iriarte, J., & Dickau, R. 2009. "Starch grain and phytolith evidence for early ninth millennium BP maize from the Central Balsas River Valley, Mexico". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 106: 5019–5024.
- _____. 2011. "The origins of plant cultivation and domestication in the new world tropics: patterns, process, and new developments". *Current Anthropology* 52 (S4): 453–470.
- Pohl, M., Pope, K., Jones, J., Jacob, J., Piperno, D., France, S., Lentz, D., Gifford, J., Danford, M., & Josserand, J. 1996. "Early agriculture in the Maya Lowlands". *Latin American Antiquity* 7: 355-372.
- _____, Piperno, D., Pope, K., & Jones, J. 2007. "Microfossil evidence for pre-columbian maize dispersal in the neotropics from San Andres, Tabasco, Mexico". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104: 6870-6875.
- Pope, K., Pohl, M., Jones, J., Lentz, D., Nagy, C., von Vega, C., & Quitmyer, I. 2001. "Origin and environmental setting of ancient agriculture in the lowlands of Mesoamerica". *Science* 292 (5520):1370-1373.
- Poinar H. N., Kuch, M., Sobolik, K., D., Barnes, I., Stankiewicz, A. B., Kuder, T., Spaulding, W. G., Bryant, V. M., Cooper, A., & Pa'a'abo, S. 2001. "A molecular analysis of dietary diversity for three archaic Native Americans". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 98(8): 4317–4322.
- Priori, D. 2015. *Recursos genéticos de abóboras: usos, caracterização e avaliação do fluxo gênico*. Agronomia da Universidade Federal de Pelotas, Doutor em Ciências (Fitomelhoramento). Pelotas, Rio Grande do Sul. Brasil.
- Ranere, A., & López, C. E. 2007. "Cultural Diversity in Late Pleistocene/Early Holocene Populations in Northwest South America and Lower Central America". *International Journal of South American Archaeology* 1: 25-31.
- _____, Piperno, D., Holst, I., Dickau, R., & Iriarte, J. 2009. "Pre-ceramic human occupation of the Central Balsas Valley, Mexico: cultural context of early domesticated maize and squash". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 106: 5014–5018.
- Richards M. 1996. "Brains, Bones, and Hot Springs". *The Bulletin of Primitive Technology* Fall 1996. http://www.survivalprimer.com/Hide_Processing_Native_American.pdf
- Rossen, J., & Dillehay, T. D. 1999. "La colonización y el asentamiento del norte de Perú: Innovación, tecnología y adaptación en el valle Dezana". *Boletín de Arqueología PUCP (Peru)* 3:121-139.
- Sanjur, O., Piperno, D., Andres, T., & Wessel-Beaver, L. 2002. "Phylogenetic relationships among domesticated and wild species of *Cucurbita* (Cucurbitaceae) inferred from a mitochondrial gene: Implications for crop plant evolution and areas of origin". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 99 (1):535-540.
- Smalley J., & Blake, M. 2003. "Sweet Beginnings: Stalk sugar and the domestication of maize". *Current Anthropology*, Vol. 44 (5): 675-703.
- Smith, B. 1995. *The emergence of agriculture*. Scientific American Library, New York, New York, USA.
- _____. 2006. "Seed size increase as marker of domestication". En: Documentig domestication. Zeder *et al.* (eds). University of California Press. Berkley, California: pp.25-31.
- Standen V. & B.T. Arriaza. 2005. "Las técnicas de momificación artificial entre los cazadores, pescadores, y recolectores del desierto de Atacama (Norte de Chile)". *Estudios de Antropología Biológica*. XII: 1023-1033. México.

- Stothert, K., Piperno, D., & Andres, T. 2003. "Terminal Pleistocene/Early Holocene Human Adaptation in Coastal Ecuador: The Las Vegas Evidence". *Quaternary International* 109-110: 23-43.
- Van der Poel A., F. B., Blonk J.; Huisman J., & Den Hartog, L. A. 1991. "Effect of processing on anti-nutritional factors and protein nutritional value of dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.). A review". *Livestock Production Science* 28 (4): 305-319.
- Wilson, H., Lira R., & Rodriguez, I. 1994. "Crop-weed gene flow: *Cucurbita argyrosperma* Huber and *C. fraterna* L.H. Bailey (Cucurbitaceae)". *Economic Botany* 48: 293-300.
- Zarrillo, S., Pearsall, D., Raymond, J., Tisdale, M., & Quon D. 2008. "Directly dated starch residues document early formative maize (*Zea mays* L) in tropical Ecuador". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 105: 5006-5011.
- Zizumbo-Villarreal, D., Colunga-GarcíaMarín, P., Payró de la Cruz, E., Delgado V., P., & Gepts, P. 2005. "Population structure and evolutionary dynamics of wild-weedy-domesticated complexes of *Phaseolus vulgaris* L. in a Mesoamerican region". *Crop Science* 45(3):1073-1083.
- _____, & Colunga-GarcíaMarín, P. 2010. "Origin of agriculture and plant domestication in West Mesoamerica". *Genetic Resources Crop Evolution* 57: 813-825.
- _____, Flores-Silva, A., & Colunga-GarcíaMarín, P. 2012. "The archaic diet in Mesoamerica: Incentive for milpa development and species domestication". *Economic Botany* 66(4):328-343.
- Zizumbo Villarreal, D., & Colunga García-Marín. 2016. "El uso de las cenizas como posible precursor de la nixtamalización en el oeste de Mesoamérica". *Revista de Geografía Agrícola*. 57: 157-168.