

Los arcos y enjutas de la domesticación, adaptación y mejora del maíz

María Jazmín Abraham-Juárez*, Allison C Barnes[†], Alejandro Aragón-Raygoza^{†,*,‡}, Destiny Tyson^{†,‡}, Andi Kur[†], Josh Strable^{†,1}
and Rubén Rellán-Álvarez^{†,1}

*Laboratorio Nacional de Genómica para la Biodiversidad (LANGE BIO), Unidad de Genómica Avanzada, Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional (CINVESTAV), Irapuato 36821, México, [†]Department of Molecular and Structural Biochemistry, North Carolina State University, Raleigh, NC, USA 27695, [‡]Department of Crop and Soil Sciences, North Carolina State University, Raleigh, NC, USA 27695

resumen Los pobladores de la cuenca del Río Balsas en el Suroeste de México, domesticaron el maíz a partir de una especie herbácea conocida como teocintle. Nueve mil años más tarde, en 2021, Deb Haaland -perteneciente a la tribu Pueblo Laguna de Nuevo México- lució un vestido adornado con plantas de maíz cuando juró su cargo como Secretaria del Departamento de Interior de los Estados Unidos de América. La elección de esta vestimenta subraya la importancia de la co-evolución del maíz y de los campesinos que, a través de un cuidadoso proceso de selección a lo largo de miles de años, domesticaron el maíz y modificaron su fisiología y arquitectura para adaptarlo a las condiciones ambientales en las que habitaban. Algunos caracteres como el número de tallos secundarios se seleccionaron directamente (arcos), mientras que otros como el tamaño de la espiga son el resultado indirecto de la evolución y mejora del maíz (enjutas). En este manuscrito hacemos una revisión de nuestro conocimiento actual sobre los procesos, celulares, fisiológicos, metabólicos y de desarrollo que fueron seleccionados por campesinos y mejoradores y que han llevado al maíz a ser uno de los cultivos más importantes del planeta.

La domesticación del maíz a partir del teocintle (Fig.1) [Wright et al. \(2005\)](#); [Hufford et al. \(2012\)](#), así como su expansión y adaptación a nuevos ambientes, [Liu et al. \(2015\)](#); [Swarts et al. \(2017\)](#); [Wang et al. \(2017b\)](#) y su mejora genética [Wang et al. \(2020a\)](#); [Jiao et al. \(2012\)](#), redujo su diversidad genética a través de procesos de selección y cuellos de botella. El teocintle es un recurso fundamental para identificar loci que regulan caracteres de la arquitectura del maíz que se han perdido durante la domesticación. La morfología de la parte aérea del maíz tiene un considerable impacto en caracteres relacionados con el rendimiento como la densidad de las plantas, inflorescencias y la producción de grano [Dong et al. \(2019a\)](#); [Strable \(2021\)](#); [Chen and Gallavotti \(2021\)](#). Recientemente se han mapeado genéticamente varios loci de caracteres cuantitativos y alelos candidatos relacionados con la evolución de la arquitectura de la parte aérea del maíz usando poblaciones de líneas recombinantes puras [Wills et al. \(2013\)](#); [Li et al. \(2016\)](#); [Calderón et al. \(2016\)](#); [Xu et al. \(2017\)](#); [Liu et al. \(2019\)](#); [Tian et al. \(2019\)](#); [Yang et al. \(2019a\)](#). Usando esta estrategia, Tian y colaboradores han identificado UPA1 y UPA2, dos QTL que controlan el ángulo de las hojas. UPA2 es una variante regulatoria en cis, mientras que UPA1 codifica una enzima biosintética de brasinosteroides. La introgresión de un alelo de teocintle de UPA2, que promueve hojas con ángulos más verticales, en líneas de maíz híbrido permitió una mayor densidad de plantas y rendimiento de grano [Tian et al. \(2019\)](#). Mientras que este estudio demuestra la importancia de los alelos de los parientes silvestres del maíz en la arquitectura de la planta y el rendimiento, la intensidad de la selección de carac-

terísticas relacionadas con los órganos reproductivos es más del doble que en aspectos relacionados con características vegetativas de la planta. La reducción de ramificaciones axilares es una característica común en muchos cultivos domesticados en comparación con sus ancestros silvestres [Dong et al. \(2019b\)](#) y la modificación de estos patrones de desarrollo son coordinados a nivel de regulación por medio de interacciones dinámicas entre proteínas, factores de transcripción y elementos no codificantes [Parvathaneni et al. \(2020\)](#). En maíz, el incremento de la dominancia apical fue clave en la domesticación, y ésta se logró por la ganancia de función del factor de transcripción TB1. TB1 ha sido propuesto como un regulador negativo crucial en el crecimiento celular, modulando varios genes de domesticación, como GT1, TRU1 y TGA1 [Doebley \(2004\)](#) [Dong et al. \(2019b\)](#). En efecto, algunos grupos de genes relacionados con domesticación y mejoramiento de cultivos han sido reportados, las familias de genes TCP, bHLH y MADS están altamente representadas en estos grupos [Doebley et al. \(2006\)](#). De acuerdo con la función de TB1, plantas mutantes en *tb1*, *gt1* y *tru1* producen un elevado número de ramas basales y aéreas debido a alteración en la dormancia de yemas axilares [Doebley et al. \(1997\)](#); [Whipple et al. \(2011\)](#); [Dong et al. \(2017\)](#). Además, TB1 afecta algunas fitohormonas y azúcares regulando positivamente ácido abscísico y ácido jasmónico, y regulando negativamente giberelinas y el transportador de sacarosa SWEET15b [Dong et al. \(2019b\)](#).

Experimentos de RNA-seq y ChIP-seq han contribuido a mejorar el entendimiento de las vías regulatorias controladas por TB1 y GT1, explicando cómo la variación alélica en esta red transcripcional producen cambios drásticos benéficos agrónomicamente en la arquitectura de las plantas. Entre los blancos de

¹ Department of Molecular and Structural Biochemistry, North Carolina State University, Raleigh, NC, USA 27695 E-mail: rrellan@ncsu.edu, jstrabl@ncsu.edu

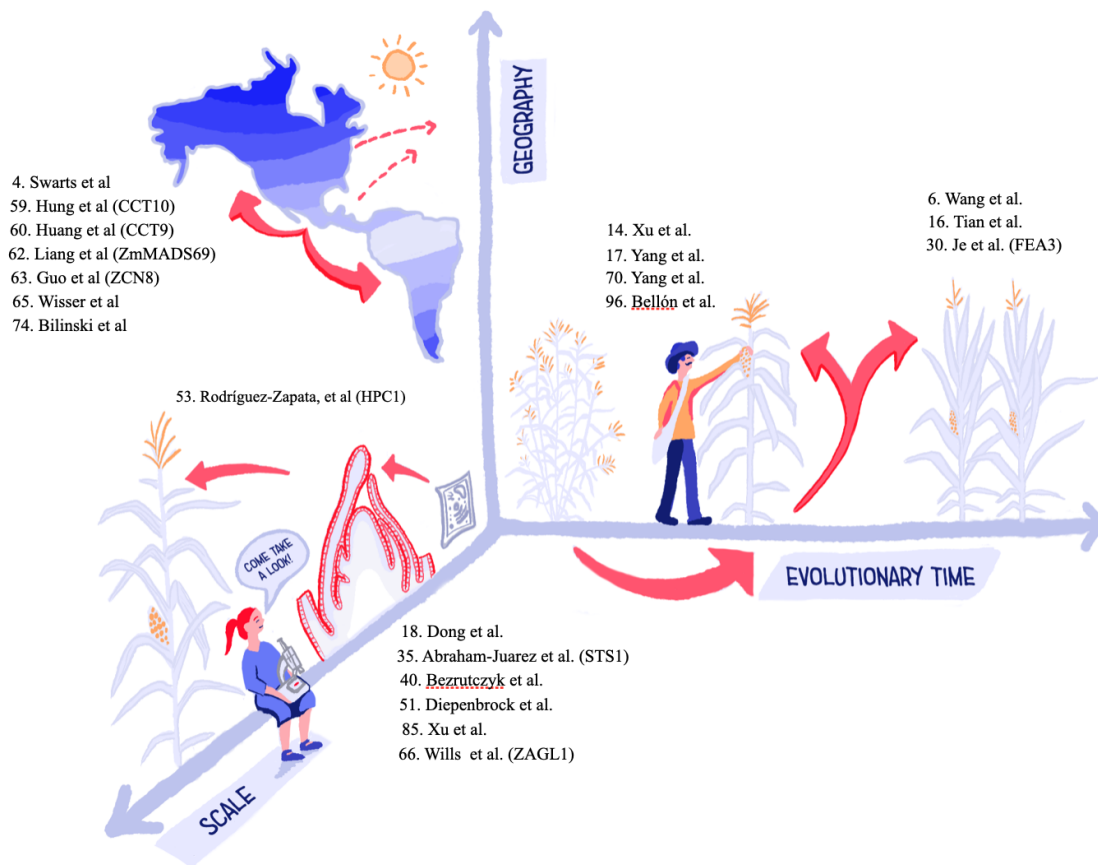


Figura 1 Los tres ejes sobre los cuales la selección humana ha actuado durante la domesticación, adaptación y mejora así como algunas de las características que han resultado de esta selección. El eje Y representa los cambios ambientales y geográficos a los que el maíz tuvo que adaptarse después de su domesticación en México. Los colores en el mapa indican la cantidad de horas de luz. El eje de las X indica cómo la selección por parte de los campesinos y mejoradores ha cambiado la arquitectura general de la planta como el número de tallos, la altura de mazorca, el tamaño de la espiga, entre otros. El eje Z indica cómo cambios a nivel metabólico, fisiológico, genómico y celular impactan cambios a nivel de arquitectura de la planta. Las referencias indican algunos de los estudios y genes involucrados en los procesos indicados en cada uno de los ejes.

TB1 han sido reportados algunos genes relacionados con la percepción de la luz y la respuesta a luz roja y roja lejana [Dong et al. \(2019b\)](#). Ésta observación concuerda con la función descrita previamente para TB1, donde el PHYTOCHROME B percibe la sombra como un radio bajo de luz roja/roja lejana e inicia una cascada de señalización que promueve la supresión de TB1 y GT1, y por lo tanto el crecimiento de yemas laterales en condiciones con poca luz [Whipple et al. \(2011\)](#) [Dong et al. \(2019b\)](#). En el maíz domesticado, el módulo TB1-GT1 condiciona la represión constitutiva del crecimiento de yemas axilares, la cual es percibida como insensibilidad a la respuesta de escape a la sombra, que es una característica distintiva entre maíz y teocintle [Whipple et al. \(2011\)](#); [Wang et al. \(2016\)](#). La selección de la represión del crecimiento de yemas axilares junto con la selección de hojas con ángulos de crecimiento menores ha contribuido al incremento en la densidad de plantas en campo durante el mejoramiento [Wang et al. \(2020a\)](#), un factor que es fundamental para incrementar el rendimiento por área cultivada [Mansfield and Mumm \(2014\)](#). La arquitectura de las plantas depende de la actividad de los meristemos apicales del tallo (SAMs) (Fig

1) [Wu et al. \(2018\)](#). El módulo CLV-WUS es una vía de retroalimentación clave que regula la comunicación entre las células dentro del SAM en diferentes especies de plantas [Somssich et al. \(2016\)](#); en maíz, las proteínas ortólogas de CLV parecidas a receptores llamadas FEA y las proteínas WUS han sido estudiadas principalmente en las inflorescencias [Bommert et al. \(2013\)](#); [Je et al. \(2016\)](#). En esta misma vía, ZmCRN, una proteína de señalización, funciona río debajo de FEA2/CLV2, la cual transmite las señales de los péptidos CLE a través de interacciones con CT1 y ZmCRN [Je et al. \(2018\)](#). Interesantemente, otras proteínas FEA han sido identificadas funcionando en vías paralelas a CLV-WUS, por ejemplo, FEA4 promueve la diferenciación en la periferia del SAM en oposición a KN1 y WUS [Pautler et al. \(2015\)](#). Estas vías ilustran cómo la comunicación entre células a través de rutas de transducción de señales regula la actividad del meristemo de la inflorescencia, el cual es un objetivo principal en la domesticación de maíz en la búsqueda de meristemos de mazorcas más grandes. Recientemente, se reportó que el uso de la edición de genomas por CRISPR-Cas9 para generar alelos débiles de promotores de genes CLE incrementó múltiples car-

acterísticas relacionadas con el rendimiento del grano, dos eliminaciones de fragmentos del promotor de ZmCLE7 mostraron un incremento significativo en la mayoría de las características relacionadas con el rendimiento, incluyendo el peso y el número de granos por mazorca, algunas mostraron compensación y redundancia de alelos nulos ZmCLE7 [Liu et al. \(2021\)](#). Esto muestra que en la era de la edición de genomas, la domesticación rápida puede ser llevada a cabo más eficientemente. Además, la recreación de proteínas ancestrales de maíz para obtener nuevas versiones con pequeños cambios en la secuencia, ya sea por edición del genoma o por uso de transgenes, resalta el potencial para inducir evolución gradual en la morfología de las plantas [Bartlett et al. \(2016\)](#); [Abraham-Juárez et al. \(2020\)](#). Los avances en tecnologías “ómicas” de células y núcleos individuales están forjando nuevas oportunidades para poder resolver la heterogeneidad de los tejidos [Seyfferth et al. \(2021\)](#). Los estudios de transcriptómica de células individuales (scRNA-seq o single cell RNA sequencing) en maíz han resaltado aspectos del desarrollo y la fisiología de células germinales que previamente habían pasado desapercibidos [Nelms and Walbot \(2019\)](#). Los meristemos vegetativos y reproductivos han sido recalcitrantes al aislamiento de protoplastos (células vegetales sin pared celular) viables. Los estudios recientes en meristemos apicales de tallo y de la mazorca han resuelto estos obstáculos técnicos y han permitido obtener miles de protoplastos para estudios de transcriptómica en células individuales [Satterlee et al. \(2020\)](#); [Xu et al. \(2021\)](#). En hojas de maíz que se encontraban en estadios más diferenciados, la scRNA-seq ha descubierto acumulación de transcritos de parálogos de SWEET13 en la capa de células que rodea los haces vasculares [Bezruczyk et al. \(2021\)](#). Además el análisis de núcleos individuales junto con ensayos de accesibilidad de cromatina a través de la secuenciación identificó linajes celulares específicos por enriquecimiento de regiones de cromatina accesibles (ACR, Accessible Chromatin Regions) que frecuentemente tienen sitios de unión a ADN de factores de transcripción en la proximidad de genes con patrones de expresión que son específicos de cada capa celular [Marand et al. \(2020\)](#). Además las interacciones físicas entre las regiones distales de ACRs y genes, especialmente en regiones con importancia agronómica, que se habían detectado anteriormente en tejidos completos [Ricci et al. \(2019\)](#), también se detectaron en núcleos aislados [Marand et al. \(2020\)](#). Las ACR están altamente conservadas entre especies vegetales [Lu et al. \(2019\)](#) y por tanto, la aplicación de los estudios de células y núcleos individualizados puede suponer una revolución en el campo de la genómica comparativa. Por ejemplo el desciframiento de los transcriptomas y estados de cromatina a nivel de tejido específico celular entre teocintles y maíz incorporando plantas crecidas en condiciones ambientales a las que ocurrieron durante la domesticación [Lorant et al. \(2017\)](#) podría ayudarnos a entender cómo las condiciones ambientales afectaron a los niveles de expresión en ciertas líneas celulares durante la domesticación. Los humanos han seleccionado metabolitos secundarios que afectan el color, la dulzura y otras características de los granos que están relacionadas con el sabor y en general con propiedades organolépticas [Alseekh et al. \(2021\)](#). De hecho, genes como ZmSWEET4c involucrados en el transporte de azúcares a la semilla muestran señales de selección en maíz (y en arroz) cuando se comparan con teocintle [Sosso et al. \(2015\)](#). Vallebuena y colaboradores, sugieren que la señales de selección en TB1 apuntan a que el proceso de domesticación pudo haberse enfocado en un principio en incrementar la biomasa del tallo para su consumo directo [Vallebuena-Estrada](#)

[et al. \(2016\)](#). En tiempos recientes, los pueblos indígenas americanos desarrollaron el maíz dulce al seleccionar varios alelos del mutante SU1 de forma independiente [Hu et al. \(2021\)](#). La selección para reducir la amargura de los granos de maíz puede haber contribuido a una reducción en la concentración de alcaloides cuando se compara con los granos de teocintle [Xu et al. \(2019\)](#). Muchos de los cambios metabólicos que ocurrieron durante la domesticación no se seleccionaron de forma consciente, y es informativo comparar la composición nutricional de las especies domesticadas y sus parientes silvestres. Fang y colaboradores encontraron una arquitectura similar en la composición de los aceites y carotenoides de los granos de maíz y de teocintle [Fang et al. \(2020\)](#). En el caso de los carotenoides se ha trabajado para aprovechar la variación natural de los mismos en maíz para incrementar su concentración en áreas donde existe deficiencia de estos compuestos y donde el maíz tiene una contribución esencial la dieta de la población [Diepenbrock et al. \(2020\)](#). Un estudio reciente comparando los metabolitos de una población BC2S7 creada a partir de una cruz entre el teocintle de valles altos (*Zea mays* ssp. mexicana) y la línea pura moderna Mo17, mostró que el proceso de domesticación y mejora llevó a cambios en el metabolismo de aminoácidos, probablemente para mantener la alta demanda de rendimiento de las líneas modernas [Li et al. \(2019\)](#). El origen de muchos de los alelos favorables que llevó a niveles alterados de azúcares, aminoácidos o ácidos tricarboxílicos vino del teocintle [Li et al. \(2019\)](#). Otras características metabólicas favorables con origen en el teocintle de valles altos pueden haber ayudado al maíz a adaptarse a las condiciones características de valles altos incluyendo bajas temperaturas. Una introgresión de teocintle mexicana en razas de maíz de valles altos lleva un alelo favorable que altera los lípidos de membrana aumentando los niveles de fosfatidilcolina [Rodríguez-Zapata et al. \(2021\)](#). Otros genes involucrados en las rutas metabólicas de los fosfolípidos de líneas de maíz adaptadas a bajas temperaturas también muestran tasas de evolución acelerada [Yan et al. \(2019\)](#). Los humanos no sólo domesticaron el maíz en los trópicos, también lo adaptaron a zonas con climas más templados que requerían otras adaptaciones metabólicas. Deng y colegas encontraron diferencias significativas en 40% de los metabolitos entre los granos de líneas de maíz adaptadas a climas tropicales y templados [Deng et al. \(2020\)](#). La arquitectura genética de los genes involucrados en las diferencias metabólicas entre el maíz tropical y templado es más sencilla (un menor número de genes y de mayor efecto) que entre el maíz y sus parientes silvestres. Compuestos como los alcaloides, terpenoides y lípidos muestran diferencias especialmente marcadas entre maíces tropicales y templados. Por ejemplo, las concentraciones de DIMBOA son más elevadas en maíces templados que en los tropicales y al menos un compuesto derivado del DIMBOA, DIMBOA-Glc, ha sido importante para la adaptación del maíz templado a presiones de ataque por insectos. La adaptación a fotoperiodos más largos (más horas de luz) fue un componente fundamental para adaptar el maíz en latitudes altas a lo largo de América [da Fonseca et al. \(2015\)](#); [Swarts et al. \(2017\)](#) (Fig 1). En concreto, fue particularmente importante en la expansión al norte en lo que hoy son los Estados Unidos de América donde la duración del día es mayor durante el periodo de cultivo de maíz en el verano lo cual retrasa la floración de maíces tropicales no adaptados a días largos. La adaptación a fotoperiodo no fue un problema en la expansión del maíz hacia el sur de México y esto puede haber favorecido la rápida expansión del maíz hacia América Central y del Sur [Kistler et al. \(2018\)](#); [Stephen Athens et al. \(2016\)](#). El panel

de asociación anidada de maíz (Nested Association Mapping) se ha usado para identificar QTLs involucrados en la sensibilidad a fotoperiodo [Huang et al. \(2012\)](#). Algunos de los genes que incrementan la sensibilidad al fotoperiodo incluyen ZmCCT9 [Huang et al. \(2018\)](#), ZmCCT10 [Stephenson et al. \(2019\)](#), y ZmRap2.7 [Liang et al. \(2019\)](#). Por otro lado, ZCN8 el gen de florígeno más estudiado, reduce la sensibilidad a fotoperiodo [Guo et al. \(2018\)](#). La adaptación del maíz a latitudes templadas resultó en la selección aditiva de variantes genéticas que incrementan la actividad de ZCN8 [Guo et al. \(2018\)](#) y disminuyen la actividad de ZmCCT9 [Huang et al. \(2018\)](#) y ZmCCT10 [Yang et al. \(2013\)](#) resultando en una disminución de la sensibilidad a fotoperiodo. Experimentos de evolución artificial de poblaciones de maíz tropical favoreciendo tiempos de floración más reducidos han recapitulado los procesos evolutivos de la adaptación del maíz tropical a latitudes templadas y han identificado los mismos genes involucrados en la sensibilidad al fotoperiodo [Wisser et al. \(2019\)](#). Otros genes, como ZAGL1, que no están directamente relacionados con la sensibilidad a fotoperiodo, pero que están involucrados en la reducción del tiempo de floración, también muestran signos de fuerte selección durante el proceso de domesticación [Wills et al. \(2018\)](#). Los genes involucrados en el tiempo de floración también pueden mostrar efectos pleiotrópicos, por ejemplo ZAGL1 también afecta el tamaño de mazorca [Wills et al. \(2018\)](#) y ZmCCT10 está involucrado en la resistencia a la podredumbre del tallo [Wang et al. \(2017a\)](#). Antes de que el maíz llegase a latitudes norte primero se adaptó a los valles altos de México, América Central y del Sur. En los ambientes de valles altos, las bajas temperaturas dan lugar a una lenta acumulación de unidades de calor y favorecen la selección de variantes genéticas que favorecen la floración temprana y/o en contra de variantes que favorecen la floración tardía. De hecho, usando escaneos genómicos de maíces de valles altos, se ha demostrado que varios genes de floración están bajo selección [Gates et al. \(2019\)](#); [Wang et al. \(2020b\)](#). El teocintle de valles altos, teocintle mexicana, es una fuente importante de alelos que inducen una floración temprana en maíces de valles altos [Rodríguez-Zapata et al. \(2021\)](#). Algunas introgresiones de mexicana de alelos de floración temprana se han conservado en maíces templados [Rodríguez-Zapata et al. \(2021\)](#); [Guo et al. \(2018\)](#) [Yang et al. \(2017\)](#) y apuntan a un papel importante de introgresión de teocintle mexicana [Yang et al. \(2017\)](#) en la adaptación del maíz a ambientes en los que la habilidad de fotosintetizar a bajas temperaturas y de inducir floración temprana es ventajosa [Crow et al. \(2020\)](#). El teocintle mexicana se encuentra en los valles altos de Mesoamérica pero no en América del Sur. Sin embargo, la evidencia muestra que ha habido un flujo genético significativo entre la poblaciones de valles altos de mesoamérica y América del Sur [Wang et al. \(2020b\)](#), y por lo tanto no se puede descartar la posibilidad de que alelos de teocintle mexicana hayan estado involucrados en la adaptación del maíz a los valles altos de América del Sur. La fuerte selección de alelos de floración temprana afecta a varios caracteres que contribuyen a un desarrollo, crecimiento y floración acelerados, y han permitido la adaptación a los valles altos. El tamaño del meristemo apical del tallo y el tiempo de floración están inversamente correlacionados, de tal manera que maíces con meristemos grandes florecen antes que aquellos maíces con meristemos más pequeños [Thompson et al. \(2015\)](#); [Leiboff et al. \(2015\)](#). Tamaños de células grandes y tasas de producción de células elevadas se han correlacionado con tamaños de genoma reducidos y estos son más comunes en maíces de valles altos [Bilinski et al. \(2018\)](#); [Díez et al. \(2013\)](#). En teoría, tamaños de

genomas reducidos, permiten tasas de replicación más rápidas que a su vez favorecen un desarrollo acelerado y, de hecho, experimentos de selección acelerada han mostrado que si se selecciona para una con floración temprana, el tamaño de genoma se reduce [Rayburn et al. \(1994\)](#).

Perspectivas futuras

La morfología y genómica comparativa continuarán siendo fundamentales en estudios futuros de la domesticación y adaptación del maíz. La era genómica actual está proporcionando un entendimiento más profundo de la evolución del maíz gracias al ensamblado de de genomas de líneas puras [Hufford et al. \(2021\)](#), razas [Yang et al. \(2019b\)](#) y parientes silvestres [Yang et al. \(2017\)](#). A esto hay que añadir también el desarrollo de un pangenoma a través de una representación gráfica de haplotipos [Valdes Franco et al. \(2020\)](#). Esta abundancia de información genómica junto con el desarrollo de nuevas tecnologías de edición genética en un número creciente de fondos genéticos hace posible mutagénesis CRISPR/Cas9 de alto rendimiento [Liu et al. \(2020\)](#), apilamiento de características en regiones precisas del genoma [Gao et al. \(2020\)](#), e incluso la reversión dirigida de inversiones cromosómicas [Schwartz et al. \(2020\)](#). Las tecnologías que aprovechan toda la abundancia de información genómica como las aplicaciones ómicas a células y/o núcleos individuales [Nelms and Walbot \(2019\)](#); [Satterlee et al. \(2020\)](#); [Xu et al. \(2020\)](#); [Bezruczyk et al. \(2021\)](#); [Marand et al. \(2020\)](#); los ensayos que infieren sitios de unión del DNA y asociaciones entre transposones, regiones regulatorias y los genes y los métodos de aprendizaje automático basados en algoritmos evolutivos que predicen los niveles de los productos de genes [Washburn et al. \(2019\)](#) continuarán proporcionando estrategias innovadoras para estudiar y modificar la variación genética del maíz con precisión a nivel celular o de rutas metabólicas. El desarrollo de poblaciones de mapeo con material genético diverso incluyendo variedades de polinización abierta [Rodríguez-Zapata et al. \(2021\)](#); [Wisser et al. \(2019\)](#) y parientes silvestres [Liu et al. \(2016\)](#); [Chen et al. \(2019, 2020\)](#) junto con escaneos de selección a nivel genómico ha resultado ser una herramienta poderosa para descubrir patrones de loci involucrados en la domesticación y la adaptación local del maíz y el importante papel que tanto teocintle parviglumis como mexicana han tenido en el maíz moderno [Guo et al. \(2018\)](#); [Rodríguez-Zapata et al. \(2021\)](#). La habilidad para identificar QTL y QTN (nucleótidos de características cuantitativas) involucrados en domesticación y adaptación así como sus interacciones con el ambiente tomará fuerza cuando más poblaciones de mapeo usando distintas accesiones de maíz y teocintle sean generadas y grandes ensayos de jardín común [Gates et al. \(2019\)](#); [Rogers et al. \(2021\)](#) [Yang et al. \(2017\)](#) se lleven a cabo. Finalmente, esperamos que nuestro entendimiento de las bases genéticas de la domesticación y adaptación del maíz sea acompañado por una apreciación del papel fundamental que los campesinos y agricultores han tenido y continúan teniendo en el desarrollo y mantenimiento de la diversidad del maíz y en el mantenimiento de la seguridad alimentaria presente y futura [Bellon et al. \(2018\)](#).

Agradecimientos

Estamos agradecidos con los editores por darnos la oportunidad de contribuir con este artículo, y con los dos revisores que han proporcionado valiosas sugerencias. Sentimos no haber podido incluir todos los trabajos en este campo debido a las restricciones de espacio. Nuestro trabajo está financiado por los siguientes

proyectos: NSF-PGRP PRFB grant 2010703 par A.C.B. North Carolina State University startup funds y proyectos USDA Hatch 1026392 and 1020249 a J.S. y R.R-A respectivamente.

Referencias

- Abraham-Juárez, M. J., A. Schrager-Lavelle, J. Man, C. Whipple, P. Handakumbura, *et al.*, 2020 Evolutionary variation in MADS box dimerization affects floral development and protein abundance in maize. *Plant Cell* **32**: 3408–3424.
- Alseikh, S., F. Scossa, W. Wen, J. Luo, J. Yan, *et al.*, 2021 Domestication of crop metabolomes: Desired and unintended consequences. *Trends Plant Sci.*
- Bartlett, M., B. Thompson, H. Brabazon, R. Del Gizzi, T. Zhang, *et al.*, 2016 Evolutionary dynamics of floral homeotic transcription factor Protein–Protein interactions. *Mol. Biol. Evol.* **33**: 1486–1501.
- Bellon, M. R., A. Mastretta-Yanes, A. Ponce-Mendoza, D. Ortiz-Santamaría, O. Oliveros-Galindo, *et al.*, 2018 Evolutionary and food supply implications of ongoing maize domestication by mexican campesinos. *Proc. Biol. Sci.* **285**.
- Bezruczyk, M., N. R. Zöllner, C. P. S. Kruse, T. Hartwig, T. Lautwein, *et al.*, 2021 Evidence for phloem loading via the abaxial bundle sheath cells in maize leaves.
- Bilinski, P., P. S. Albert, J. J. Berg, J. A. Birchler, M. N. Grote, *et al.*, 2018 Parallel altitudinal clines reveal trends in adaptive evolution of genome size in *zea mays*. *PLoS Genet.* **14**: e1007162.
- Bommert, P., B. I. Je, A. Goldshmidt, and D. Jackson, 2013 The maize *Ga* gene COMPACT PLANT2 functions in CLAVATA signalling to control shoot meristem size. *Nature* **502**: 555–558.
- Calderón, C. I., B. S. Yandell, and J. F. Doebley, 2016 Fine mapping of a QTL associated with kernel row number on chromosome 1 of maize. *PLoS One* **11**: e0150276.
- Chen, Q., L. F. Samayoa, C. J. Yang, P. J. Bradbury, B. A. Olukolu, *et al.*, 2020 The genetic architecture of the maize progenitor, teosinte, and how it was altered during maize domestication. *PLoS Genet.* **16**: e1008791.
- Chen, Q., C. J. Yang, A. M. York, W. Xue, L. L. Daskalska, *et al.*, 2019 TeoNAM: A nested association mapping population for domestication and agronomic trait analysis in maize. *Genetics* **213**: 1065–1078.
- Chen, Z. and A. Gallavotti, 2021 Improving architectural traits of maize inflorescences. *Mol. Breed.* **41**: 21.
- Crow, T., J. Ta, S. Nojoomi, M. R. Aguilar-Rangel, J. V. Torres Rodríguez, *et al.*, 2020 Gene regulatory effects of a large chromosomal inversion in highland maize. *PLoS Genet.* **16**: e1009213.
- da Fonseca, R. R., B. D. Smith, N. Wales, E. Cappellini, P. Skoglund, *et al.*, 2015 The origin and evolution of maize in the southwestern united states. *Nat Plants* **1**: 14003.
- Deng, M., X. Zhang, J. Luo, H. Liu, W. Wen, *et al.*, 2020 Metabolomics analysis reveals differences in evolution between maize and rice. *Plant J.* **103**: 1710–1722.
- Diepenbrock, C. H., D. C. Ilut, M. Magallanes-Lundback, C. B. Kandianis, A. E. Lipka, *et al.*, 2020 Eleven biosynthetic genes explain the majority of natural variation in carotenoid levels in maize grain. *Plant Cell*.
- Díez, C. M., B. S. Gaut, E. Meca, E. Scheinvar, S. Montes-Hernandez, *et al.*, 2013 Genome size variation in wild and cultivated maize along altitudinal gradients. *New Phytol.* **199**: 264–276.
- Doebley, J., 2004 The genetics of maize evolution. *Annu. Rev. Genet.* **38**: 37–59.
- Doebley, J., A. Stec, and L. Hubbard, 1997 The evolution of apical dominance in maize.
- Doebley, J. F., B. S. Gaut, and B. D. Smith, 2006 The molecular genetics of crop domestication. *Cell* **127**: 1309–1321.
- Dong, Z., M. Alexander, and G. Chuck, 2019a Understanding grass domestication through maize mutants. *Trends Genet.* **35**: 118–128.
- Dong, Z., W. Li, E. Unger-Wallace, J. Yang, E. Vollbrecht, *et al.*, 2017 Ideal crop plant architecture is mediated by tassels replace upper ears1, a BTB/POZ ankyrin repeat gene directly targeted by TEOSINTE BRANCHED1. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **114**: E8656–E8664.
- Dong, Z., Y. Xiao, R. Govindarajulu, R. Feil, M. L. Siddoway, *et al.*, 2019b The regulatory landscape of a core maize domestication module controlling bud dormancy and growth repression. *Nat. Commun.* **10**: 1–15.
- Fang, H., X. Fu, Y. Wang, J. Xu, H. Feng, *et al.*, 2020 Genetic basis of kernel nutritional traits during maize domestication and improvement. *Plant J.* **101**: 278–292.
- Gao, H., J. Mutti, J. K. Young, M. Yang, M. Schroder, *et al.*, 2020 Complex trait loci in maize enabled by CRISPR-Cas9 mediated gene insertion. *Front. Plant Sci.* **11**: 535.
- Gates, D. J., D. Runcie, G. M. Janzen, A. R. Navarro, and others, 2019 Single-gene resolution of locally adaptive genetic variation in mexican maize. *BioRxiv*.
- Guo, L., X. Wang, M. Zhao, C. Huang, C. Li, *et al.*, 2018 Step-wise cis-regulatory changes in *ZCN8* contribute to maize Flowering-Time adaptation. *Curr. Biol.* **28**: 3005–3015.e4.
- Hu, Y., V. Colantonio, B. S. F. Müller, K. A. Leach, A. Nanni, *et al.*, 2021 Genome assembly and population genomic analysis provide insights into the evolution of modern sweet corn. *Nat. Commun.* **12**: 1227.
- Huang, C., H. Sun, D. Xu, Q. Chen, Y. Liang, *et al.*, 2018 *ZmCCT9* enhances maize adaptation to higher latitudes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **115**: E334–E341.
- Hufford, M. B., A. S. Seetharam, M. R. Woodhouse, K. M. Chougule, S. Ou, *et al.*, 2021 De novo assembly, annotation, and comparative analysis of 26 diverse maize genomes.
- Hufford, M. B., X. Xu, J. van Heerwaarden, T. Pyhäjärvi, J.-M. Chia, *et al.*, 2012 Comparative population genomics of maize domestication and improvement. *Nat. Genet.* **44**: 808–811.
- Hung, H.-Y., L. M. Shannon, F. Tian, P. J. Bradbury, C. Chen, *et al.*, 2012 *ZmCCT* and the genetic basis of day-length adaptation underlying the postdomestication spread of maize.
- Je, B. I., J. Gruel, Y. K. Lee, P. Bommert, E. D. Arevalo, *et al.*, 2016 Signaling from maize organ primordia via FASCIATED EAR3 regulates stem cell proliferation and yield traits. *Nat. Genet.* **48**: 785–791.
- Je, B. I., F. Xu, Q. Wu, L. Liu, R. Meeley, *et al.*, 2018 The CLAVATA receptor FASCIATED EAR2 responds to distinct CLE peptides by signaling through two downstream effectors. *Elife* **7**.
- Jiao, Y., H. Zhao, L. Ren, W. Song, B. Zeng, *et al.*, 2012 Genome-wide genetic changes during modern breeding of maize. *Nat. Genet.* **44**: 812–815.
- Kistler, L., S. Y. Maezumi, J. Gregorio de Souza, N. A. S. Przelomska, F. Malaquias Costa, *et al.*, 2018 Multiproxy evidence highlights a complex evolutionary legacy of maize in south america. *Science* **362**: 1309–1313.
- Leiboff, S., X. Li, H.-C. Hu, N. Todt, J. Yang, *et al.*, 2015 Genetic control of morphometric diversity in the maize shoot apical meristem. *Nat. Commun.* **6**: 8974.
- Li, D., X. Wang, X. Zhang, Q. Chen, G. Xu, *et al.*, 2016 The genetic

- architecture of leaf number and its genetic relationship to flowering time in maize. *New Phytol.* **210**: 256–268.
- Li, K., W. Wen, S. Alseekh, X. Yang, H. Guo, *et al.*, 2019 Large-scale metabolite quantitative trait locus analysis provides new insights for high-quality maize improvement. *Plant J.* **99**: 216–230.
- Liang, Y., Q. Liu, X. Wang, C. Huang, G. Xu, *et al.*, 2019 ZmMADS69 functions as a flowering activator through the ZmRap2.7-ZCN8 regulatory module and contributes to maize flowering time adaptation. *New Phytol.* **221**: 2335–2347.
- Liu, H., X. Wang, M. L. Warburton, W. Wen, M. Jin, *et al.*, 2015 Genomic, transcriptomic, and phenomic variation reveals the complex adaptation of modern maize breeding. *Mol. Plant* **8**: 871–884.
- Liu, H.-J., L. Jian, J. Xu, Q. Zhang, M. Zhang, *et al.*, 2020 High-Throughput CRISPR/Cas9 mutagenesis streamlines trait gene identification in maize. *Plant Cell* **32**: 1397–1413.
- Liu, L., J. Gallagher, E. D. Arevalo, R. Chen, T. Skopelitis, *et al.*, 2021 Enhancing grain-yield-related traits by CRISPR-Cas9 promoter editing of maize CLE genes. *Nat Plants* **7**: 287–294.
- Liu, L., J. Huang, L. He, N. Liu, Y. Du, *et al.*, 2019 Dissecting the genetic architecture of important traits that enhance wild germplasm resource usage in modern maize breeding. *Mol. Breed.* **39**: 157.
- Liu, Z., J. Cook, S. Melia-Hancock, K. Guill, C. Bottoms, *et al.*, 2016 Expanding maize genetic resources with predomestication alleles: Maize-Teosinte introgression populations. *Plant Genome* **9**.
- Lorant, A., S. Pedersen, I. Holst, M. B. Hufford, K. Winter, *et al.*, 2017 The potential role of genetic assimilation during maize domestication. *PLoS One* **12**: e0184202.
- Lu, Z., A. P. Marand, W. A. Ricci, C. L. Ethridge, X. Zhang, *et al.*, 2019 The prevalence, evolution and chromatin signatures of plant regulatory elements. *Nat Plants* **5**: 1250–1259.
- Mansfield, B. D. and R. H. Mumm, 2014 Survey of plant density tolerance in u.s. maize germplasm. *Crop Sci.* **54**: 157–173.
- Marand, A. P., Z. Chen, A. Gallavotti, and R. J. Schmitz, 2020 A cis-regulatory atlas in maize at single-cell resolution. *bioRxiv*.
- Nelms, B. and V. Walbot, 2019 Defining the developmental program leading to meiosis in maize. *Science* **364**: 52–56.
- Parvathaneni, R. K., E. Bertolini, M. Shamimuzzaman, D. L. Vera, P.-Y. Lung, *et al.*, 2020 The regulatory landscape of early maize inflorescence development. *Genome Biol.* **21**: 165.
- Pautler, M., A. L. Eveland, T. LaRue, F. Yang, R. Weeks, *et al.*, 2015 FASCIATED EAR4 encodes a bZIP transcription factor that regulates shoot meristem size in maize.
- Rayburn, A. L., J. W. Dudley, and D. P. Biradar, 1994 Selection for early flowering results in simultaneous selection for reduced nuclear DNA content in maize. *Plant Breed.* **112**: 318–322.
- Ricci, W. A., Z. Lu, L. Ji, A. P. Marand, C. L. Ethridge, *et al.*, 2019 Widespread long-range cis-regulatory elements in the maize genome. *Nat Plants* **5**: 1237–1249.
- Rodríguez-Zapata, F., A. C. Barnes, K. A. Blöcher-Juárez, D. Gates, A. Kur, *et al.*, 2021 Teosinte introgression modulates phosphatidylcholine levels and induces early maize flowering time.
- Rogers, A. R., J. C. Dunne, C. Romay, M. Bohn, E. S. Buckler, *et al.*, 2021 The importance of dominance and genotype-by-environment interactions on grain yield variation in a large-scale public cooperative maize experiment. *G3* **11**.
- Satterlee, J. W., J. Strable, and M. J. Scanlon, 2020 Plant stem-cell organization and differentiation at single-cell resolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **117**: 33689–33699.
- Schwartz, C., B. Lenderts, L. Feigenbutz, P. Barone, V. Llaca, *et al.*, 2020 CRISPR-Cas9-mediated 75.5-mb inversion in maize. *Nature Plants* **6**: 1427–1431.
- Seyfferth, C., J. Renema, J. R. Wendrich, T. Eekhout, R. Seurinck, *et al.*, 2021 Advances and opportunities of Single-Cell transcriptomics for plant research. *Annu. Rev. Plant Biol.*
- Somssich, M., B. I. Je, R. Simon, and D. Jackson, 2016 CLAVATA-WUSCHEL signaling in the shoot meristem. *Development* **143**: 3238–3248.
- Sosso, D., D. Luo, Q.-B. Li, J. Sasse, J. Yang, *et al.*, 2015 Seed filling in domesticated maize and rice depends on SWEET-mediated hexose transport. *Nat. Genet.* pp. 1–8.
- Stephen Athens, J., J. V. Ward, D. M. Pearsall, K. Chandler-Ezell, D. W. Blinn, *et al.*, 2016 Early prehistoric maize in northern highland ecuador. *Latin American Antiquity* **27**: 3–21.
- Stephenson, E., S. Estrada, X. Meng, J. Ourada, M. G. Muszynski, *et al.*, 2019 Over-expression of the photoperiod response regulator ZmCCT10 modifies plant architecture, flowering time and inflorescence morphology in maize. *PLoS One* **14**: e0203728.
- Strable, J., 2021 Developmental genetics of maize vegetative shoot architecture. *Mol. Breed.* **41**: 19.
- Swarts, K., R. M. Gutaker, B. Benz, M. Blake, R. Bukowski, *et al.*, 2017 Genomic estimation of complex traits reveals ancient maize adaptation to temperate north america. *Science* **357**: 512–515.
- Thompson, A. M., J. Yu, M. C. P. Timmermans, P. Schnable, J. C. Crants, *et al.*, 2015 Diversity of maize shoot apical meristem architecture and its relationship to plant morphology. *G3* **5**: 819–827.
- Tian, J., C. Wang, J. Xia, L. Wu, G. Xu, *et al.*, 2019 Teosinte ligule allele narrows plant architecture and enhances high-density maize yields. *Science* **365**: 658–664.
- Valdes Franco, J. A., J. L. Gage, P. J. Bradbury, L. C. Johnson, Z. R. Miller, *et al.*, 2020 A maize practical haplotype graph leverages diverse NAM assemblies.
- Vallebuena-Estrada, M., I. Rodríguez-Arévalo, A. Rougon-Cardoso, J. Martínez González, A. García Cook, *et al.*, 2016 The earliest maize from san marcos tehuacán is a partial domesticate with genomic evidence of inbreeding. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **113**: 14151–14156.
- Wang, B., Z. Lin, X. Li, Y. Zhao, B. Zhao, *et al.*, 2020a Genome-wide selection and genetic improvement during modern maize breeding. *Nat. Genet.* **52**: 565–571.
- Wang, C., Q. Yang, W. Wang, Y. Li, Y. Guo, *et al.*, 2017a A transposon-directed epigenetic change in ZmCCT underlies quantitative resistance to gibberella stalk rot in maize. *New Phytol.* **215**: 1503–1515.
- Wang, H., G. Wu, B. Zhao, B. Wang, Z. Lang, *et al.*, 2016 Regulatory modules controlling early shade avoidance response in maize seedlings. *BMC Genomics* **17**: 269.
- Wang, L., T. M. Beissinger, A. Lorant, C. Ross-Ibarra, J. Ross-Ibarra, *et al.*, 2017b The interplay of demography and selection during maize domestication and expansion. *Genome Biol.* **18**: 215.
- Wang, L., E. B. Josephs, K. M. Lee, L. M. Roberts, and others, 2020b Molecular parallelism underlies convergent highland adaptation of maize landraces. *bioRxiv*.
- Washburn, J. D., M. K. Mejia-Guerra, G. Ramstein, K. A. Kremling, R. Valluru, *et al.*, 2019 Evolutionarily informed deep learning methods for predicting relative transcript abundance from

- DNA sequence. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **116**: 5542–5549.
- Whipple, C. J., T. H. Kebrom, A. L. Weber, F. Yang, D. Hall, *et al.*, 2011 Grassy tillers1 promotes apical dominance in maize and responds to shade signals in the grasses. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **108**: E506–12.
- Wills, D. M., Z. Fang, A. M. York, J. B. Holland, and J. F. Doebley, 2018 Defining the role of the MADS-Box gene, *zea agamous-like1*, a target of selection during maize domestication. *J. Hered.* **109**: 333–338.
- Wills, D. M., C. J. Whipple, S. Takuno, L. E. Kursel, L. M. Shannon, *et al.*, 2013 From many, one: genetic control of prolificacy during maize domestication. *PLoS Genet.* **9**: e1003604.
- Wisser, R. J., Z. Fang, J. B. Holland, J. E. C. Teixeira, J. Dougherty, *et al.*, 2019 The genomic basis for Short-Term evolution of environmental adaptation in maize. *Genetics*.
- Wright, S. I., I. V. Bi, S. G. Schroeder, M. Yamasaki, J. F. Doebley, *et al.*, 2005 The effects of artificial selection on the maize genome. *Science* **308**: 1310–1314.
- Wu, Q., F. Xu, and D. Jackson, 2018 All together now, a magical mystery tour of the maize shoot meristem. *Curr. Opin. Plant Biol.* **45**: 26–35.
- Xu, G., J. Cao, X. Wang, Q. Chen, W. Jin, *et al.*, 2019 Evolutionary metabolomics identifies substantial metabolic divergence between maize and its wild ancestor, teosinte. *Plant Cell* **31**: 1990–2009.
- Xu, G., J. Lyu, Q. Li, H. Liu, D. Wang, *et al.*, 2020 Evolutionary and functional genomics of DNA methylation in maize domestication and improvement. *Nat. Commun.* **11**: 5539.
- Xu, G., X. Wang, C. Huang, D. Xu, D. Li, *et al.*, 2017 Complex genetic architecture underlies maize tassel domestication. *New Phytol.* **214**: 852–864.
- Xu, X., M. Crow, B. R. Rice, F. Li, B. Harris, *et al.*, 2021 Single-cell RNA sequencing of developing maize ears facilitates functional analysis and trait candidate gene discovery.
- Yan, L., S. K. Kenchanmane Raju, X. Lai, Y. Zhang, X. Dai, *et al.*, 2019 Parallels between natural selection in the cold-adapted crop-wild relative *tripsacum dactyloides* and artificial selection in temperate adapted maize. *Plant J.* **99**: 965–977.
- Yang, C. J., L. F. Samayoa, P. J. Bradbury, B. A. Olukolu, W. Xue, *et al.*, 2019a The genetic architecture of teosinte catalyzed and constrained maize domestication. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **116**: 5643–5652.
- Yang, N., J. Liu, Q. Gao, S. Gui, L. Chen, *et al.*, 2019b Genome assembly of a tropical maize inbred line provides insights into structural variation and crop improvement. *Nat. Genet.* **51**: 1052–1059.
- Yang, N., X.-W. Xu, R.-R. Wang, W.-L. Peng, L. Cai, *et al.*, 2017 Contributions of *zea mays* subspecies *mexicana* haplotypes to modern maize. *Nat. Commun.* **8**: 1874.
- Yang, Q., Z. Li, W. Li, L. Ku, C. Wang, *et al.*, 2013 CACTA-like transposable element in *ZmCCT* attenuated photoperiod sensitivity and accelerated the postdomestication spread of maize. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **110**: 16969–16974.