

MÉXICO: CENTRO DE ORIGEN DE LA DOMESTICACIÓN DEL GIRASOL

Robert Bye¹, Edelmira Linares¹ y David L. Lentz²

¹Jardín Botánico del Instituto de Biología, UNAM, Circuito Exterior, 04510 México,

D.F. ²Department of Biological Sciences, University of Cincinnati, Cincinnati, OH

45221, USA. E-mail: rbyeunam@ibiologia.unam.mx

RESUMEN

Hasta hace poco tiempo, el origen geográfico del girasol domesticado (*Helianthus annuus*) había sido reportado en el área del sureste de los Estados Unidos de América. El análisis de documentos históricos de México y "semillas" arqueológicas recientemente descubiertas en Tabasco y Morelos, México, indican que los girasoles cultivados fueron importantes durante la época prehispánica y del virreinato en el centro de México. Cabe mencionar que los achenes prehistóricos más grandes y más antiguos son de México. Aunque hoy en día las plantas silvestres son genéticamente distantes de los cultivares comerciales contemporáneos, las evidencias indican que México es el centro de origen más antiguo.

Palabras Clave: Domesticación, girasol, *Helianthus annuus*.

ABSTRACT

Until recently, the geographic origin of domesticated sunflower (*Helianthus annuus*) has been reported as being in the area of southeastern United States of America. The analysis of Mexican historical documents and the recently discovered archaeological "seeds" from Tabasco and Morelos, Mexico, indicate that cultivated sunflower was important in central Mexico during the prehispanic and viceroyalty periods. Also, the oldest and largest prehistoric sunflower achenes are from Mexico. Even though modern day wild plants are genetically distant from the contemporary commercial cultivars, the evidence indicates that Mexico is an older center of origin.

Key words: Domestication, sunflower, *Helianthus annuus*.

INTRODUCCIÓN

Tradicionalmente se ha pensado que la domesticación del girasol o mirasol se originó en el territorio que hoy se conoce como Estados Unidos de América (EUA). Algunos investigadores han debatido que es el producto de la hibridación entre distintas poblaciones de *Helianthus annuus* L. (Asteraceae) llevada a cabo en épocas prehistóricas en las Grandes Planicies de EUA, lo que dio lugar a "un cultivo nativo de Norteamérica"^{1,2}. Las evidencias arqueológicas en la forma de los achenes de los girasoles (o las semillas o pepitas, como se conocen popularmente) documentan su aparición en lo que ahora es el sur-centro y este de EUA desde

1200 a. C. Su asociación con semillas de otras plantas domesticadas, *Chenopodium berlandieri* Moq. (una forma de quinoa), *Cucurbita pepo* L. (calabaza) y con plantas locales como *Amaranthus* sp. (quintonil), *Ambrosia trifida* L. ('ragweed'), e *Iva* sp. ('marshelder'), ha sido usada como evidencia para promover a las zonas boscosas del este de EUA como centro de origen de la agricultura³. Más tarde, las plantas domesticadas de Mesoamérica del complejo agrícola relacionado con *Zea mays* L. (maíz) y *Phaseolus vulgaris* L. (frijol) migraron hacia la región norteña.

Los girasoles cultivados han sido seleccionados con base en sus características morfológicas distintivas⁴. Las plantas de huerto continúan empleándose: 1) como fuente de semillas comestibles o para obtención de aceite; en general,

Nota: Artículo recibido el 09 de marzo de 2009 y aceptado el 18 de mayo de 2009.

estas plantas son monocefálicas (con un solo tallo y una cabezuela principal) y 2) para fines ornamentales, las que pueden ser policefálicas (con varias cabezuelas) con una “flor” apical dominante y pocas pequeñas “flores” laterales dispuestas en racimos cerca del ápice.

El síndrome de domesticación de los girasoles incluye (pero no se limita a) los cambios de una planta anual, como:

- 1- Desde un sistema de ramificación difuso con muchas cabezuelas florales pequeñas (policefalismo), que florecen asincrónicamente en las ramas laterales secundarias o terciarias (Fig. 1) hasta un tallo grueso único con una cabezuela floral terminal grande ubicada en el ápice del tallo (monocefalismo) (Fig. 2).
- 2- Desde una cabezuela pequeña con un receptáculo compuesto de menos de 5 cm de diámetro y generalmente menos de 100 achenos hasta un receptáculo compuesto mayor a 8 cm de diámetro y con más de 120 achenos.
- 3- Desde un achenio delgado con un papus de dos alas (Fig. 3c) hasta un achenio grande y grueso sin alas (Fig. 3a).
- 4- Desde muchas hojas pequeñas dispersas en las múltiples ramas hasta pocas hojas grandes insertas a lo largo de un solo tallo central.

Los girasoles no han sido considerados como parte de la contribución del complejo de plantas domesticadas en Mesoamérica por la singularidad de las evidencias norteñas y por su importancia cuestionable en Mesoamérica durante la época prehispánica. Una reevaluación de los documentos mexicanos de la época del Virreinato y el descubrimiento de achenos domesticados de girasol en excavaciones arqueológicas de sitios prehispánicos mexicanos han estimulado la discusión sobre la posibilidad de que México



Figura 1. *Helianthus annuus* en San Luis Potosí ilustra un patrón difuso de ramificación característico de plantas silvestres con flores pequeñas múltiples, localizadas en ramas laterales secundarias o terciarias.



Figura 2. *Helianthus annuus* cultivado en Puebla ilustra la forma monocéfala característica de una planta domesticada; quien acompaña a la planta es un co-autor David Lentz.



Figura 3. Comparación de achenos de una planta domesticada de *Helianthus annuus* (3a – 'Mammoth Russian', 3b – Maíz de Teja, 3c – *H. annuus* silvestre con achenos que presentan alas.

sea un centro de domesticación del girasol.

MATERIALES Y MÉTODO

Se realizó una búsqueda en las referencias histórico-botánicas (enlistadas en el texto) con énfasis en términos nahuas (“chimalacatl” y “chimalxochitl”) y en ilustraciones donde se registraran “flores” en forma de grandes cabezuelas. La comparación del tamaño de los achenos fue determinado por la operación de multiplicar el largo por el ancho ($L \times A$ en mm). En el caso de semillas carbonizadas, las dimensiones fueron ajustadas usando los factores estándar de conversión para el incremento de largo (por 11%) y de ancho (por 27%) para corregir el efecto de achicamiento debido a la carbonización⁵. Los números enlistados en paréntesis representan las cifras corregidas, mientras que los otros números son las medidas actuales.

El estudio de los especímenes de herbario incluyó a los ejemplares disponibles de *Helianthus annuus* en los siguientes herbarios⁶: CIIDIR, ENCB, F, GH, K, MEXU, MO, NY, PH, TEX, US, XAL. También se colectaron especímenes silvestres de poblaciones naturales en el área que abarca desde el estado de Sonora hasta el estado de Chiapas, para registrar nuevas localidades con datos de coordenadas (con un Garmin 12XL global positioning systems (GPS)) y recolectar hojas jóvenes sanas para la extracción de ADN.

Los datos de la localidad de los especímenes revisados en 89 herbarios y las 72 localidades obtenidas por los autores en el campo, procedentes de poblaciones silvestres debidamente geo-referenciadas, fueron convertidas a ArcView 3.2 con una precisión espacial de 0.001°. El programa Maxtent (versión 2) fue usado para construir un modelo de nicho ecológico, para proyectar su distribución potencial usando 23 capas de variables ambientales a una resolución de 0.008° x 0.008° de la Base de datos WorldClim. Mayores detalles a este respecto pueden ser consultados en Lentz *et al.*⁷

Se extrajo ADN de los tejidos de las hojas jóvenes colectadas de 21 poblaciones silvestres y 10 cultivares de EUA que fueron cultivados en invernadero. Los loci de los microsatélites fueron amplificados por la reacción de la cadena de polimerasa (PCR) de acuerdo a un protocolo estándar. Para el análisis de deriva génica, se empleó la versión 2 del programa STRUCTURE, para mayores detalles a este respecto consultar Harter *et al.*⁸

RESULTADOS

Girasoles en México

Los primeros documentos que registran girasoles domesticados *Helianthus* en México son los de Fray Bernardino de Sahagún⁹ y Francisco Hernández¹⁰. Las ilustraciones de las plantas monocefálicas es un producto claro de la evolución bajo domesticación por selección humana. Sahagún comenzó formalmente en 1558 la compilación de datos del centro de México para Historia General de las Cosas de Nueva España, con la colaboración de sabios Aztecas ancianos y estudiantes nativos. La versión final es conocida como Códice Florentino la cual fue terminada hasta 1579. El nombre náhuatl de “chimalacatl” (“chimal” = escudo, “acatl” = caña) es asignado a diferentes tipos de plantas en el Capítulo 7 del Libro 11 (Primeros Memoriales) del Códice Florentino^{9,11}. La ilustración (Fig. 4; ver la figura 757b en Sahagún⁹) claramente muestra un tallo central grueso con una cabezuela floral terminal y con dos ramas laterales (la superior fértiles y la inferior estériles). Ahí menciona que el “Chimalxochitl” (“chimal” = escudo, “xochitl” = flor) era usado en ceremonias de bienvenida como los banquetes que se hacían para recibir a los comerciantes (Fig. 5; ver la figura 28 en Sahagún¹²) y en ofrendas a las deidades Aztecas tales como Huitzilopochtli (Fig. 6; ver la figura 30 en Sahagún¹²). Entre 1570 y 1577, Francisco Hernández, protomedico del Rey Felipe II, documentó plantas en el centro de Nueva España en su Historia Natural de Nueva España en la



Figura 4. “Chimalacatl” ilustrado en el capítulo 7 del libro 11 (Primeros Memoriales) de la Historia General de las Cosas de Nueva España de Fray Bernardino de Sahagún (1979).

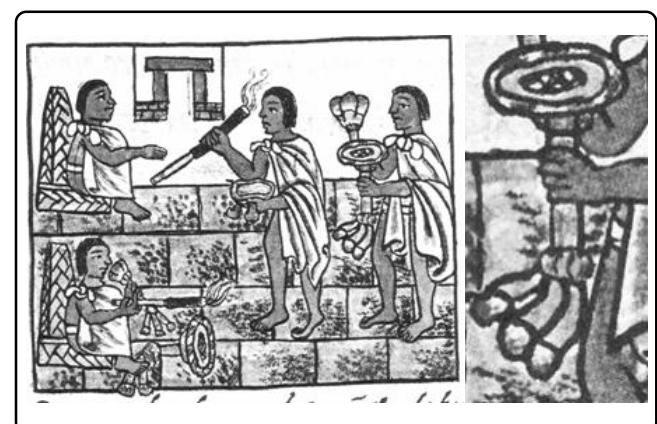


Figura 5. “Chimalxochitl” usado en ceremonias de bienvenida para los banquetes de los mercaderes ilustrado en el capítulo 7 del libro 9 (Los Mercaderes) de la Historia General de las Cosas de Nueva España de Fray Bernardino de Sahagún (1979). Se amplifica el detalle del lado derecho.

cual incluye “chimalacatl grande”; aunque él atribuyó su origen a Perú, *Helianthus* no es nativo de Sudamérica. En la ilustración del Códice Ixtlilxóchitl¹³ (folio 108r) de 1580, Nezauapiltzintli es representado sosteniendo un girasol. En la época prehispánica, las flores fueron usadas ceremonialmente para dar la bienvenida a autoridades y a deidades indígenas. Durante el período del Virreinato, las semillas del girasol se consideraban comestibles, generalmente en la forma de pan, aunque se pensaba que comer demasiado causaba dolor de cabeza. También les fueron atribuidas propiedades medicinales y estimulantes. Sus hojas tiernas se consumían cocidas.

Como muchas plantas útiles de Nueva España, la “flor de sol” fue introducida a Europa rápidamente. La primera ilustración de esta planta en un Herbario Europeo es el de Leonhart Fuchs¹⁴ en el

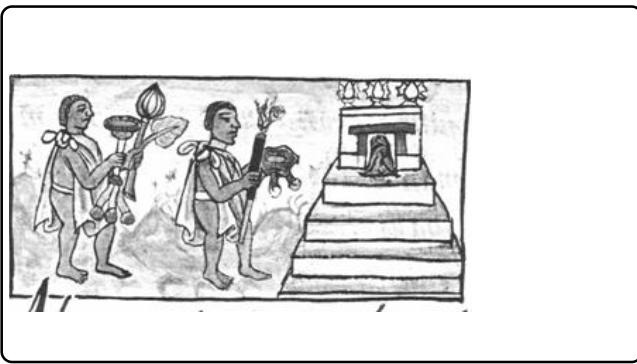


Figura 6. “Chimalxochitl” usado en ofrendas ceremoniales dedicadas a las deidades Aztecas, como Huitzilopochtli, ilustración en el capítulo 9 del libro 9 (Los mercaderes) de la Historia General de las Cosas de Nueva España de Fray Bernardino de Sahagún (1979).

“Códice Vindobonensis Palatinas” de 1560 donde es nombrada “Chrysanthemum peruvianum”. Posteriormente, fue ilustrada en “Florum et coroniarum odoratarum que nonnullarum herbarum historia” de 1568 por Rembert Dodoens¹⁵, en “Commentarii en VI libros Pedacii Dioscoridis Anazarbei in Materia Médica” de 1583 Pier Andrea Mattioli¹⁶, en “Hortus Eystettensis” de 1613 por Basilius Besler¹⁷ y en “The Herbal o General History of Plants” de 1633 por John Gerard¹⁸. Es curioso que las dos ilustraciones de *Helianthus* in “Rerum Medicarum” de Hernández¹⁹ son iguales, pero en espejo, de una en Gerard¹⁸ y otra en Besler¹⁷. Por el siglo XVIII, el cultivo del girasol se había expandido por el occidente de Europa para cubrir la demanda de aceite, a principios del siglo XIX, entre las variedades seleccionadas se incluía “Mammoth Russian” la cual fue introducida a EUA por los inmigrantes²⁰.

En 1753, Linneo²¹ aplicó al girasol el primer nombre binomial de *Helianthus annuus* y citó como su lugar de origen a Perú y a México. Como consecuencia de la Real Expedición Científica a Nueva España entre 1787 y 1803, Sessé y Mociño²² registraron *H. annuus* en el centro de México y lo relacionaron con los reportes del siglo XVI de “Chimalacatl”. Ellos también produjeron una ilustración a color de la forma domesticada (Torner Collection²³ no. 1320). “Chimalacatl” también fue ilustrado como un girasol típico cultivado en Querétaro en 1801 por Navarro²⁴.

Aunque las semillas del girasol silvestre han sido obtenidas de sitios arqueológicos del sur de EUA y México, ningún aquenio domesticado había sido descubierto hasta 1960 en el sitio ubicado en el drenaje de los tributarios del bajo Río Mississippi²⁵. Con la falta de evidencias arqueológicas en México y la distribución geográfica del *H. annuus* silvestre concentrada en la región de las Grandes Planicies de EUA, se desarrolló el concepto del origen no-Mesoamericano del girasol domesticado y, con la evidencia prehistórica del *Chenopodium* y *Cucurbita*, se generó el modelo del origen de la agricultura en el este de EUA³. Más tarde, se demostró que el centro de origen de las

especies domesticadas de *Chenopodium* y *Cucurbita* era Mesoamérica. Hasta hace muy poco, el único cultivo de mayor importancia que permanecía en la lista de especies domesticadas en el centro de origen del sureste de EUA fue el girasol. Con el descubrimiento arqueológico de aquenios prehistóricos de Tabasco y Morelos, México, la región Mesoamericana es la zona con semillas más antiguas y de mayores tamaños, como consecuencia del proceso de domesticación.

Aunque el número de aquenios prehispánicos es limitado (uno en el caso de San Andrés, Tabasco²⁶ y tres en el caso de la Cueva del Gallo, Morelos²⁷), sus dimensiones de largo-ancho (LxA) corregidas por el índice de carbonización son mayores (51.9 y 57.5, respectivamente) que aquéllas del este de EUA, las cuales varían de 21.7 a 39.2. El aquenio de girasol de San Andrés (Fig. 7) está fechado para el período Arcaico Tardío (2875-2575 a. C.) mientras los tres aquenios de la Cueva del Gallo (Fig. 8) son más tardíos que los del período Formativo (330-250 a. C.). El material del norte más antiguo consiste en los 19 aquenios de Marble Bluff, Arkansas, fechados en el mismo período Arcaico Tardío pero son más pequeños (1264-912 a. C.) (Fig. 9; Tabla I).

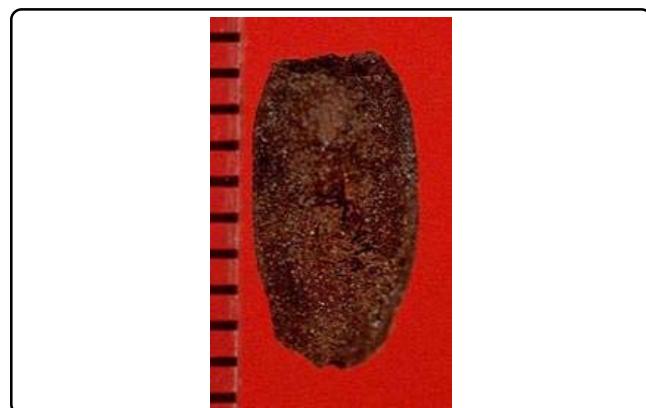


Figura 7. Aquenio arqueológico del período Arcaico Tardío (2875-2575 a. C.) procedente de San Andrés, Tabasco (escala en mm).

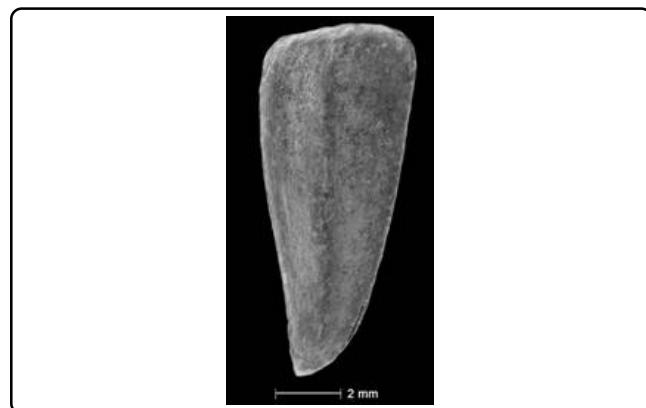


Figura 8. Aquenio arqueológico del período Formativo (500 a. C.) de la Cueva del Gallo, Morelos (barra igual a 2 mm).

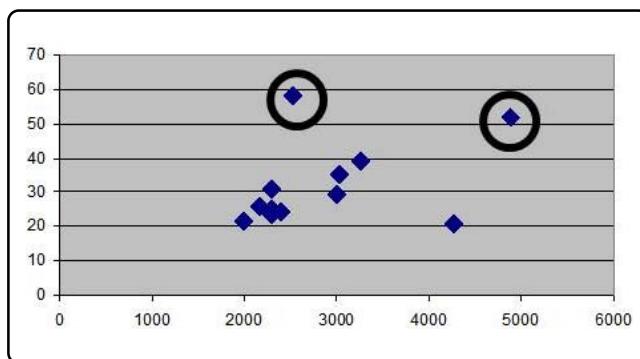


Figura 9. Comparación del tamaño de los achenios de *Helianthus annuus* domesticado de sitios arqueológicos del este de los Estados Unidos de América (diamante) y México (diamante con círculo); Eje de las X: años antes del presente; Eje de las Y: ajustado con el índice de LxA.

Actualmente los girasoles cultivados comercialmente en México son derivados genéticamente de razas mejoradas (p. ej., Mammoth Russian) que han sido importadas a México por los Menonitas y la SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación) (Fig. 3a). Estos girasoles tienen achenios más grandes (LxA con valores de índice mayores a 90), comparativamente con los hallazgos arqueológicos, y listado

con líneas negras y blancas.

El último reporte de girasol silvestre conocido como maíz de teja (Fig. 3b) fue colectado en Jalisco en 1940²⁸ y presenta achenios delgados negros. Este tipo ha sido cultivado en EUA por generaciones y posiblemente se ha contaminado genéticamente con los cultivares comerciales; este material de Norte América ha sido usado en análisis genéticos contemporáneos⁸.

Basados en colecciones sistemáticas de campo que siguieron un transecto desde Sonora hasta Chiapas, así como, una revisión de especímenes en los principales herbarios de México y EUA, los girasoles silvestres crecen en el Eje Volcánico Trans-Mexicano (Fig. 10). Los pocos especímenes de herbario antiguos de girasol fueron recolectados en México antes de 1850 en el noreste del país. Los girasoles domesticados que actualmente se encuentran a lo largo del país corresponden a cultivares importados generados recientemente en Canadá, EUA, Europa y Rusia. Los girasoles son cultivados en México en pequeños campos, para obtener semilla y plantas ornamentales. Otros casos incluyen a plantas ferales (o asilvestradas) desarrolladas de semillas que se han caído accidentalmente de vehículos que transportan semillas y que eventualmente germinan a lo largo de los caminos.

Sitios	Periodo arqueológico	# de achenios	Largo (promedio)	Ancho (promedio)	Índice (LxA)	Orden de sitio
Cueva del Gallo, Morelos	Formativo (330-250BC)	3	11.5	5	57.5	1
San Andrés, Tabasco	Arcaico Tardío (2875-2575BC)	1	8.2 (9.1)	4.5 (5.7)	36.9 (51.9)	2
Marble Bluff, AR, 34-23-345	Arcaico Tardío (1264-912BC)	19	8 (8.9)	3.4 (4.4)	27.2 (39.2)	3
Marble Bluff, AR, 34-23-327	Arcaico Tardío (1032-920BC)	14	7.9 (8.8)	3.1 (4.0)	24.5 (35.2)	4
Patrick, TN, MR 40(F75)(F25)(F154)	Woodland Temprano (300BC-200AD)	3	7.3 (8.1)	2.9 (3.8)	21.2 (30.8)	5
Newt Cash Hollow, KY	Arcaico Tardío, Woodland Temprano	14	8.6	3.8	29.2	6
Eden's Bluff, AR (32-3-1712)3BE6	Woodland Temprano	4	8.1	3.2	25.9	7
Rose Island, TN, MR 44 (F21)(F54)	Woodland Temprano (300BC-200AD)	4	7.1 (7.9)	2.5 (3.2)	17.8 (25.3)	8
Salts Cave, KY (JIV: 4-11)	Woodland Temprano (390-560BC)	57	6.7 (7.4)	2.6 (3.3)	17.4 (24.4)	9
Salts Cave, KY (feces)	Woodland Temprano (290-710BC)	1000	6.7 (7.4)	2.5 (3.2)	16.8 (23.7)	10
Mammoth Cave, KY (cadaver)	Woodland Temprano??	80	6.3 (7.0)	2.4 (3.1)	15.1 (21.7)	11

Tabla I. Comparación del tamaño de los achenios de *Helianthus annuus* domesticado (los datos en paréntesis están ajustados, ver texto) de sitios arqueológicos del este de los Estados Unidos de América (AR: Arkansas; KY: Kentucky; TN: Tennessee) y México según el orden de sus dimensiones ajustadas. Sitios 1 y 2 son de México y los demás son de los EUA.

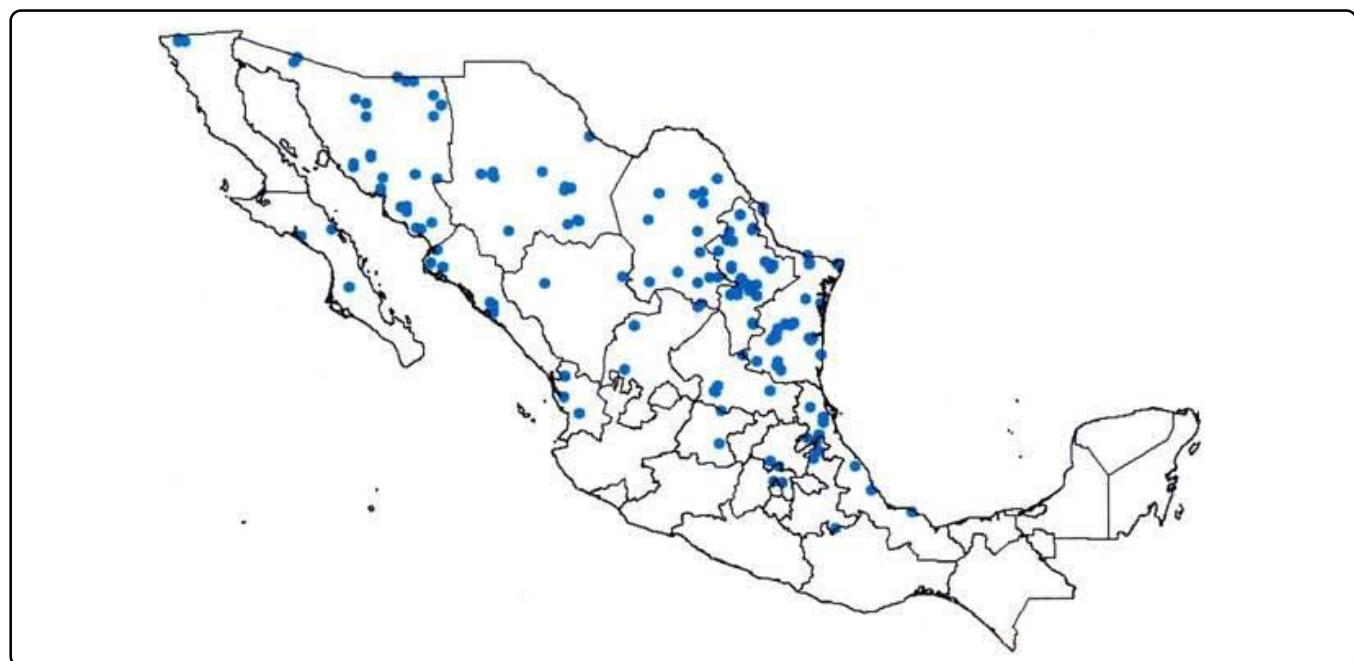


Figura 10. Distribución de las poblaciones silvestres de *Helianthus annuus* en México basado en trabajo de campo y especímenes de herbario.

Un mapa generado en un modelo ecológico de nicho que predice la distribución de las plantas basadas en variables y en los datos geo-referenciados de las poblaciones silvestres de girasol, revela las zonas potenciales donde se puede desarrollar el girasol (ver figura 2 en Lentz *et al.*⁷), principalmente al norte del Eje Volcánico Transmexicano (EVTM). El trabajo de campo llevado a cabo en las pocas zonas que indicaron el potencial de crecimiento del girasol al sur del EVT, reveló que sí existía cultivo de girasol, pero en ausencia de poblaciones silvestres. En los nichos ecológicos sureños de *Helianthus*, se observaron poblaciones del género *Tithonia* (planta de la familia de las Asteráceas con flores medianas amarillas similares a las del girasol).

El análisis del ADN de los 21 loci de microsatélites mostró una estimación de la deriva génica que indica que tanto las razas nativas de EUA como los cultivares comerciales son más cercanas a las plantas silvestres del este de EUA después de pasar por un gran “cuello de botella” durante su domesticación⁸. Las poblaciones silvestres mexicanas estuvieron más distantes de las razas contemporáneas domesticadas, posiblemente por los resultados de hibridización con poblaciones silvestres norteñas. Desafortunadamente no contamos con los girasoles mexicanos domesticados para este análisis.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Aunque hemos demostrado que México es un centro de origen del *Helianthus annuus* domesticado, basados en datos arqueológicos y etnobotánicos, los girasoles comerciales contemporáneos (p.ej., Mammoth Russian) están cercanamente relacionados a las razas nativas del este de EUA. Los girasoles

silvestres no sólo se distribuyeron en el sureste de EUA, donde originalmente se pensó que fueron domesticados; hemos demostrado que ellos también son nativos del norte de México y existe el potencial de cultivarlos a lo largo del país.

La biografía del *H. annuus* silvestre indica que el Eje Volcánico Transmexicano es una barrera mayor para su dispersión. *Helianthus* es sustituido ecológicamente por *Tithonia* cuando uno se mueve hacia el sur de esa cadena montañosa y, en contraste, *Helianthus* sustituye a *Tithonia* cuando uno va hacia el norte de la misma. Algunos factores usados para explicar esta distribución biogeográfica entre *Helianthus* y *Tithonia* incluyen: competencia de nicho, respuesta al fotoperíodo, regímenes de temperatura y tipo de suelo⁷.

El girasol comercial está más cercanamente relacionado a las poblaciones del centro de EUA que aquéllas procedentes de México. Sin embargo, la antigüedad y el tamaño de las “semillas” arqueológicas mexicanas y la importancia de los girasoles entre grupos indígenas del pasado indican que los girasoles fueron domesticados en Mesoamérica por sus semillas grandes comestibles y por sus grandes cabezuelas florales. La pregunta permanece abierta en cuanto a la difusión cultural del girasol entre los bosques del este de EUA y Mesoamérica.

Es posible que los girasoles domesticados en ambas regiones puedan ser producto de una domesticación paralela como una respuesta a las barreras geográficas latitudinales que generaron domesticación independiente de otras plantas comestibles en América, como lo propone Diamond²⁹.

Las razas nativas de girasol o maíz de teja han sido documentadas en México hasta mediados del siglo pasado, pero poco se conoce acerca de ellas hoy en día. Los estudios de documentos históricos del último siglo y más allá, están en camino para establecer un muestreo estratégico para recobrar el germoplasma nativo del girasol y determinar las relaciones genéticas entre los cultivares mexicanos, las silvestres y los cultivares no nativos. Dado el interés que existe en México de expandir el cultivo de variedades genéticamente mejoradas, es importante determinar el estado actual de los cultivares nativos y las poblaciones nativas para evitar su contaminación por los girasoles genéticamente modificados. Los girasoles silvestres son auto-incompatibles por lo que requieren polinización cruzada. Este tipo de plantas con polinización cruzada son muy vulnerables a la contaminación genética. Actualmente, no están disponibles en el mercado girasoles genéticamente modificados (OGM)³⁰. Sin embargo, se han reportado campos experimentales con girasoles OGM en Francia, España, Países Bajos y EUA³¹.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos el apoyo financiero y logístico para realizar el trabajo de campo y la investigación de laboratorio de las siguientes instituciones: National Science Foundation (BSC-0228049), National Geographic Society (7030-01), International Cooperative Biodiversity Groups (“Bioactive agents from dryland biodiversity of Latin America” grant U01 TW 00316 from the National Institutes of Health, National Science Foundation, and USAID), y el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Las contribuciones arqueológicas de José Luis Alvarado, Mary Pohl, Kevin Pope y Andrew Wyatt han sido críticas y estimulantes para este estudio. Los directores y el personal de los herbarios citados fueron de gran ayuda en permitirnos el acceso a las colecciones y la aclaración de los datos de las muestras. Víctor Sánchez-Cordero y Verónica Harry-Jackson fueron personas clave en la realización del análisis geográfico de las plantas silvestres. Agradecemos también el apoyo en el trabajo de campo y en la preparación de los especímenes a: Raúl Acevedo-Rosas, Jonathan Amith, Roberto Alvarado, Delia Castro, César Chávez, Oscar Farrera, Geoff Hall, Thomas Janota, Somayeh Tarighat y Miguel Trejo. Armando Butanda nos apoyó en la búsqueda de documentos históricos en la Biblioteca del Instituto de Biología de la UNAM. Los estudios moleculares se efectuaron en colaboración con Abigail Harter, Keith Gardner, Daniel Falush y Loren Rieseberg.

REFERENCIAS

1. Anderson, E. *Plants, Man and Life*. (University of California Press, Berkeley, CA, 1967).
2. Heiser, C.B. *The Sunflower*. (University of Oklahoma Press, Norman, OK, 1976).
3. Smith, B.D. *Origins of agriculture in eastern North America*. *Science* 246, 1566-1571 (1989).
4. Heiser, C.B. *The North American Sunflowers (*Helianthus*)*. *Memoirs of the Torrey Botanical Club* 22(3), 1-218 (1969).
5. Yarnell, R.A. Domestication of sunflower and sumpweed in eastern North America. *In: The Nature and Status of Ethnobotany* (ed. Ford, R.I.) 289-300 (University of Michigan Anthropology Paper 67, Museum of Anthropology, Ann Arbor, MI, 1978).
6. Holmgren, P. K. & Holmgren, N. H. *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden’s Virtual Herbarium. [<http://sweetgum.nybg.org/ih/>] (1998 [continuously updated]).
7. Lentz, D.L., Bye, R. & Sánchez-Cordero, V. Ecological niche modeling and distribution of wild sunflower (*Helianthus annuus*) in Mexico. *International Journal of Plant Sciences* 169, 541-549 (2008).
8. Harter, A.V., et al. Origin of extant domesticated sunflowers in eastern North America. *Nature* 430, 201-205 (2004).
9. Sahagún, B. *Historia General de las cosas de Nueva España*. Manuscrito 218-20 de la Colección Palatina de la Biblioteca Medicea Laurenziana, Florencia [reproducción facsimilar: Códice Florentino]. (Archivo General de la Nación, México, DF, 1979).
10. Hernández, F. *Historia Natural de Nueva España*. Volumenes 1 y 2. *Obras Completas*, Tomos II y III. (Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, 1959).
11. Sahagún, B. *Florentine Codex: General History of the Things in New Spain, Book 11 – Earthly Things*. Translated by C.E. Dibble and A.J.O. Anderson, Number 14, part 12. (School of American Research, Santa Fe, NM, 1963).
12. Sahagún, B. *Florentine Codex: General History of the Things in New Spain, Book 9 - The Merchants*. Translated by C.E. Dibble and A.J.O. Anderson, Number 14, part 10. (School of American Research, Santa Fe, NM, 1959).
13. Códice Ixtlilxóchitl. Manuscrito mexicano 65-71 de la Biblioteca Nacional de París. Edición facsimilar. (Fondo de Cultura Económica, México, DF, 1996).
14. Meyer, F.G., Trueblood, E.E. & Heller, J.L. *The Great Herbal of Leonhart Fuchs – De historia stirpium commentarii insignes*, 1542 (Notable commentaries on the History of Plants). (Stanford University Press, Stanford, CA, 1999).
15. Dodoens, R. *Florum et coronariarum odoratarum que nonnullarum herbarum historia*. (Plantini, Antwerp, 1568).
16. Mattioli, P.A. *Commentarii in vi. libros Pedaci Dioscoridis Anazarbei in medica materia*. (Vaigrisium, Venice, 1583).
17. Besler, B. *The Garden at Eichstätt – the Book of Plants by Basilius Besler - Hortus Eystettensis*. (Taschen, Köln, 2000).
18. Gerard, J. *The Herbal or General History of Plants* [The Complete 1633 Edition as revised and enlarged by Thomas Johnson]. (Dover Publications, Inc., New York, NY, 1975).
19. Hernández, F. *Rerum Medicarum novae hispaniae Thesaurus seu Plantarum animalium mineralium mexicanorum historia*. (Nardo Antonio Rehecho, Rome, 1649).
20. Schneiter, A.A. (ed.). *Sunflower Technology and Production*. (American Society of Agronomy, Madison, WI, 1997).
21. Linneo, C. *Species Plantarum*. (Holmiae, 1753).
22. Sessé, M. & Mociño, J.M. *Flora Mexicana*. (Apud Ignatius Escalante, México, 1887).
23. Torner Collection. Sessé and Mociño Biological Illustrations. *Helianthus annuus* L. Icon no. 1320. (Hunt Institute for Botanical Documentation, Pittsburgh, PA, 2006). [<http://hunbot.andrew.cmu.edu/HIBD/Departments/Collections/Torner.shtml>].

24. Navarro, J. Historia Natural o Jardín Americano (Manuscrito de 1801). (Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, 1992).
25. Smith, B.D. Eastern North America as an independent center of plant domestication. Proceedings of the National Academy of Science 103, 12223-12228 (2006).
26. Lentz, D.L., Pohl, M.E.D., Pope, K.O. & Wyatt, A.R. Prehistoric sunflower (*Helianthus annuus* L.) domestication in Mexico. Economic Botany 55, 370-376 (2001).
27. Lentz, D.L., Pohl, M.D., Alvarado, J.L., Tarighat, S. & Bye, R. Sunflower (*Helianthus annuus* L.) as a pre-Columbian domesticate in Mexico. Proceedings of the National Academy of Science 105: 6232-6237 (2008).
28. Heiser, C.B. A “new” cultivated sunflower from Mexico. Madroño 8, 226-229 (1946).
29. Diamond, J. Guns, Germs, and Steel—The Fates of Human Societies. (W.W. Norton & Company, New York, NY, 1999).
30. Cantamutto, M. & Poverene, M. Genetically modified sunflower release: Opportunities and risks. Field Crops Research 101, 133-144 (2007).
31. GMO Compass [<http://www.gmo-compass.org/eng/database/plants/68.sunflower.html>]