

1990 - B

CODIGO: 083253169

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



“DETERMINACION DE INTROGRESION ENTRE MAIZ
(Zea mays subsp. mays) Y Zea diploperennis EN SAN MIGUEL
EN LA SIERRA DE MANANTLAN.

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

LICENCIADO EN BIOLOGIA

P R E S E N T A

RICARDO GRAJEDA VARGAS

GUADALAJARA, JALISCO. 1992

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Tesis de Licenciatura

Determinación de introgresión entre maíz (*Zea mays* subsp. *mays*) y *Zea diploperennis* en San Miguel en la Sierra de Manantlán.

Autor: Ricardo Grajeda Vargas

Director: Bruce Benz

Contenido

página.

Resumen	1
I. Introducción	2
II. Objetivos	5
III. Hipótesis	5
IV. Antecedentes	5
4.1 Localización de la Sierra de Manantlán y poblaciones de <i>Zea diploperennis</i>	5
4.2 Descripción del sitio de estudio	6
4.3 Taxonomía del género <i>Zea</i>	8
4.4 Evidencias de introgresión entre maíz y los teocintles	8
4.5 Aspectos citogenéticos	10
V. Metodología	12
VI. Resultados	16
VII. Discusión	19
VIII. Conclusiones	24
IX. Referencias bibliográficas	25
Figuras	27
Cuadros	41
Apéndice A	x
Apéndice B	xx

RESUMEN

Se ha planteado la hipótesis que hay introgresión recíproca entre maíz y *Zea diploperennis* Iltis, Doebley y Guzmán en San Miguel en la Sierra de Manantlán.

En San Miguel los residentes actuales cultivan el maíz en parcelas que son habitadas por *Z. diploperennis*. Estas especies del género *Zea* tienen el mismo número de cromosomas ($2n=20$) y se hibridizan. Aunque comparten muchas características en cuanto a la forma de los cromosomas, la constitución de nudos cromosómicos en estas especies es distinto.

El objetivo de este trabajo es determinar la constitución de nudos cromosómicos en plantas de las dos especies, para en caso de encontrar nudos típicos de una especie en la otra, tomarlo como prueba de introgresión.

Se empleó una técnica citogenética: observación de cromosomas paquiténicos teñidos con carmín-propiónico. Se estudiaron un total de 86 plantas (21 de *Z. diploperennis*, 38 de maíz; 10 de la variedad Guino, 15 de Guino Gordo y 13 de Negro; y 27 retrocruzas).

Se registró un total de 17 posiciones formadoras de nudo en maíz (la mayoría de nudos son grandes y medianos). En cromosomas de *Z. diploperennis* hubo 16 posiciones formadoras de nudo (la mayoría pequeños). Sólo una posición (7C) es común para las dos especies. Ocho plantas de retrocruzas tienen nudos de maíz y *Z. diploperennis* en el mismo cromosoma. En ocho plantas de maíz de la variedad Negro hubo nudos en posiciones típicas de *Z. diploperennis*. Seis plantas de *Z. diploperennis* tienen nudos en posiciones características de maíz. Estos resultados permiten concluir que hay introgresión recíproca entre maíz y *Z. diploperennis* de San Miguel.

1. INTRODUCCION

Zea diploperennis Iltis, Doebley y Guzmán es el teocintle perenne diploide, endémico de la Sierra de Manantlán. Hay cuatro poblaciones de esta planta en la Sierra de Manantlán, siendo la más extensa la del valle de San Miguel (320 ha aproximadamente). Los pobladores de la comunidad de San Miguel actualmente aprovechan *Z. diploperennis* (conocida como "milpilla") con dos fines: como forraje y para "mejorar el maíz" (Benz et al. 1990).

La milpilla es más abundante en las parcelas de los pobladores donde se realizan labores de roza, tumba y quema y por lo tanto cuando vuelven a sembrar maíz en parcelas abandonadas, *Zea diploperennis* abunda tanto dentro como alrededor de la parcela. Como florecen simultáneamente y crecen en proximidad, el intercambio de polen puede provocar híbridos.

La práctica de hibridizar maíz (*Zea mays* L. ssp. *mays*) y teocintle (*Zea* spp.) es muy común en lugares donde existen especies de teocintle (Wilkes 1967, 1970, 1977). En San Miguel los campesinos efectúan este tipo de prácticas: cruzan *Z. diploperennis* con maíz y la F1 (milpilla X maíz) la retrocruzan hacia maíz tres o más veces hasta "convertir" la milpilla en maíz. Para este fin el maíz siempre es utilizado como pariente paterno. Según versión de ellos mismos con lo anterior obtienen un maíz más resistente al chahuixtle que sufre menos daño en poscosecha, además de ser mayor la productividad (Benz et al. 1990).

Debido a que *Z. diploperennis* crece en las parcelas abandonadas y muy cerca a los coamiles, las prácticas que realizan los pobladores de San Miguel nos presenta la posibilidad de que exista hibridación introgresiva (introgresión) entre *Z. diploperennis* y maíz. Introgresión es la incorporación de genes de una población, a otra con diferente norma adaptativa, via hibridación y retrocruzamientos sucesivos con uno de los progenitores (Anderson y Hubricht, 1938). Esto es lo que se pretende documentar en este trabajo. El estudio es de naturaleza citogenética. Consiste en la observación de los cromosomas de maíz, *Z. diploperennis* y de retrocruzas entre estas especies realizadas por los pobladores. El objetivo es caracterizar la constitución de nudos cromosómicos en las dos especies y detectar nudos típicos de una especie en la otra. Es posible estudiar introgresión porque las especies en estudio presentan complementos de nudos en patrones totalmente distintos (Kato y López 1990).

La introgresión recíproca entre maíz y *Z. diploperennis* se posibilita debido a que estas dos especies parientes se desarrollan en las mismas parcelas y se cruzan entre sí, originando híbridos fértiles. Estos son factores importantes para que haya hibridación y retrocruzamiento y como consecuencia, introgresión (Grant 1989).

Los genomas de maíz y *Z. diploperennis* son semejantes, pero las diferencias en la constitución de nudos es notable: en cromosomas de maíz la mayoría de nudos son intercalares (Kato 1976) mientras que en *Z. diploperennis* sólo se han reportado

nudos terminales (Kato y López 1990; Pasupuleti y Galinat 1982). Si se observan en cromosomas de maíz nudos típicos de *Z. diploperennis*, se le tomará como evidencia de introgresión de *Z. diploperennis* al maíz y si se observan nudos intercalares en cromosomas de *Z. diploperennis* se le tomará como prueba de introgresión de maíz al *Z. diploperennis*.

Los nudos son cuerpos de ADN heterocromático y se desconoce que función tengan. Pueden estar presentes en cada uno de los 10 pares de cromosomas pero siempre en posiciones fijas (McClintock et al. 1981). Son útiles para estos estudios ya que por su naturaleza heterocromática su tamaño y posición en el cromosoma es constante aún al heredarse. Se han realizado trabajos para comprobar la naturaleza conservativa de los nudos (McClintock et al. 1981).

El tema de introgresión entre maíz y los teocintles ha sido ampliamente estudiado desde principios de este siglo. Los diferentes autores han fundamentado sus estudios en observaciones de campo (Collins 1921; Wilkes 1970, 1977), citogenética (Kato 1976, 1984) y análisis isoenzimático (Doebley et al. 1984, 1987), y con otros marcadores moleculares (Doebley 1990).

II. OBJETIVOS

- 1.- Caracterizar la constitución de nudos cromosómicos en ambas especies de *Zea*.
- 2.- Determinar si hay introgresión entre ellas.

III. HIPOTESIS

Si estas especies del género *Zea* son interfértiles, crecen juntos y son empleados en un programa rústico de hibridación y retrocruzamiento, entonces existe introgresión recíproca entre *Zea mays* y *Z. diploperennis* en el valle de San Miguel.

IV. ANTECEDENTES

4.1 Localización de la Sierra de Manantlán y poblaciones de *Zea diploperennis*.

La Sierra de Manantlán fue decretada Reserva de la Biosfera en 1987. Se localiza al suroeste del estado de Jalisco. Es parte de la Sierra Madre del Sur: un sistema montañoso que se extiende desde las cercanías de Pto. Vallarta hasta Oaxaca por la vertiente pacífica de México. La Sierra de Manantlán se ubica a 19° norte, 104° oeste, en las inmediaciones de Autlán extendiéndose casi hasta la ciudad de Colima. Tiene una extensión de aproximadamente 140,000 ha y una amplitud altitudinal de 400 a

2860 msnm (Cruz 1989; Jardel 1989) (ver Figura 1). Se han descrito cuatro poblaciones de *Zea diploperennis* en la Sierra de Manantlán: en la Estación Científica Las Joyas (ECLJ), Manantlán, Rincón de Manantlán y San Miguel (Benz et al. 1990). Las plantas de maíz y *Z. diploperennis* analizadas en el presente trabajo son de semilla colectada en las cercanías del rancho San Miguel.

4.2 Descripción del sitio de estudio y el manejo de *Z. diploperennis* en San Miguel.

La comunidad de San Miguel se localiza en el extremo sur de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (REBSM), en el municipio de Cuautitlán, Jalisco, México, a 12.5 Km al sureste de la ECLJ, 11 Km al este de Cuasalapa, 10.5 Km al sur de Rincón de Manantlán y 4.5 Km al noroeste de Ayotitlán, a una altitud de 1700 msnm, a 104°16' a 104°18' oeste y 19°30' a 19°33' norte (ver Figura 2). Con una extensión de aproximadamente 320 ha, la temperatura promedio anual es de 18° C y la precipitación pluvial 1500mm (Hernández s.f. inédito). En San Miguel se realizan prácticas agrícolas de temporal (Verano-Otoño) con maíz. Siembran maíz con una coa, antes de las primeras lluvias, generalmente en junio. Algunos de los habitantes aprovechan la presencia de *Z. diploperennis* para forraje y para efectuar hibridación y retrocruzamiento, con la finalidad de mejorar genéticamente al maíz (Benz et al. 1990). En el valle de San Miguel *Z. diploperennis* crece formando manchones de 1 a 5 ha. Aparentemente la siembra de maíz provee condiciones muy

apropiadas para el establecimiento y desarrollo de la milpilla (Benz et al. 1990; Sánchez-Velázquez 1992). En muchas ocasiones debido a que las condiciones de desarrollo son ideales para *Z. diploperennis* o a que los pobladores fomentan el establecimiento de la especie para fines de pastoreo, los coamiles abandonados forman manchones densamente poblados por *Z. diploperennis*. Cuando vuelven a sembrar el maíz en tales coamiles y se efectúan las labores de machateo y quema (deshierbe), uno de los elementos más persistentes es *Z. diploperennis* que vuelve a brotar y desarrollarse junto con el maíz lo que proporciona la oportunidad "natural" para que las dos especies se hibridicen. La población de *Z. diploperennis* de San Miguel ha llamado la atención porque los habitantes de esa comunidad la utilizan con el propósito de mejorar al maíz. El método para realizar hibridación y retrocruzamiento es presentado gráficamente en la Figura 3. El primer año en una parcela donde se sembró maíz se permite el crecimiento de unas pocas plantas de milpilla. Ellos esperan que el maíz fecunde a *Z. diploperennis* para así obtener híbridos (*Z. diploperennis* X maíz). Durante el segundo año siembran unos cuantos híbridos entre muchas plantas de maíz para que éste proporcione otra vez el polen que fecundará al híbrido para dar lugar a la primera retrocruza. La segunda y tercera retrocruza la realizan de manera similar a la primera. Las semillas que colectan de la tercera retrocruza la mezclan con semilla de maíz y la utilizan para sembrar en años posteriores (el número de retrocruzas varía según el agricultor, pudiendo ser hasta seis veces) (Benz et al. 1990).

4.3 Taxonomía del Género Zea

Un estudio morfológico apoyado de manera general por evidencias citológicas, fue realizado en 1980 por Iltis y Doebley para hacer una clasificación del género Zea (Doebley e Iltis 1980; Iltis y Doebley 1980) que intenta colocar a los taxa en un esquema que refleje sus relaciones evolutivas. Ellos clasificaron el género Zea en dos secciones: I.- Luxuriantes, que incluye a tres especies: 1) *Z. diploperennis*, Iltis, Doebley y Guzmán, teocintle perenne diploide de Jalisco, México, 2) *Z. perennis* (Hitchc.) Reeves y Mangelsdorf, teocintle perenne tetraploide de Jalisco, México y 3) *Z. luxurians* (Durieu y Ascherson) Bird, teocintle anual del Este de Guatemala y Honduras (recientemente encontrado en Nicaragua; B. Benz com. pers.); II.- Zea que contiene una especie con cuatro subespecies: 1) *Z. mays* ssp. *parviglumis* Iltis y Doebley, teocintle anual de la región del Balsas (desde Oaxaca a Jalisco), 2) *Z. mays* ssp. *huehuetenangensis* (Iltis y Doebley) Doebley, teocintle anual del Oeste de Guatemala (Doebley 1990), 3) *Z. mays* ssp. *mexicana* (Schrader) Iltis, teocintle anual de la región altiplano y Norte de México (México, Michoacán, Guanajuato, Durango, Chihuahua) y 4) *Z. mays* L. ssp. *mays*, el maíz cultivado.

4.4 Evidencias de introgresión entre maíz y el teocintle

Z. diploperennis por cruzarse con maíz, tal como la mayoría de las otras especies silvestres de Zea, y tener descendencia

fértil, ha recibido mucha atención y se le ha venido utilizando en estudios con dos fines: 1) Entender mejor las relaciones taxonómicas dentro del género *Zea*, 2) Valorar su importancia como una fuente para el mejoramiento genético del maíz. En lo que se refiere a aspectos taxonómicos, se han realizado muchos trabajos, tanto morfológicos como bioquímicos (Doebley 1984, 1984, 1987, Smith et al. 1985). Respecto a mejoramiento genético, se demostró que *Z. diploperennis* es resistente a varias enfermedades virales que son un problema serio en maíz (Nault et al., 1982; Guzmán e Iltis 1992).

Basados en observaciones de campo, Collins (1921) y Wilkes (1970, 1977) entre otros, han propuesto que hay introgresión recíproca entre el teocintle anual (spp. mexicana) y el maíz. Ellos no toman en cuenta la posibilidad de convergencia evolutiva o retención de características de un ancestro común, pero si adoptan la hipótesis de introgresión para explicar la similitud en algunas características entre el teocintle anual mexicano y el maíz (Doebley 1984, 1990). Kato (1976, 1984) basado en estudios citogenéticos, Doebley (1984) con fundamento en observaciones de campo no creen en la existencia de un flujo genético extensivo entre teocintle anual mexicano y maíz.

Doebley et al. (1984, 1987) hicieron estudios moleculares (con técnicas electroforéticas compararon isoenzimas) para encontrar evidencias de introgresión entre maíz y sus parientes cercanos, los teocintles. Doebley et al. (1987) compararon los patrones de variación para 21 loci isoenzimáticos entre maíz y el teocintle anual mexicano (spp. mexicana). Los alelos *Gluf-8* y *Enpl-14* se

encontraron en maíz y en teocintle ssp. mexicana, pero con frecuencias muy distintas. En el teocintle la frecuencia de los dos alelos fue alta (30%), mientras que en maíz los alelos fueron poco comunes (1%). Doebley et al. (1987) tomaron esta diferencia de frecuencias como evidencia de introgresión del teocintle subespecie mexicana al maíz.

Doebley et al. (1984, 1990) reportaron evidencias moleculares de introgresión de maíz a los teocintles *Zea luxurians* y *Z. diploperennis*. Varias plantas de *Z. luxurians* tenían el alelo Glu1-7, que era desconocido para esta especie, pero muy común en maíz. Una planta de *Z. diploperennis* tenía dos alelos (Enp1-8 y Pgd1-3.8) muy comunes en maíz pero desconocidos, excepto para esta planta, en *Z. diploperennis*. Lo anterior permitió a Doebley et al. (1984; Doebley 1990) concluir que si hay introgresión de maíz hacia teocintle, pero en niveles bajos.

4.5 Aspectos Citogenéticos

Algunos trabajos citogenéticos han especulado sobre introgresión entre maíz y los teocintles (Kato 1976; Kato y López 1990; McClintock et al. 1981).

Los genomas de maíz y *Z. diploperennis* son similares en cuanto al número de cromosomas, localización del centrómero (este se toma como referencia para dividir al cromosoma en brazo corto y brazo largo) y los patrones de distribución de cromómeros que diferencian a un cromosoma de otro (Kato 1976).

Los híbridos entre la milpilla y el maíz son fértiles, la

meiosis en ellos es regular, apareándose bien los cromosomas paquiténicos (Pasupuleti y Galinat 1982).

Los nudos cromosómicos son el componente distintivo que se ha venido utilizando en citogenética para determinar relaciones taxonómicas y documentar la existencia de introgresión. Los nudos cromosómicos son cuerpos de ADN heterocromático y son útiles para estos estudios porque cuando están presentes, su tamaño y localización en el cromosoma es constante aún al heredarse (McClintock et al. 1981). Los idiogramas (ver Figura 4) indican las posiciones formadoras de nudo de cada uno de los 10 cromosomas homólogos tanto del maíz (19 posiciones reportadas en maíz de Jalisco y Michoacán; Kato 1976), como de *Z. diploperennis* (17 posiciones reportadas; Kato y López 1990). Un nudo puede estar presente o no en cualquiera de las posiciones designadas. Cuando está presente, su tamaño puede ser chico, mediano o grande.

Los nudos se localizan y reconocen con mayor facilidad en cromosomas paquiténicos (McClintock 1929; citado en McClintock et al. 1981). En la fase paquiteno de la meiosis se muestran grandes semejanzas entre el complemento cromosómico de maíz y *Z. diploperennis*, exceptuando la constitución de nudos que es notablemente diferente en ambas especies. De las 19 posiciones formadoras de nudo reportadas para maíz de la zona de Jalisco y Michoacán, sólo tres no son intercalares mientras que en *Z. diploperennis* se han observado nudos terminales únicamente (Kato y López 1990; Pasupuleti y Galinat 1982).

Aunque Smith y Goodman (1985) y Doebley et al. (1984, 1987)

han intentado estudiar las posibilidades de introgresión por medio de análisis de poblaciones de maíz y teocintle creciendo en la misma región, hasta ahora no hay trabajos que utilicen poblaciones cohabitando las mismas parcelas.

V. METODOLOGIA

Origen de las muestras:

Se analizaron tres variedades de maíz (Guino, Guino Gordo y Negro) quizás de las razas Reventador y Tabloncillo (B. Benz, com. pers.). 10 plantas de Guino, 15 de Guino Gordo y 13 de maíz Negro han sido analizadas en este trabajo. También se analizaron 21 plantas de *Z. diploperennis* y 27 plantas que representan a la primera o segunda retrocruza. En estas retrocruzas entre maíz y *Z. diploperennis*, maíz es el supuesto pariente paterno recurrente. Se estudian este tipo de retrocruzas por que es lo que realizan en San Miguel como prácticas para mejorar el maíz.

Todas las plantas analizadas fueron sembradas en terrenos de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Guadalajara en Autlán Jalisco de semilla colectada en las inmediaciones del valle de San Miguel, Mpio. de Cuautitlán, Jal.

Las poblaciones de maíz fueron colectadas de parcelas pertenecientes a agricultores que realizan el proceso de hibridación y retrocruzamiento en donde *Z. diploperennis* se desarrolla espontáneamente. La semilla sembrada de *Z. diploperennis* fue colectada dentro de una parcela de maíz de la

variedad Guino. La semilla de Guino fue obtenida de esta misma parcela. La semilla sembrada de maíz Negro fue obtenida de una parcela adyacente a la parcela donde se colectó la semilla de maíz Guino y *Z. diploperennis*. La semilla de maíz Guino Gordo fue obtenida de una parcela distante a las anteriores en un lugar donde se realizan prácticas de hibridación y retrocruzamiento con más frecuencia. De esta parcela se obtuvo la semilla sembrada de las retrocruzas. Todas las colectas se realizaron en diciembre de 1990.

Técnica citológica:

Se obtuvieron espigas inmaduras (cuatro a seis días antes de que emerjan) y se fijaron en solución Farmer (tres partes de etanol y una de ácido acético). A las 48 hrs. las espigas se pasaron a etanol al 70% y se almacenaron en el refrigerador para su análisis cromosómico (McClintock et al. 1981).

Para observar los cromosomas paquiténicos (Microscopio compuesto, objetivo 100x) se utilizó el método tradicional de aplastado con el colorante carmín-propiónico (ver Apéndice I). La constitución de nudos cromosómicos (en cada uno de los diez pares de cromosomas) de una planta se determinó en las fases meióticas paquiteno y diploteno temprano. En el estadio diploteno se observa la condición homocigótica (nudos iguales en ambos cromosomas de un mismo bivalente) o heterocigótica (nudos de diferente tamaño o en un cromosoma presente y en el otro ausente) de los nudos.

En los resultados cuando se habla de frecuencias de aparición de nudo en algún grupo de plantas, se refiere a la frecuencia relativa de aparición de nudo respecto al número total de cromosomas de ese grupo de plantas.

"Las características generales usadas para identificar los cromosomas paquiténicos de maíz son también usadas con teocintle. Estas características son la longitud de los cromosomas, el tamaño de los brazos del cromosoma y los patrones de cromómeros conspicuos". Para una descripción amplia de cómo identificar los cromosomas ver Kato (1976). La determinación del tamaño de los nudos es subjetiva. Pero se ha visto que es confiable (McClintock et al. 1981).

Con los datos de nudos cromosómicos se realizaron dos análisis de tipo estadístico multivariado: componentes principales y análisis discriminantes (Digby y Kempton 1987; Johnson y Wichern 1982). El análisis de componentes principales tiene entre sus objetivos centrales reducir las dimensiones (variables) del problema. Esto lo logra encontrando combinaciones lineales de las variables. Estas nuevas combinaciones (llamadas componentes principales) miden la variación existente dentro del conjunto de datos. El número de componentes principales (c.p.) es igual al número de variables. Se espera que sólo dos o tres c.p. expliquen la mayor variación de los datos, lo cual permite representar gráficamente a los individuos bajo estudio. El análisis discriminante define combinaciones lineales (funciones discriminantes) de las variables que maximicen las diferencias entre grupos y minimicen las diferencias dentro de estos grupos.

Se espera que unas cuantas funciones discriminantes expliquen las diferencias importantes entre grupos, lo que permite una representación gráfica de las relaciones entre grupos de individuos. En ambos análisis no se permite que el número de variables exceda el número de individuos. Una diferencia entre estos análisis es que los c.p. tratan a todos los individuos a la vez, sin especificar que individuos pertenecen a que grupo, mientras que las funciones discriminantes originadas mediante el análisis discriminante requieren que se especifiquen a que grupo pertenece cada individuo. En este trabajo como el número de variables (posición y tamaño de nudo) excede el número de individuos (plantas), se tuvo que eliminar ciertas variables que no mostraban variación entre los grupos.

VI. RESULTADOS

A) MAIZ. Las frecuencias relativas de posiciones con nudo y posiciones sin nudo son semejantes para las tres variedades de maíz (Guino: 40% y 60%, Guino Gordo: 30% y 70%, Negro: 27% y 73% respectivamente) (Cuadro 1). Por ejemplo en las Figuras 5, 6 y 7 se ve que las posiciones 2L1, 4C2, 4L1, 5C1, 6L1 y 10L2 tienen frecuencias de aparición de nudo muy similares en las tres variedades. Pero al indagar cuanto contribuyen al total los tres tipos de nudos (grande, mediano y pequeño) y también las frecuencias de aparición de nudo para posiciones específicas, se ven diferencias entre las tres variedades. Considerando únicamente la frecuencia de las posiciones con nudo, los diferentes tamaños de nudo contribuyen de la siguiente manera:

- a) Guino: grandes 16%, medianos 14% y pequeños 10%
- b) Guino Gordo: grandes 9%, medianos 12% y pequeños 9%
- c) Negro: grandes 15%, medianos 8% y pequeños 4%

Se ven mayores diferencias entre las tres variedades cuando se considera la frecuencia de aparición de nudo en ciertas posiciones. Por ejemplo en Guino no se observaron nudos en la posición 1L1, mientras que Guino Gordo y Negro si presentaron nudos en esta posición, pero el tamaño de los nudos y la frecuencia relativa de aparición de los nudos es distinta (3.3% de nudos medianos en Guino Gordo y 15% de nudos grandes en Negro) (Cuadro 2; Figuras 5, 6 y 7). En 9L2 hubo nudos con una frecuencia relativa de 10% (nudos grandes) en Guino, 43% (los tres tamaños de nudo) en Guino Gordo y en Negro no se observaron

nudos en esta posición (Cuadro 2). En la posición 7C en Guino Gordo y Negro no hay nudos, en Guino se observaron con una frecuencia de 30% (los tres tamaños de nudo). Ocho de las 13 plantas ya discutidas de la variedad Negro por presentar nudos en posiciones características de *Z. diploperennis* se mencionan más adelante.

B) *Z. diploperennis*. La frecuencia total de posiciones con nudo y sin nudo es 39% y 61% respectivamente (cuadro 3); estas frecuencias son similares a las de maíz (Cuadro 1). En relación a la frecuencia de posiciones con nudo, el 0.2% corresponde a nudos grandes, 8% a nudos medianos y el 30% a pequeños. Las posiciones que más contribuyen a las frecuencias anteriores son 3L3 para nudos grandes, en medianos las posiciones 7L3, 8L3, 9L3 y 3L3. (Cuadro 3). Las posiciones 1C3, 1L3, 2C3, 5C2, 6L5 y 8L3 contribuyen con nudos pequeños (Cuadro 3; Figura 8). Seis de las 21 plantas merecen mención más adelante ya que presentan nudos en posiciones características de maíz.

C) RETROCRUZAS. El 19% de las posiciones formadoras tienen nudo, el 81% no tienen nudo. De la frecuencia de nudos presentes el 6% son grandes, el 5% medianos y el 7% pequeños. Para obtener el total de posiciones formadoras de nudo posibles se suman las posiciones reportadas para maíz del estado de Jalisco y Michoacán y las posiciones reportadas para *Zea diploperennis* (Kato y López 1990), más una posición formadora que se reporta en este trabajo (5C1) que no reporta Kato y López (1990) para maíz de la zona de Jalisco.

D) PLANTAS DE MAIZ Y *Z. diploperennis* CON NUDOS CROMOSOMICOS EN POSICIONES CARACTERISTICAS DE LA OTRA ESPECIE. De las 13 plantas de la variedad Negro analizadas, ocho presentaron nudos en posiciones características de *Z. diploperennis*. Estas ocho plantas presentaron un total de 12 nudos, todos de tamaño pequeño y en condición heterocigótica. De estas ocho plantas, cinco tienen un nudo cromosómico terminal cada una en las posiciones 1C3, 2C3, 3C2, 5C2 u 8L3. Dos plantas tienen dos nudos cada una; una planta con nudos en las posiciones 1L3 y 5C2 y la otra en 2C3 y 3C2 (Cuadro 4). Una planta tiene tres nudos en posiciones características de *Z. diploperennis*: posiciones 2C3, 5C2 y 7L3.

De las 21 Plantas de *Z. diploperennis* estudiadas, seis plantas tienen nudos en posiciones características de maíz (un total de 11 nudos, siete grandes, tres medianos y uno pequeño) (Cuadro 5). Cuatro de estas seis plantas tienen un nudo cada una, una planta en la posición 8L1; otra en la posición 1C2 y dos plantas en la posición 3L1. Una planta tiene tres nudos, dos en la posición 3L1 y uno en la posición 5L1. Una planta tiene cuatro nudos en las posiciones 3L1, 5L1, 8L1 y 8L2.

VII. DISCUSION

Con los datos obtenidos de nudos cromosómicos se llevó a cabo un análisis estadístico de componentes principales y un análisis discriminante (Figuras 9 y 10). En las gráficas de estos análisis, se indican con letra y número las plantas de maíz y *Zea diploperennis* que tienen nudos en posiciones características de la otra especie (Cuadros 4 y 5). En el caso del análisis discriminante se basó el análisis en las poblaciones previamente definidas (tres variedades de maíz y el grupo de plantas de *Zea diploperennis*) asignando las retrocruzas, en relación a estas cuatro poblaciones, en base a la función discriminante. En el análisis de componentes principales, las dos primeras componentes presentadas en la figura 9 explican el 17% y el 5% respectivamente de la variación del fenómeno. Las posiciones (variables) que contribuyen más al c.p. 1 son: 4L1, 5C2, 6L5, 7L1, 7L3 y 8L3 y al c.p. 2 son: 1C2, 3C2, 3L1 y 9L2. En el análisis discriminante las dos funciones presentadas en la gráfica explican el 98% de la variación (Figura 10); las variables que más contribuyen a la función discriminante 1 son: 2L1, 3L1, 4L1, 6L5 y 7C; y las variables que más contribuyen a la función discriminante 2 son: 1C2, 1L1, 2C1, 4L1 y 7C. Los resultados del análisis de c.p. revelan que las retrocruzas son más semejantes al pariente paterno recurrente: maíz (en la grafica, las retrocruzas están más cerca a maíz que a *Zea diploperennis*). La variación de nudos de Guino Gordo parece mayor que la variación de Guino y Negro. Sin embargo abarca toda la

variación de maíz Negro. En los casos de plantas con nudos de la otra especie, la presencia de tales nudos aparentemente no hace que pierda su identidad como tal especie (Estas plantas se ubican en la gráfica de una manera similar al resto de plantas del mismo grupo). El análisis discriminante muestra (según la distribución de los individuos, en la gráfica) que los maíces son muy diferentes entre sí y que *Z. diploperennis* es distinto al maíz. Aunque las retrocruzas fueron hechas con Guino Gordo no parecen tener tanta afinidad con esta variedad.

A) MAIZ. La constitución de nudos cromosómicos de las tres variedades de maíz revela que aunque muestran semejanzas entre sí, son diferentes. Las variedades Negro y Guino Gordo presentan más semejanzas entre sí que respecto a la variedad Guino (Figuras 9 y 10). Las tres variedades comparten la mayoría de las posiciones formadoras de nudo pero se aprecian diferencias en el tamaño de nudo y la frecuencia de aparición de nudo en algunas posiciones (1L1, 9L2, 7C, por ejemplo) (Figura 11).

B) *Z. diploperennis*. Considerando los resultados de este trabajo se elabora el idiograma que caracteriza los tipos de nudos de *Z. diploperennis* de San Miguel (Figura 12). Este idiograma no es diferente en ninguna posición formadora de nudo al que elaboraron Kato y López (1990) en base a los estudios citogenéticos de tres poblaciones de *Z. diploperennis*.

Se encontraron diferencias ligeras en cuanto a la frecuencia relativa de aparición de nudo en ciertas posiciones.

C) RETROCRUZAS. Ocho plantas son interesantes por la combinación de nudos que tienen en algunos bivalentes. Estas

plantas presentaron nudos de maíz y *Z. diploperennis* en el mismo cromosoma. Por ejemplo, una planta en la posición 8L2 (que es característica de maíz) tiene nudo pequeño en condición homocigótica y en la posición 8L3 (Posición característica de *Z. diploperennis*) tiene un nudo mediano en condición heterocigótica, lo cual sugiere que el nudo de *Z. diploperennis* está introgresado. El Cuadro 6 presenta las posiciones con nudos en tres de estas ocho plantas y la Figura 13 ilustra un par de homólogos de una de estas plantas (R2J).

D) PLANTAS DE MAÍZ NEGRO Y *Z. diploperennis* CON NUDOS EN POSICIONES CARACTERÍSTICAS DE LA OTRA ESPECIE. Las ocho plantas de maíz de la variedad negro con nudos característicos de *Z. diploperennis* probablemente tienen introgresión de *Z. diploperennis*. La presencia de nudos de maíz en plantas de *Z. diploperennis* también sugiere que hay introgresión, pero en este caso de maíz a *Z. diploperennis*. Los idiogramas muestran las posiciones de los nudos infiltrados (Figura 14).

¿Es posible saber a que variedad pertenecen los nudos de maíz encontrados en *Z. diploperennis*? Aparentemente estos nudos provienen de la variedad Guino debido a que estos nudos son más frecuentes en la variedad Guino que en las variedades Negro y Guino Gordo (Cuadro 7). ¿Como se infiltraron los nudos de *Zea diploperennis* a maíz y los de maíz a *Z. diploperennis*? Posiblemente por el fenómeno conocido como recombinación (intercambio de material genético entre cromosomas homólogos) en híbridos y retrocruzas entre maíz y *Z. diploperennis*. Las mismas prácticas agrícolas y de hibridación que los campesinos de San

Miguel realizan con maíz y *Z. diploperennis* (Benz et al. 1990) fomentan la ocurrencia de híbridos y retrocruzas. Después de varias generaciones de retrocruzamiento hacia maíz pueden ser segregados y eliminados los cromosomas de *Z. diploperennis*. Pero mientras esta segregación ocurre, existe la posibilidad de que cromosomas de maíz y *Z. diploperennis* se recombinen. En híbridos y retrocruzas durante el proceso de meiosis hay bivalentes en los cuales un cromosoma es de maíz y el otro de *Z. diploperennis* y puede haber entre ellos un intercambio de material genético (recombinación). Entonces, en híbridos y retrocruzas, después de meiosis puede haber gametos que tienen cromosomas de maíz con material genético de *Z. diploperennis* y viceversa. Pero si estos gametos se fecundan con polen de maíz (lo que sería un retrocruzamiento hacia maíz), los cromosomas de *Z. diploperennis* pueden ser segregados y eliminados durante el proceso de meiosis. Por lo tanto, es posible que existan cromosomas de plantas de maíz con nudos de *Z. diploperennis*.

Además este proceso de hibridación y retrocruzamiento (con la consecuente introgresión) puede ocurrir de manera espontánea, es decir, sin la participación del hombre, siempre y cuando la progenie no demuestre una capacidad de "competición" reducida. Los factores ecológicos y genéticos necesarios para que dos especies que cohabitan se hibridicen y retrocruzen (Grant 1989) se cumplen para maíz y *Z. diploperennis*. Esto explica la presencia de nudos de maíz en *Z. diploperennis*.

Al infiltrarse nudos es de esperarse que haya genes ligados que sean infiltrados junto con los nudos. Además el intercambio

de material genético se da en varios puntos a lo largo del cromosoma. Los nudos ocupan un espacio pequeño en la longitud del cromosoma. Por esta razón se espera que haya más material genético introgresado.

Uno de los objetivos de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (RBSM) es diseñar estrategias para conservar *in situ* el germoplasma de *Z. diploperennis* (Jardel 1990; Benz 1988). Paralelamente a estas actividades de conservación debería conocerse más el germoplasma de esta especie. Es conveniente considerar las posibles consecuencias de introgresión recíproca entre maíz y *Z. diploperennis* de San Miguel. Genes de maíz que se incorporan a *Z. diploperennis* podrían extenderse a través de toda la población de este teocintle (Doebley 1990). Debe hacerse investigación básica para conocer todo lo relativo a los genes que participan en el flujo ya descrito, ya que genes de maíz que se establezcan en *Z. diploperennis* podrían conferirle una mayor capacidad de competición, por ejemplo, con un consecuente crecimiento de la población. Lo contrario (descenso en la población) también es posible si los genes de maíz hacen a *Z. diploperennis* susceptible a enfermedades. Por lo tanto es necesario saber cuales son las características que determinan los genes introgresados entre maíz y *Z. diploperennis*.

VIII. CONCLUSIONES

- En el maíz de San Miguel la mayoría de nudos son grandes y medianos.
- En *Zea diploperennis* la mayoría de nudos son de tamaño pequeño.
- Hay 17 posiciones formadoras de nudo en maíz de San Miguel. Quince intercalares y dos terminales.
- En *Z. diploperennis* hay 16 posiciones formadoras de nudo, todas terminales.
- Sólo la posición formadora de nudo 7C es común para maíz y *Z. diploperennis*.
- Ocho plantas de trece de maíz variedad Negro tienen nudos de *Z. diploperennis*.
- Seis plantas de 21 de *Z. diploperennis* presentaron nudos de maíz.
- Hay introgresión recíproca entre maíz y *Z. diploperennis* de San Miguel.
- Debe estudiarse más la naturaleza de los genes introgresados.

IX. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Anderson E., L. Hubricht. 1938. Hybridization in *Tradescantia*. III. The evidencia for introgressive hybridization. *Amer. J. Bot.* 25: 396-402.
- Benz, B.F. 1988. In situ conservation of the genus *Zea* in the Sierra de Manantlan Biosphere Reserve. *Genetic Resources, CIMMYT*: 59-69.
- Benz, B.F., L.R. Sánchez-Velazquez, F.J. Santana-Michel. 1990. Ecology and Ethnobotany of *Zea diploperennis*: preliminary investigations. *Maydica* 35: 85-98
- Collins, G.N. 1921. Teosinte in Mexico. *J. Hered.* 12: 339-350.
- Cruz, C.P. 1989. Atlas cartográfico de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco, México. Laboratorio Natural Las Joyas, Universidad de Guadalajara. Inédito.
- Digby, P.G.N., R.A. Kepton. 1987. Multivariate analysis of ecological communities. London New York Chapman and Hall. Pags. 49-103.
- Doebley, J.F. 1984. Maize introgression into teosinte--a reappraisal. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 71: 1100-1113.
- Doebley, J.F. 1990. Molecular Systematics of *Zea* (Gramineae). *Maydica* 35: 143-150
- Doebley, J.F. 1990. Molecular evidence for gene flow among *Zea* species. *Bioscience* 40: 443-448.
- Doebley, J.F. 1990. Molecular evidence and the evolution of maize. *Econ. Bot.* 44(3): 6-27.
- Doebley, J.F., M.M. Goodman, C.W. Stuber. 1984. Isoenzymatic variation in *Zea* (Gramineae). *Syst. Bot.* 9: 203-218
- Doebley, J.F., M.M. Goodman, C.W. Stuber. 1987. Patterns of isozyme variation between maize and Mexican annual teosinte. *Econ. Bot.* 41: 234-246
- Doebley, J.F., H.H. Iltis. 1980. Taxonomy of *Zea* (Gramineae) I. A subgeneric classification with key to taxa. *Amer. J. Bot.* 67: 982-993
- Doebley, J.F., U. Renfroe, A. Blanton. 1987. Restriction site variation in the *Zea* chloroplast genome. *Genetics* 117: 139-147
- Grant, V. 1989. *Especiación Vegetal*. Limusa. 560 pags.
- Guzmán M., R., H.H. Iltis. 1991. Protección a genes perennes de maíz en una Reserva de la Biosfera. *Diversity* 7: 89-92.

- Illis, H.H., J.F. Doebley, R. Guzmán M., B. Pazy. 1979. *Zea diploperennis* (Gramineae): a new teosinte from Mexico. *Science* 203: 186-188.
- Illis, H.H., J.F. Doebley. 1980. Taxonomy of *Zea* (Gramineae). II. Subspecific categories in the *Zea mays* complex and a generic synopsis. *Am. J. Bot.* 67: 994-1004.
- Jardel, P.E.J. 1990. Estrategia para la Conservación de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. Laboratorio Natural las Joyas, Universidad de Guadalajara. El Grullo, Jalisco. 278 p.
- Johnson, R.A., D.W. Wichern. 1982. Applied multivariate statistical analysis. Prentice-Hall, Inc., New-Jersey. Pags. 361-384 y 461-518.
- Kato, T.A. 1976. Cytological studies of maize. *Mass. Agric. Exper. Station Res. Bull* No. 635.
- Kato, T.A. 1984. Chromosome morphology and the origin of maize and its races. *Evol. Biol.* 17: 219-253.
- Kato, T.A., A. López. 1990. Chromosome Knobs of the perennial teosintes. *Maydica* 35: 125-141
- McClintock, B., T.A. Kato Y., A. Blumeschein. 1981. Chromosome constitution of races of maize. Its significance in the interpretation of relationships between races and varieties in the Americas. Colegio de Posgraduados, Chapingo, Mexico. 521 pags.
- Nault, L.R., D.T. Gordon, U.D. Domsteegtand, H.H. Illis. 1982. Response of annual and perennial teosintes (*Zea*) to six maize viruses. *Plant Disease* 66 (1): 61-62.
- Pasupuleti, Ch.V., U.C. Galinat. 1982. *Zea diploperennis*. I. Its Chromosomes and comparative cytology. *J. Hered.* 73: 168-170.
- Sanchez-Velázquez, L.R. 1992. *Zea diploperennis*: mejoramiento genético del maíz, ecología y la conservación de recursos naturales. *Tiempos de ciencia* 24: 1-8.
- Smith, J.S.C., M.M. Goodman, C.W. Stuber. 1985. Relationships between maize and teosinte of Mexico and Guatemala: numerical analysis of allozyme data. *Econ. Bot.* 39: 12-24.
- Wilkes, H.G. 1967. Teosinte: the closest relative of maize. The Bussey Inst., Harvard Univ., Cambridge, Mass.
- Wilkes, H.G. 1970. Teosinte introgression in the maize of the Nobogame valley. *Bot. Mus. Leaflet*. 22: 297-311.
- Wilkes, H.G. 1977. Hybridization of maize and teosinte, in Mexico and Guatemala and the improvement of maize. *Economic Botany* 31:254-293.

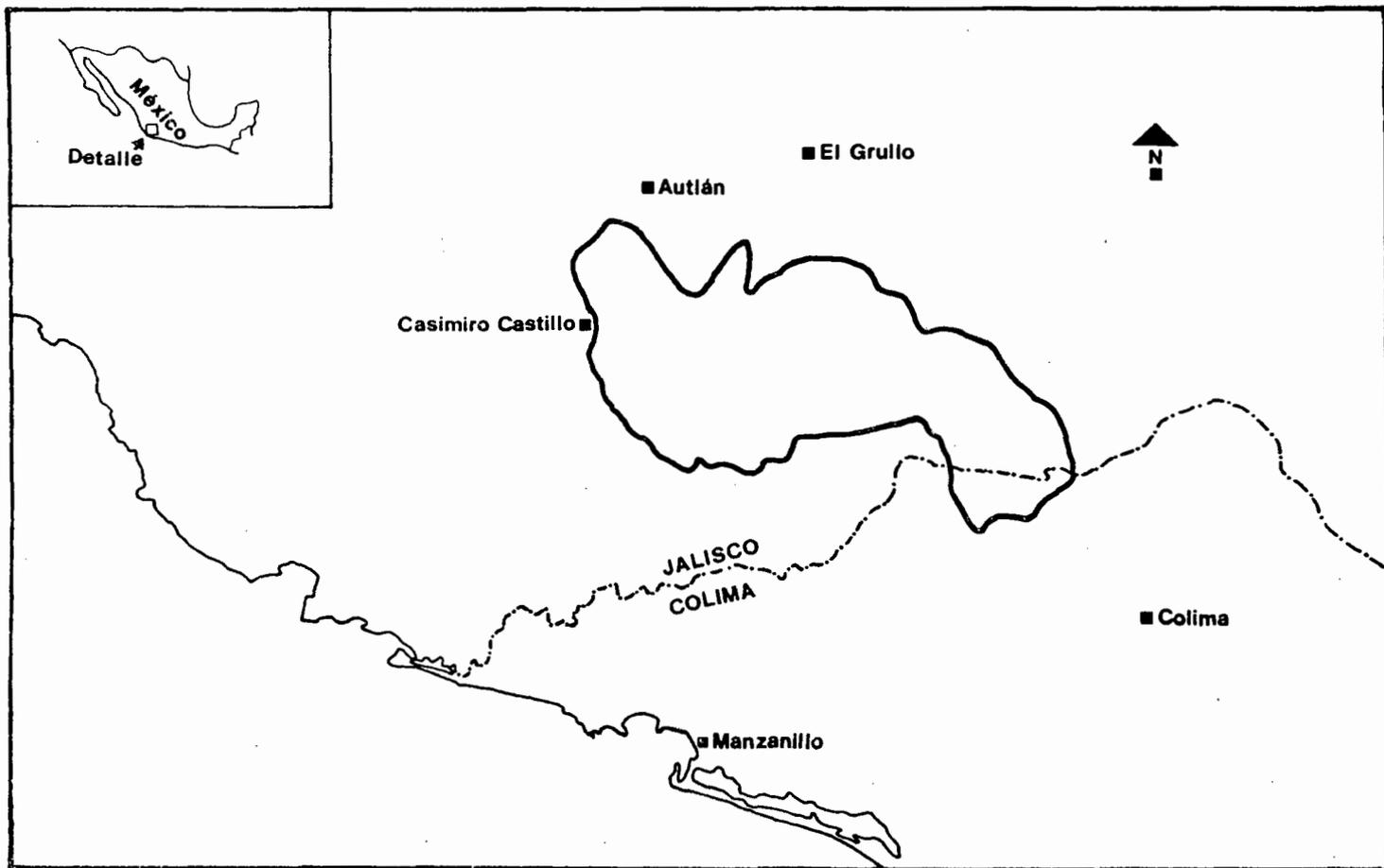


Figura 1. Localización de la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán.

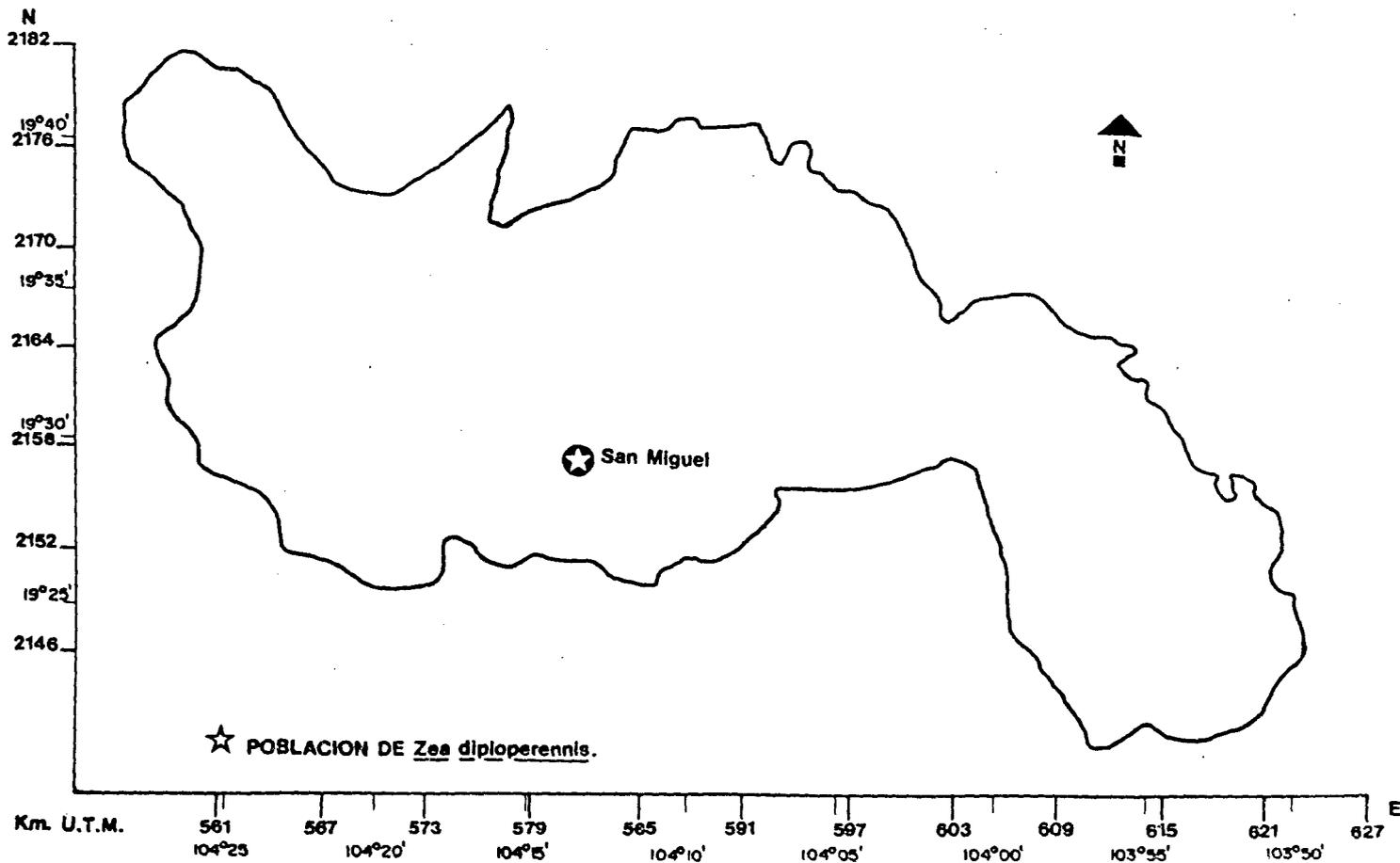


Figura 2. Ubicación de San Miguel en la Sierra de Manantlán.

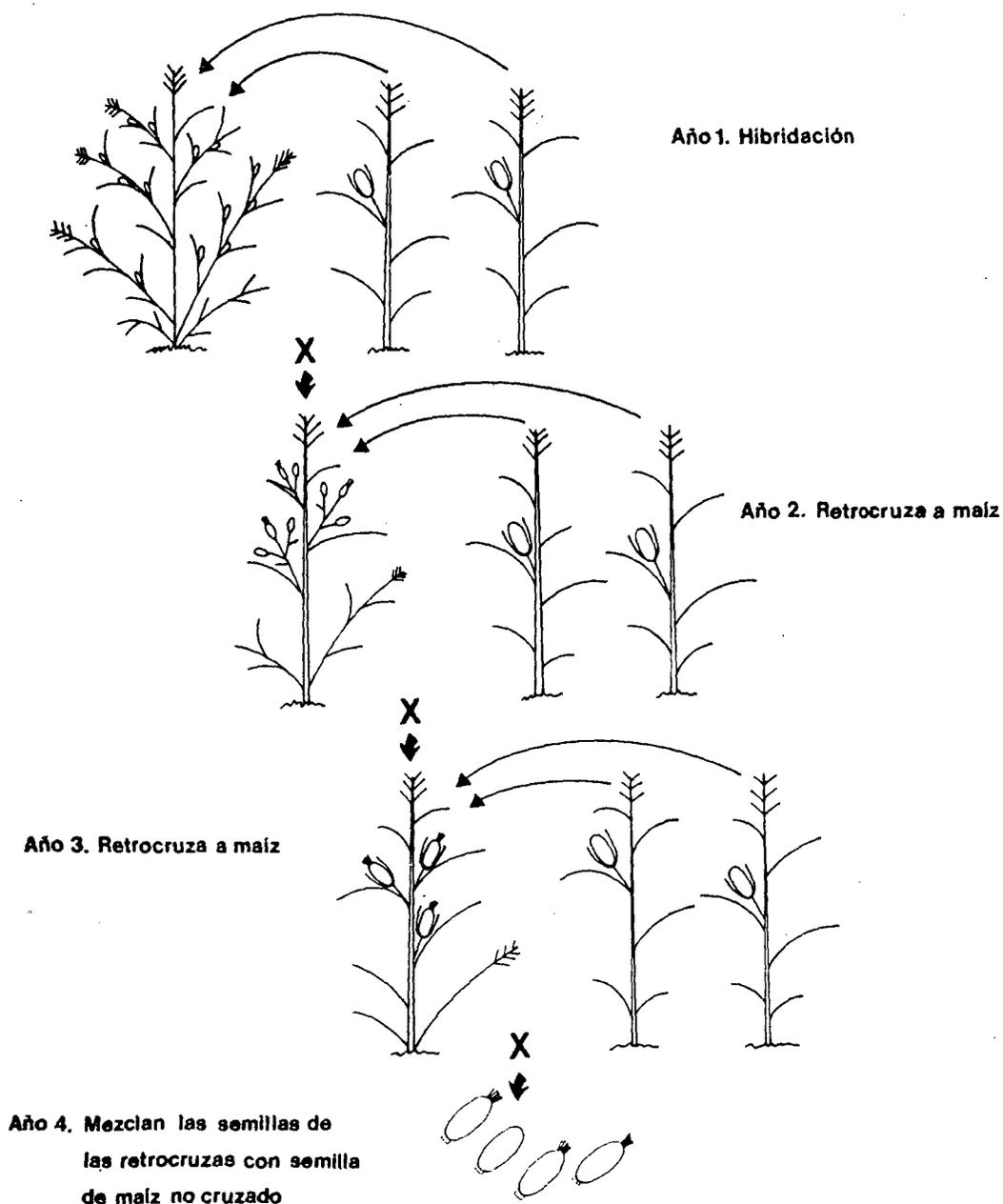


Figura 3. Prácticas de hibridación y retrocruzamiento que se realizan en San Miguel con maíz y *Zea diploperennis* (tomado de Benz et al. 1990: Figura 3).

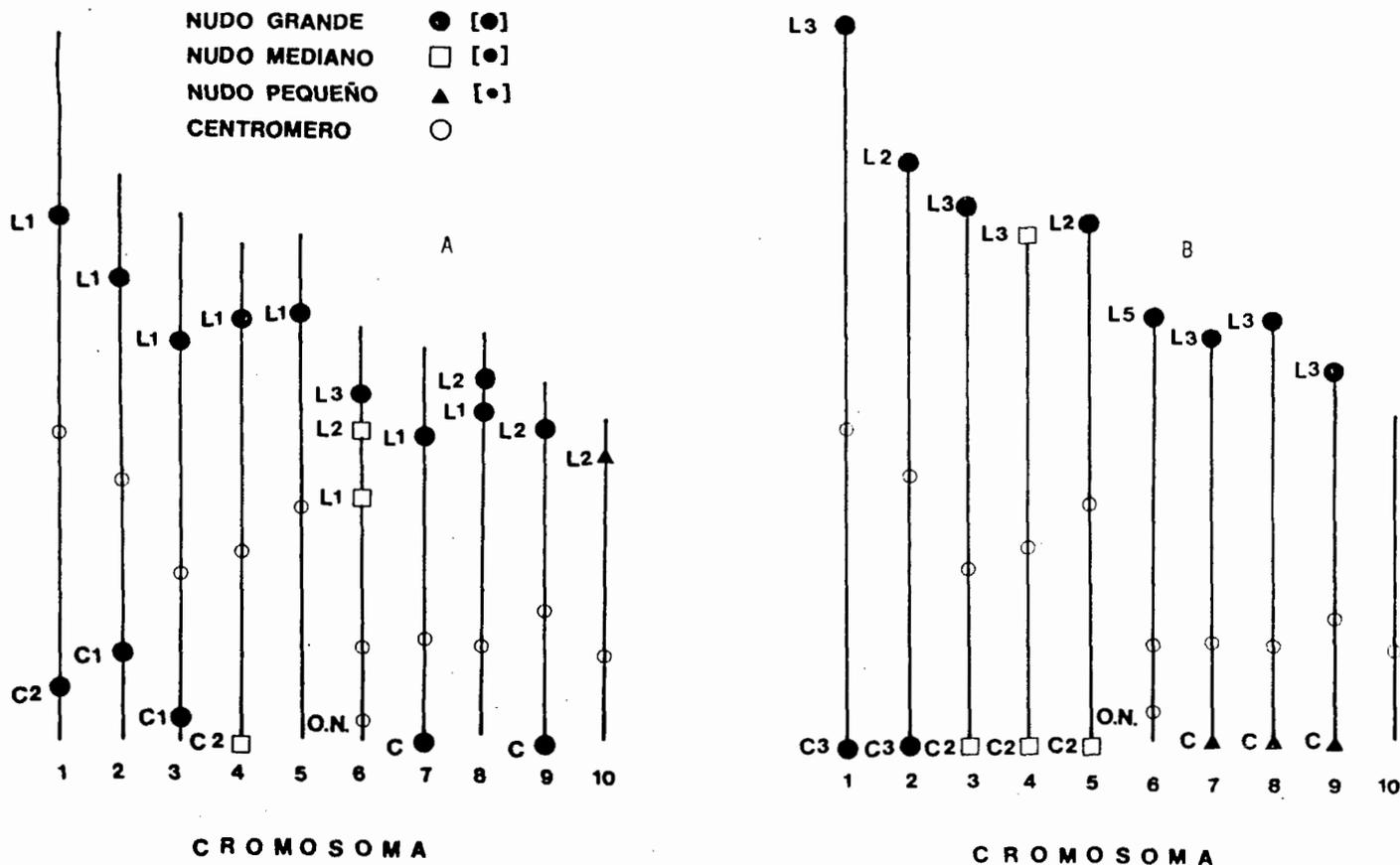


Figura 4. Idiogramas de cromosomas paquiténicos de: A. Maíz de los estados de Colima, Jalisco y Michoacán; B. *Zea diploperennis* de Jalisco (tomado con modificaciones de Kato y López 1990).

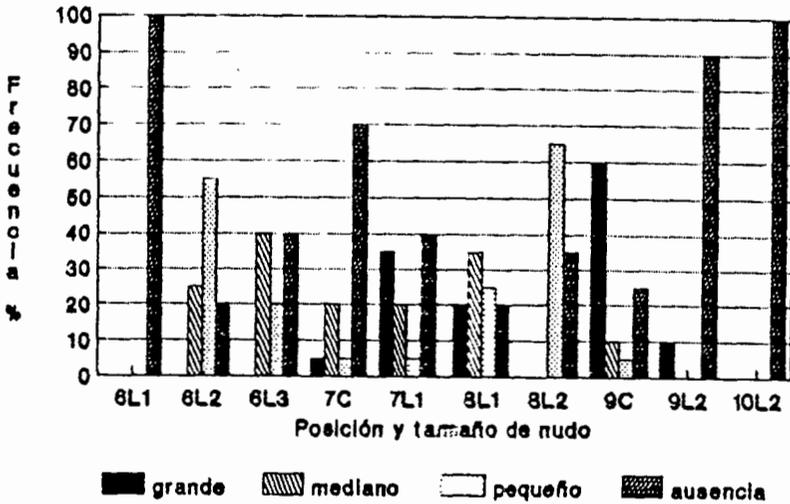
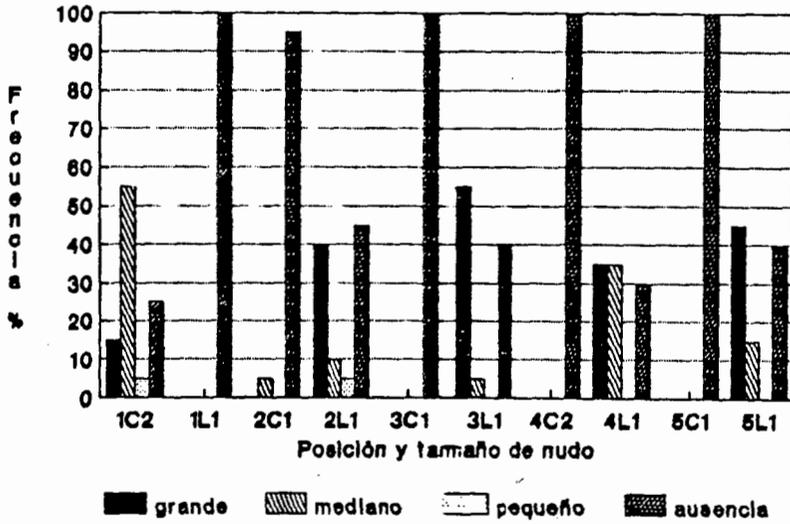


Figura 5. Distribución de la frecuencia de nudos en los cromosomas paquiténicos de raíz Guano.

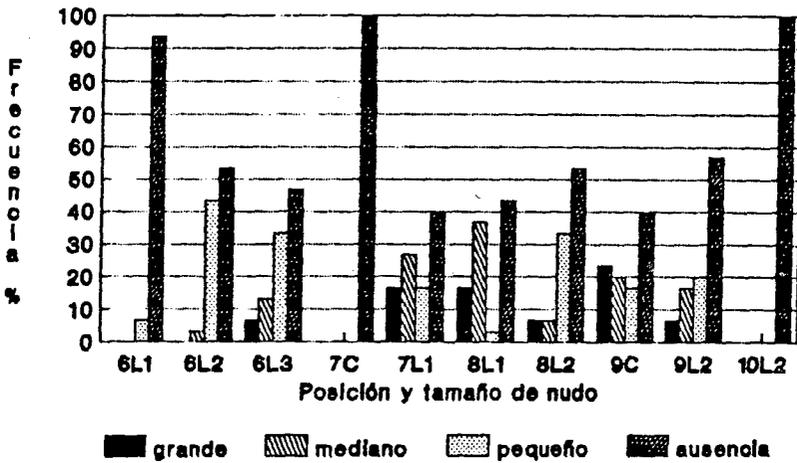
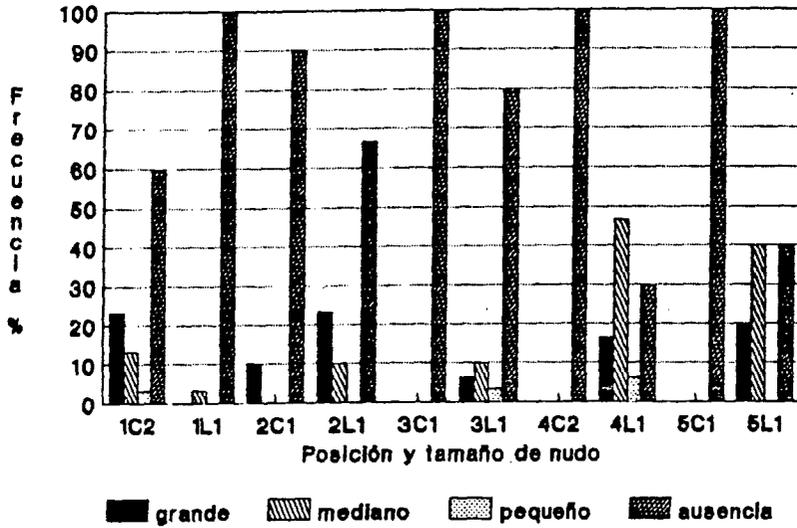


Figura 6. Distribución de la frecuencia de nudos en los cromosomas paquiténicos de maíz Guino Gordo.

Negro
n=13

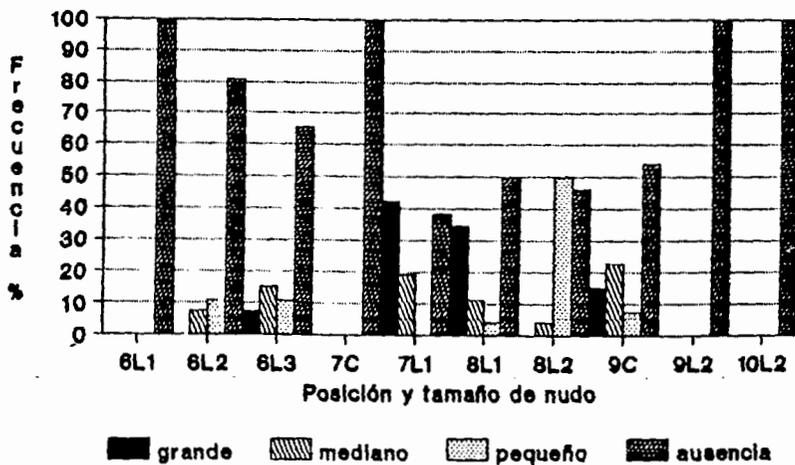
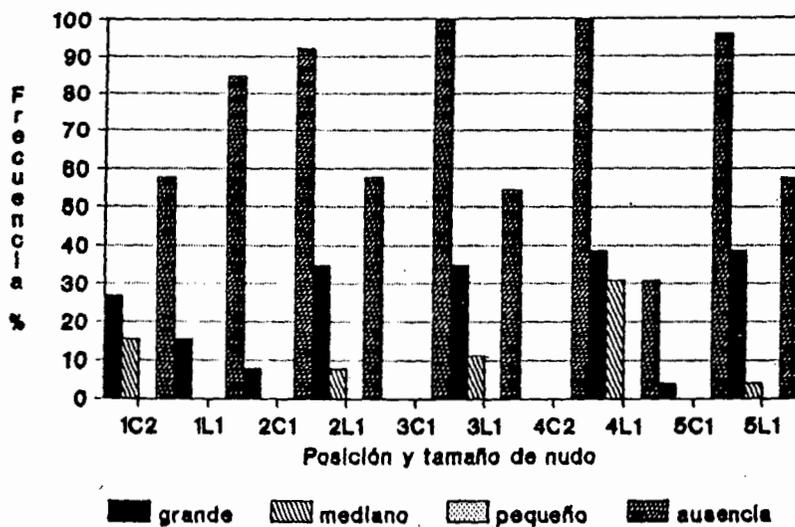


Figura 7. Distribución de la frecuencia de nudos en los cromosomas paquiténicos de maíz Negro.

Z. diploperennis
n=21

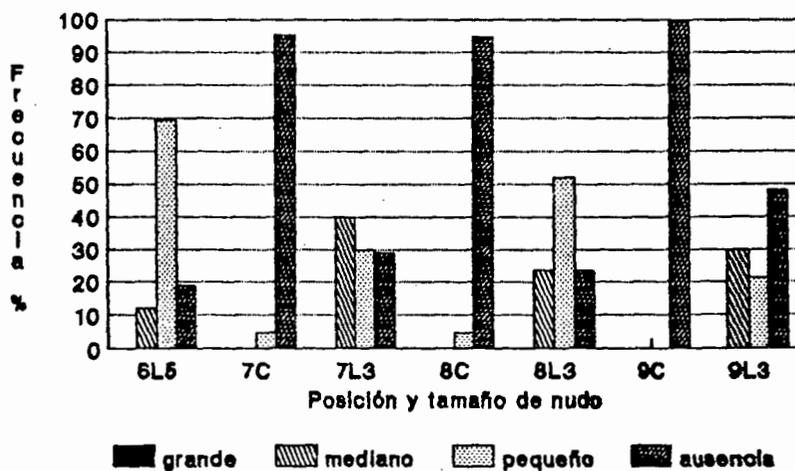
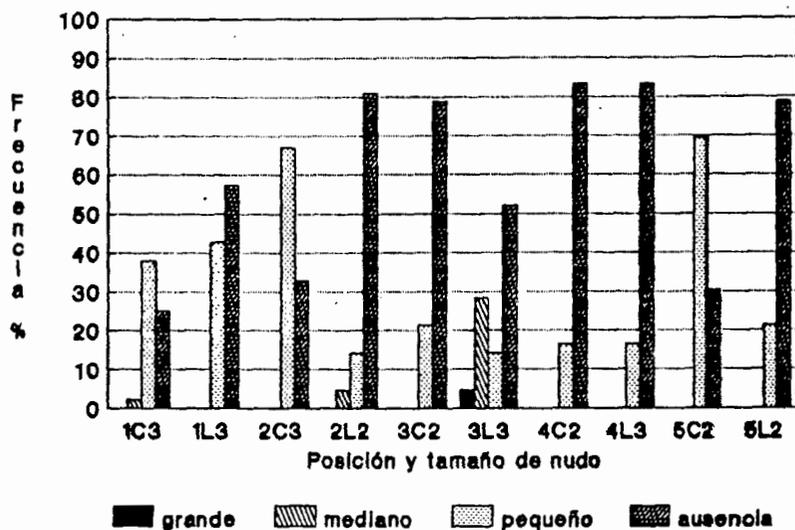


Figura 8. Distribución de la frecuencia de nudos en los cromosomas paquiténicos de *Zea diploperennis*.

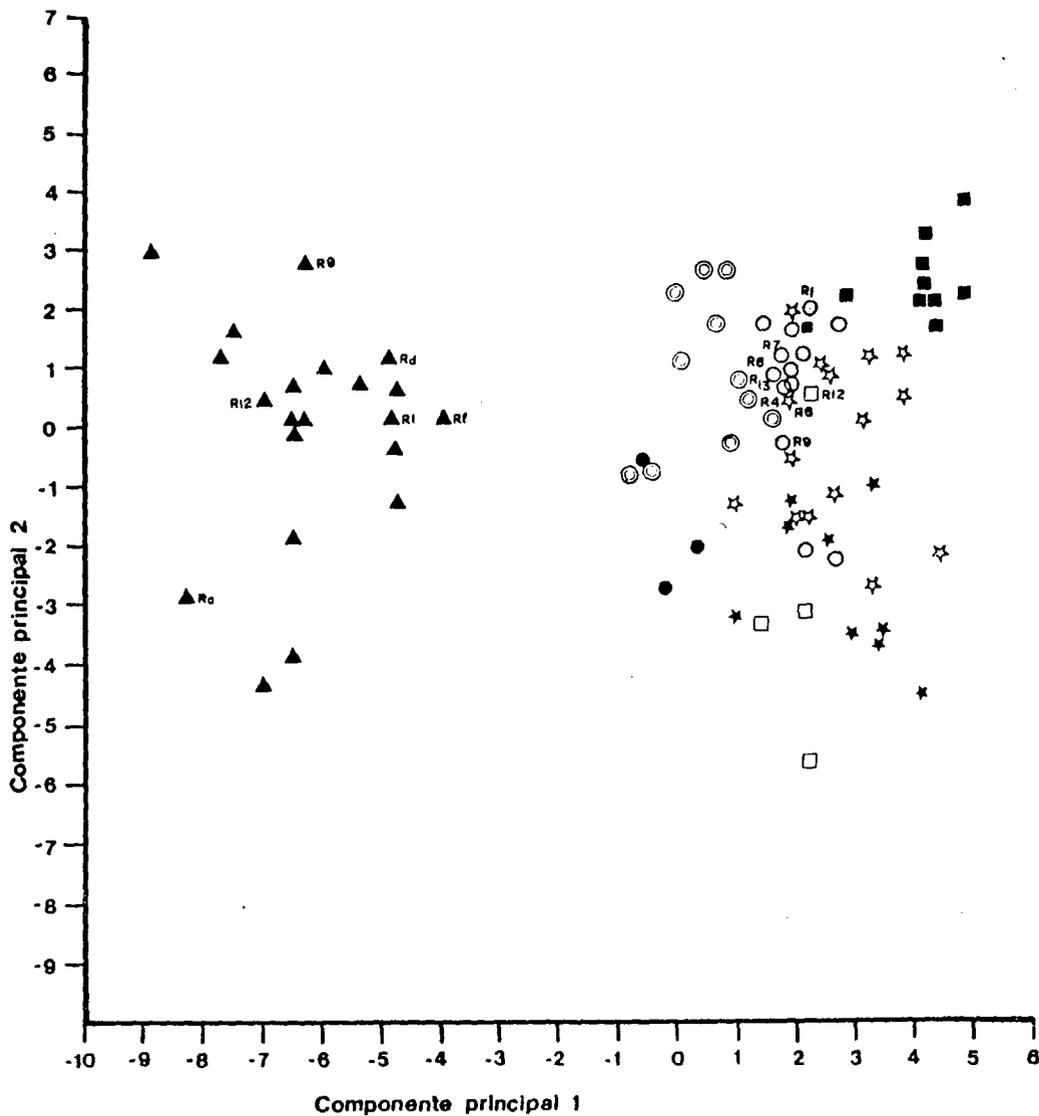


Figura 9. Gráfica de los dos primeros componentes de un análisis que se basó en los nudos encontrados en las plantas (triángulo=*Zea diploperennis*; estrella hueca=m. Guino Gordo; círculo hueco=m. Negro; cuadro lleno=m. Guino; los demás símbolos=retrocruzas).

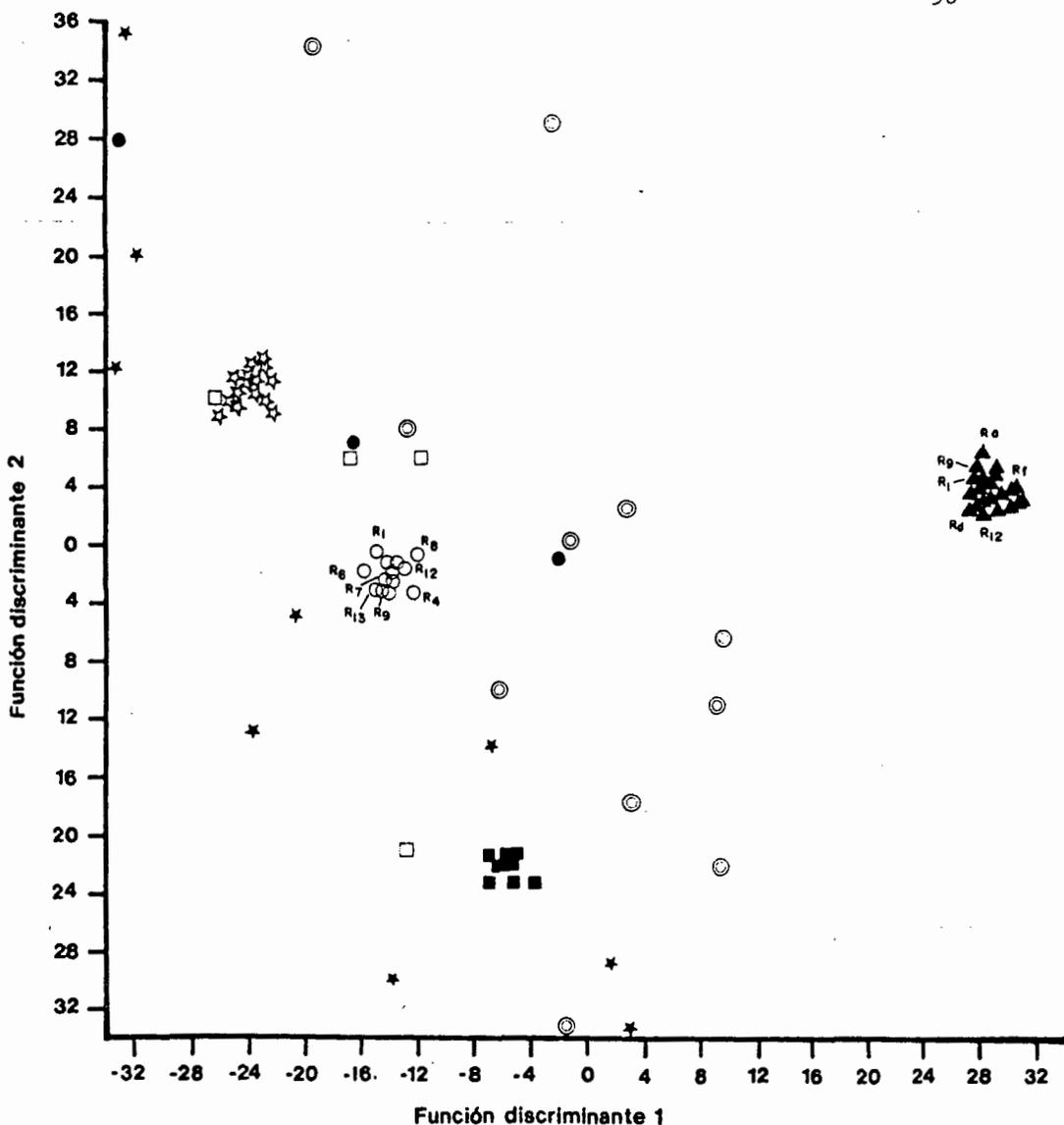


Figura 10. Gráfica de las funciones 1 y 2 de un análisis que se basó en los nudos encontrados en las plantas (triángulo= *Zea diploperennis*; estrella hueca= m. Guino Gordo; círculo - hueco= m. Negro; cuadro lleno=m. Guino; los demás símbolos= retrocruzas).

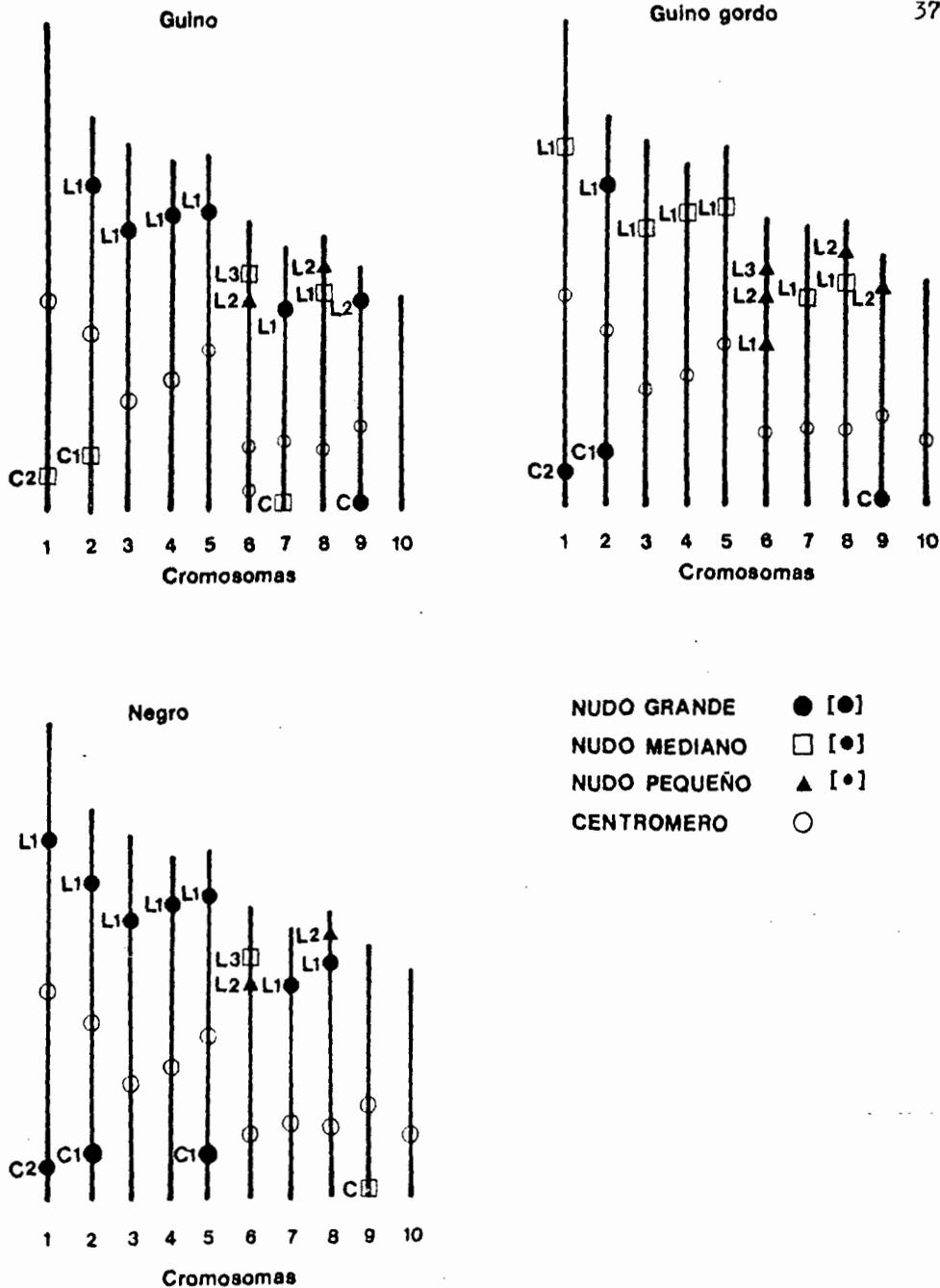


Figura 11. Idiogramas de cromosomas paquiténicos de las 3 variedades de maíz. Los tamaños de nudo que se ilustran son los más frecuentes.

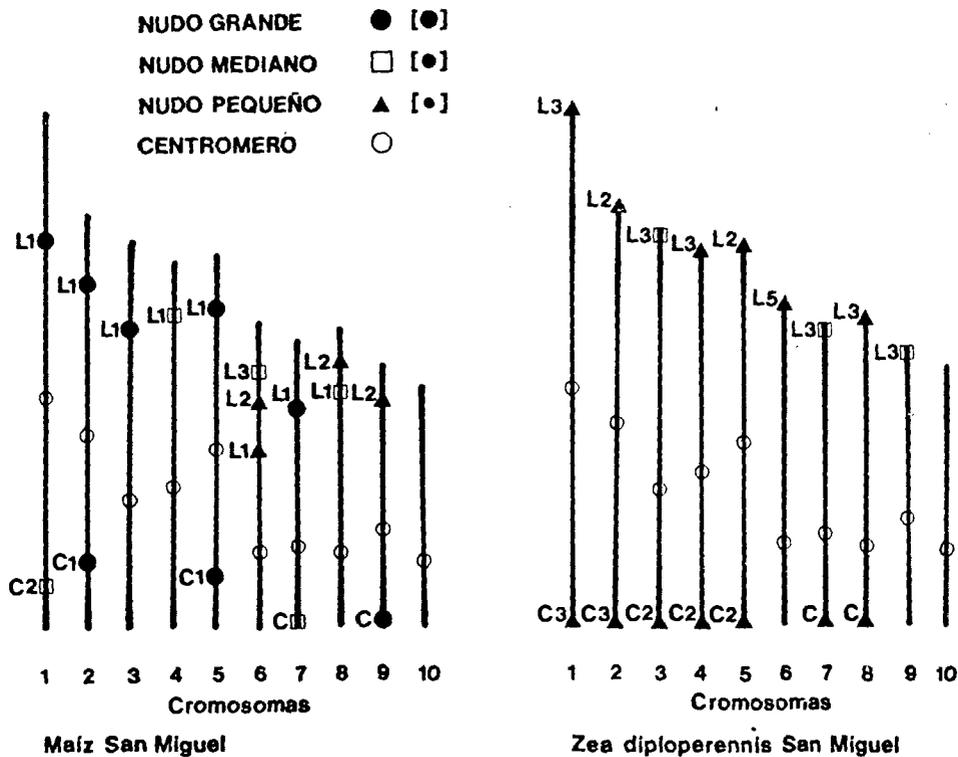


Figura 12. Idiogramas de cromosomas paquiténicos de maíz (3 variedades) y *Zea diploperennis*.

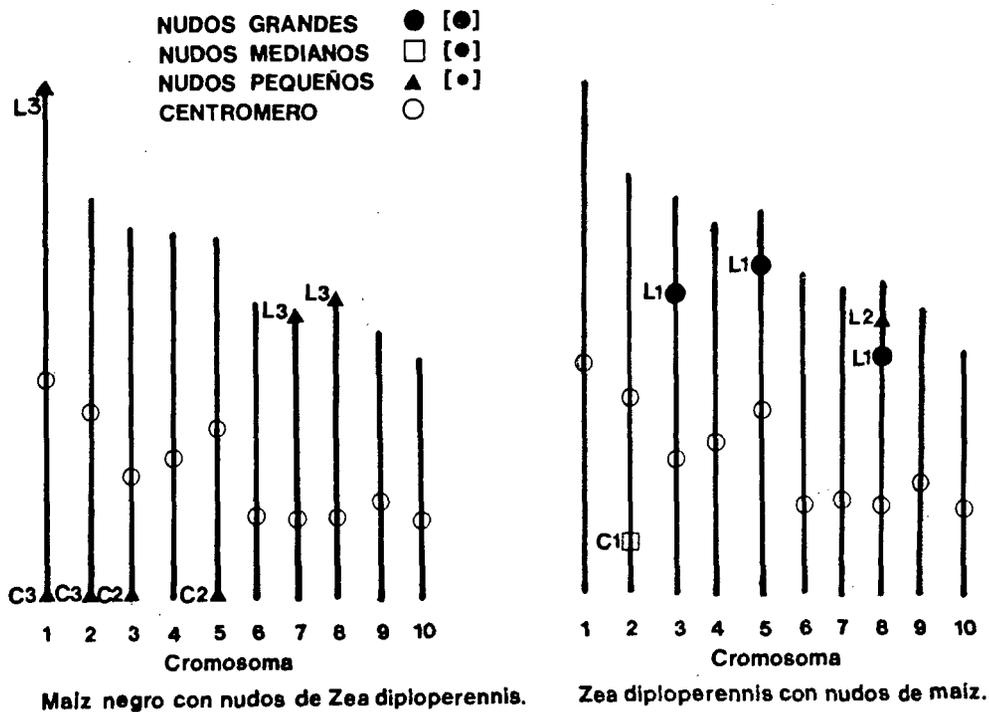


Figura 14. Idiogramas de cromosomas paquiténicos de maíz Negro y *Zea diploperennis* que muestran los nudos introgressados.

Cuadro 1. Frecuencia total de nudos en plantas de maíz (3 variedades), *Zea diploperennis* (Z.d.) y retrocruzas.

Población	Tamaño de nudo				Total* de posiciones	Porcentaje				n
	G	M	P	A		G	M	P	A	
Maíz:										
Guino	64	55	38	243	400	16	14	10	60	10
G. Gordo	53	74	56	417	600	9	12	9	70	15
Negro	78	39	22	381	520	15	8	4	73	13
Z.d.	2	60	211	441	798	1	8	30	61	21
Retrocruz	112	109	137	1478	1836	6	5	7	81	27

G=nudo grande; M=nudo mediano; P=nudo pequeño; A= sin nudo
 n=número de plantas. *Para obtener el número total de posiciones formadoras de nudo posibles (en maíz) se consultó el trabajo de Kato y López 1990 (19 posiciones) y se le sumó una posición que no se reporta en ese trabajo. También se basó en ese trabajo para las posiciones posibles (17) en *Z. diploperennis*. La suma de las posiciones de maíz y *Z. diploperennis* da el total en retrocruzas.

Cuadro 2. Tamaño y frecuencia de nudos en 3 variedades de maíz.

Variedad	N	Posición y tamaño de nudo																											
		1C2				1L1				2C1				2L1				3C1				3L1							
		g	m	p	o	g	m	p	o	g	m	p	o	g	m	p	o	g	m	p	o	g	m	p	o	g	m	p	o
Guino	10	3	11	1	5	0	0	0	20	0	1	0	19	8	2	1	9	0	0	0	20	11	1	0	8				
Guino gordo	15	7	4	1	18	0	1	0	29	3	0	0	27	7	3	0	20	0	0	0	30	2	3	1	24				
Negro	13	7	4	0	15	4	0	0	22	2	0	0	24	9	2	0	15	0	0	0	26	9	3	0	14				

		4C2				4L1				5C1				5L1				6L1				6L2			
		g	m	p	o	g	m	p	o	g	m	p	o	g	m	p	o	g	m	p	o	g	m	p	o
Guino	10	0	0	0	20	7	7	0	6	0	0	0	20	9	3	0	8	0	0	0	20	0	5	11	4
Guino gordo	15	0	0	0	30	5	14	2	9	0	0	0	30	6	12	0	12	0	0	2	28	0	1	13	16
Negro	13	0	0	0	26	10	8	0	8	1	0	0	25	10	1	0	15	0	0	0	26	0	2	3	21

Tamaño de nudo: grande (g), mediano (m), pequeño (p) y ausencia (o).

Cuadro 2.

		6L3				7C				7L1				8L1				8L2				9C			
		g	m	p	o	g	m	p	o	g	m	p	o	g	m	p	o	g	m	p	o	g	m	p	o
Guino	10	0	8	4	8	1	4	1	14	7	4	1	8	4	7	5	4	0	0	13	7	12	2	1	5
Guino gordo	15	2	4	10	14	0	0	0	30	5	8	5	12	5	11	1	13	2	2	10	16	7	6	5	12
Negro	13	2	4	3	17	0	0	0	26	11	5	0	10	9	3	1	13	0	1	13	12	4	6	2	14

		9L2				10L2			
		g	m	p	o	g	m	p	o
Guino	10	2	0	0	18	0	0	0	20
Guino gordo	15	2	5	6	13	0	0	0	30
Negro	13	0	0	0	26	0	0	0	26

Cuadro 3. Tamaño y frecuencia de nudos en *Zea diploperennis*.

Posición y tamaño de nudo								
1C3	1L3	2C3	2L2	3C2	3L3	4C2	4L3	5C2
g m p o	g m p o	g m p o	g m p o	g m p o	g m p o	g m p o	g m p o	g m p o
0 1 16 25	0 0 18 24	0 0 28 14	0 2 6 34	0 0 8 34	2 12 6 22	0 0 7 35	0 0 7 35	0 0 29 13

5L2	6L5	7C	7L3	8C	8L3	9C	9L3	10
g m p o	g m p o	g m p o	g m p o	g m p o	g m p o	g m p o	g m p o	g m p o
0 0 9 33	0 5 29 8	0 0 2 40	0 17 13 12	0 0 2 40	0 10 22 10	0 0 0 42	0 13 9 20	0 0 0 42

Tamaño de nudo: grande (g), mediano (m), pequeño (p) y ausencia (o).

Cuadro 4. Plantas de variedad Negro con nudos en posiciones características de *Zea diploperennis*.

Planta	Posición y tamaño de nudo.
1.MIIR1	1L3=P0 5C2=P0
2.MIIR4	1C3=P0
3.MIIR6	5C2=P0
4.MIIR7	2C3=P0
5.MIIR8	2C3=P0 5C2=P0 7L3=P0
6.MIIR9	3C2=P0
7.MIIR12	8L3=P0
8.MIIR13	2C3=P0 3C2=P0

Cuadro 5. Plantas de *Zea diploperennis* con nudos en posiciones características de maíz.

Planta	Posición y tamaño de nudo.
1. Ra	8L1=G0
2. Rd	2C1=M0
3. Rf	3L1=GM 5L1=M0
4. R1	3L1=G0 5L1=G0 8L1=G0 8L2=P0
5. R9	3L1=G0
6. R12	3L1=G0

Cuadro 6. Nudos de maíz en *Zea diploperennis* y la frecuencia relativa de esos nudos en las tres variedades.

Nudos de maíz en <i>Z. diploperennis</i>	Frecuencias relativas de tales nudos en las 3 variedades de maíz.		
	Negro	Guino	Guino Gordo
3L1 G	35%	55%	6%
M	11%	5%	10%
2C1 M	0	5%	0
5L1 G	38%	45%	20%
M	5%	15%	40%
8L1 G	35%	20%	16%
2 P	50%	65%	33%

G=nudo grande, M=nudo mediano, P=nudo pequeño

Cuadro 7. Nudos cromosómicos en 3 individuos retrocruzados.

Cromosoma	Posición de nudo	Planta		
		R4R	R2J	R11J
1	L1	00	G0	00
2	L1	G0	M0	00
	C1	PP	00	P0
	C3 *	00	00	P0
3	L3 *	P0	00	00
	L1	00	G0	00
	C2 *	00	P0	00
4	L1	00	G0	MM
5	L1	G0	G0	MM
	C1	00	M0	00
	C2 *	PP	00	00
6	L3	00	MM	00
	L2	00	PP	PP
7	L1	GG	G0	MM
	C **	00	P0	M0
8	L3 *	00	M0	M0
	L2	PP	PP	PP
	L1	00	00	M0
9	L2	00	M0	MM
	C	00	P0	GG
10		SN	SN	SN

L=brazo largo del cromosoma; C=brazo corto; SN= Sin nudo.

*Posiciones de *Zea diploperennis*.

**Posiciones comunes a maíz y *Z. diploperennis*

Recuadro=Cromosomas con nudos de maíz y *Z. diploperennis* en el mismo homólogo.

APENDICE A

Pasos para teñir células con colorante carmin-propiónico (cita).

1. Colocar anteras en un portaobjetos y agregar una gota de colorante. Las anteras se cortan transversalmente y se presionan suavemente para que se expulsen meiocitos.
2. Se agita la gota con una aguja oxidada, para separar las células y agregar hierro al colorante.
3. Observar en que fase de meiosis están las células. Si es la fase deseada se continúa.
4. Quitar los fragmentos de antera.
5. Colocar el cubreobjetos y aplastar. En maíz el aplasto es leve y en ocasiones innecesario. En ciertas especies se debe aplastar con mucha fuerza para que las células se extiendan.
6. Calentar el portaobjetos con una flama de alcohol. El calentamiento aumenta el contraste entre cromosomas y protoplasma. En ocasiones es necesario agregar ácido propiónico. Calentar varias veces, hasta que no se note mejoría en el contraste.
7. El portaobjetos está listo para ser examinado con un microscopio compuesto.
8. Al sellar con parafina-cera (1:1) los cromosomas se pueden identificar sólo durante 6-8 hrs.

NUDOS CROMOSOMICOS

Guino Gordo

Planta

	MGG9	MGG10	MGG11	MGG12	MGG13	MGG14	MGG15
	1L1	MO	OO	OO	OO	OO	OO
	1C2	GO	OO	MO	GO	OQ	MO
	2L1	GO	GO	OO	OO	OO	GM
	2C1	OO	OO	OO	OO	OO	OO
	3L1	OO	OO	OO	OO	OO	GO
	3C1	OO	OO	OO	OO	OO	OO
Posi ción del nudo	4L1	MM	MM	GO	GO	MO	MO
	4C2	OO	OO	OO	OQ	OO	OO
	5L1	MO	GO	MO	MO	GO	MM
	5C1	OO	OQ	OO	OO	OO	OO
	6L3	MO	OO	PO	PQ	PP	GO
	6L2	PO	OO	OO	PP	OO	PP
	6L1	OO	OQ	OQ	OO	OO	OO
	7L1	MM	PO	GO	MO	OO	MO
	7C	OO	OO	OO	OO	OO	OO
	8L2	OQ	GO	PP	MO	OO	GO
8L1	GO	OO	MM	OO	MM	OO	
9L2	OO	PO	MM	OO	MO	GG	
9C	MG	PP	OO	MM	OO	PO	
10L2	OO	OO	OO	OO	OO	OO	

NUDOS CROMOSOMICOS

Negro
Planta

	MIIR1	MIIR2	MIIR3	MIIR4	MIIR5	MIIR6	MIIR7
	1L1	OO	GO	GO	OO	OO	OO
	1C2	GO	OO	MO	GO	OO	MO
	2L1	MO	GO	GO	GO	GO	GO
	2C1	OO	GO	GO	OO	OO	OO
	3L1	GM	GO	OO	OO	GG	OO
Posi ción	3C1	OO	OO	OO	OO	OO	OO
	4L1	GM	GO	MO	GO	GO	GM
del	4C2	OO	OO	OO	OO	OO	OO
nudo	5L1	GO	OO	GO	GO	GO	GO
	5C1	OO	GO	OO	OO	OO	OO
	6L3	OO	OO	PO	PP	OO	MO
	6L2	MO	OO	PO	OO	OO	PO
	6L1	OO	OO	OO	OO	OO	OO
	7L1	MO	MM	GO	GO	GG	GO
	7C	OO	OO	OO	OO	OO	OO
	8L2	PO	PO	PP	PO	PO	PO
	8L1	MO	MO	GO	GO	MO	GO
	9L2	OO	OO	OO	OO	OO	OO
	9C	MO	OO	OO	PO	OO	PO
	10L2	OO	OO	OO	OO	OO	OO

NUDOS CROMOSOMICOS

Negro

Planta

	MIIR8	MIIR9	MIIR10	MIIR11	MIIR12	MIIR13	
	1L1	00	00	00	00	GO	GO
	1C2	GO	GO	GO	MO	GO	GO
	2L1	MO	00	GO	GO	GO	00
	2C1	00	00	00	00	00	00
	3L1	GO	GO	GO	GO	MO	GO
	3C1	00	00	00	00	00	00
Posi ción del nudo	4L1	MM	MO	MO	GM	GO	GG
	4C2	00	00	00	00	00	00
	5L1	GO	GO	00	GG	GO	MO
	5C1	00	00	00	00	00	00
	6L3	GO	MO	MO	GO	MO	00
	6L2	PO	00	OQ	00	00	00
	6L1	00	00	00	00	00	00
	7L1	GO	GM	GO	GO	MO	GO
	7C	00	00	00	00	00	00
	8L2	PO	PO	PP	PO	00	MO
	8L1	GO	GO	GO	GO	GO	PO
	9L2	00	00	00	00	00	00
	9C	GO	GO	GO	GO	MM	MM
	10L2	00	00	00	00	00	00



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Sección
Expediente
Número .. 0743/91.....

C. RICARDO GRAJEDA VARGAS
P R E S E N T E . -

Manifiestamos a usted, que con esta fecha ha sido aprobado el tema de Tesis "DETERMINACION DEL NIVEL DE INTROGRESION (INFILTRACION GENETICA) ENTRE MAIZ (Zea mays L. subap. mayz) Y Z. diploperennis-DE SAN MIGUEL" para obtener la Licenciatura en Biología.

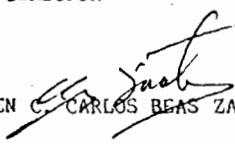
Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado como Director de dicha Tesis el Dr. Bruce F. Benz.

A T E N T A M E N T E
" PIENSA Y TRABAJA "
AÑO "LIC. JOSE GUADALUPE ZUNO HERNANDEZ"
Guadalajara, Jal., 10 de Octubre de 1991.

EL DIRECTOR



FACULTAD DE
CIENCIAS BIOLÓGICAS

M. EN C.  CARLOS BEAS ZARATE

EL SECRETARIO

M. EN C. MARTIN PEDRO TENA MEZA

c.c.p.- El Dr. Bruce F. Benz, Director de Tesis.-Pte.
c.c.p.- El Expediente del alumno.

CBZ/MPTM/cg1r.

Al contestar este oficio cítese fecha y número



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Laboratorio Natural Las Joyas
de la Sierra de Manantlán

SECCION _____

EXPEDIENTE _____

NUMERO _____

El Grullo, Jal., a 28 de octubre de 1992

M en C. JUAN LUIS CIFUENTES LEMUS
DIRECTOR DE LA FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
DE LA UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
P R E S E N T E.

Por este conducto le informo que habiendo revisado el trabajo de tesis titulado "DETERMINACION DE INTROGRESION ENTRE MAIZ (Zea mays L. subsp. mays) Y Zea diploperennis Iltis, Doebley & Guzmán EN SAN MIGUEL DE LA SIERRA DE MANANTLAN, JALISCO", que presenta el C. Ricardo Grajeda Vargas y del cual fungí como Director; considero que éste ha sido concluído satisfactoriamente por lo cual no hay inconveniente para su impresión y la realización de los trámites correspondientes.

Sin más por el momento, aprovecho para saludarlo cordialmente.

A T E N T A M E N T E

DR. BRUCE F. BENZ
DIRECTOR
E INVESTIGADOR DEL LNLJ.

