



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

**Latencia en Semilla de Teocintle
de México**

**Tesis
que para obtener el grado de**

**Doctora en Ciencias en Biosistemática, Ecología y
Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas**

Presenta

Adriana Natividad Avendaño López

**Director
José de Jesús Sánchez González**

Zapopan, Jalisco

6 de Diciembre de 2011



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Doctorado en Ciencias en Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas

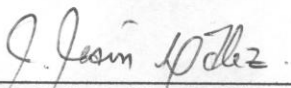
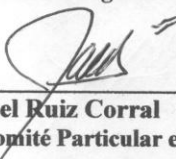
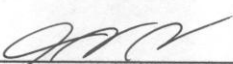


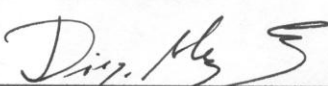
“Latencia en semilla de teocintle de México”

Por

Adriana Natividad Avendaño López

Tesis presentada como requisito parcial para obtener el grado de Doctora en Ciencias en Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas

Aprobada por:

 _____ Dr. José de Jesús Sánchez González Director de Tesis e integrante del Jurado	<u>28 NOV 2011</u> Fecha
 _____ Dr. José Ariel Ruiz Corral Asesor del Comité Particular e integrante del Jurado	<u>18 NOV 2011</u> Fecha
 _____ Dra. Carla Yanessa Sánchez Hernández Asesor del Comité Particular e integrante del Jurado	<u>25 Nov 2011</u> Fecha
 _____ Dr. Fernando Santacruz Ruvalcaba Asesor del Comité Particular e integrante del Jurado	<u>25 NOV 2011</u> Fecha
 _____ Dr. Lino de la Cruz Larios Integrante del Jurado	<u>25 NOV 2011</u> Fecha
 _____ Dr. Diego Raymundo González Eguiarte Coordinador de la Orientación en Ciencias Agrícolas	<u>28 NOV. 2011</u> Fecha

DEDICATORIAS

*A la Memoria de **Leticia A. Bustamante García**. Fundadora del Centro de Capacitación y Desarrollo en Tecnología de Semillas de la UAAAN. Ejemplo de trabajo, profesionalismo y bondad. Por su legado.*

*A **Saúl**, la responsabilidad más hermosa que Dios me ha dado*

*A **Martín**, mi compañero de vida*

AGRADECIMIENTOS

A Dios, por las personas que puso en mi camino, en esta etapa de mi vida, por lo que pudo y no pudo ser

A la Universidad de Guadalajara, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y al Programa de Mejoramiento para el Profesorado, por el financiamiento de mi preparación.

Al Dr. *José de Jesús Sánchez González*, Con respeto y admiración. Por confiar en mí y darme la oportunidad de realizar este trabajo, brindándome siempre sus conocimientos con ética y profesionalismo

Al Dr. *José Ariel Ruiz Corral*. Por su excelente asesoría. Por su ejemplo de tenacidad. Por el tiempo dedicado a este trabajo, sus consejos, paciencia y amistad.

Al Dr. *Fernando Santacruz Rubalcava*, y a la Dra. *Carla Vanessa Sánchez Hernández*, por el apoyo y valiosa asesoría en la realización y revisión del presente trabajo.

Al Dr. *Lino de La Cruz Pérez*. Por su asesoría e invaluable ayuda en el trabajo de colecta de los materiales utilizados.

A mis profesores Dr. *Jose Ron Parra*, y *Moisés M. Martínez Rivera*, por compartir sus conocimientos y su amistad.

A la Dra. *Laura Guzmán Dávalos* y el Dr. *Diego R. Gonzáles Eguiarte* coordinadores del Doctorado BEMARENA, por su apoyo y facilidades otorgadas.

Al Dr. *Salvador A. Hurtado de la Peña*, jefe del Depto. De Producción Agrícola, por todo el apoyo recibido y sus consejos.

A mis amigos y compañeros: *Paty, José Miguel, Noé, Pedro, Marcos y Francisco†*, por su apoyo y por los momentos que compartimos.

Al Técnico Topógrafo *Ricardo Regalado Ruvalcaba* y a la Biol. *Gabriela Rodríguez O.* del INIFAP, Colomos, por su apoyo y asesoría en la realización de cartografía.

Al Técnico Antonio A. Jefe del Banco de Germoplasma El Centinela SEMARNAT. Por todas las facilidades otorgadas y su gran ayuda en la realización de análisis de semilla

A *Sonia Catalina Gómez Covarrubias* y M.C. *José Sanchez* del Laboratorio de Análisis de Semillas del CUCBA por todas las facilidades otorgadas para el desarrollo de este trabajo

A las Dras. *Isabel Torres* y *Martha Escoto*; a *Paulina* y *Alejandro* del Laboratorio de Marcadores moleculares por su apoyo y amistad durante el desarrollo del presente trabajo

A la Sra. *Ana María*, secretaria del IMAREFI. Por su apoyo y amistad

Con especial Cariño:

A mi madre *Sra. Elisa López Velasco*. Por su amor incondicional, por llevarme siempre en sus oraciones

A mi Padre *Sr. Alfonso Avendaño Santos*. † Por su ejemplo de vida.

A *Alejandra Méndez, Sarah Beagan y Hesperia De la Cruz Pérez*. Por su gran ayuda en la evaluación de análisis y su apoyo constante en la realización de este trabajo

A mi hermano *Ignacio Avendaño*, por su gran ayuda, por su tenacidad y porque me motiva a hacer las cosas mejor al ver que día a día enfrenta su batalla.

A *Martín*, Por haberse involucrado en mi trabajo, por compartir mis metas.

A toda mi familia, porque fueron mi motivación y apoyo.

ÍNDICE

Contenido	Página
Índice	<i>iv</i>
Lista de Cuadros	<i>vi</i>
Lista de Figuras	<i>viii</i>
Abreviaturas	<i>x</i>
Resumen	<i>xi</i>
Abstract	<i>xii</i>
I INTRODUCCIÓN	1
1.1 Objetivos	5
1.2 Hipótesis	5
II REVISIÓN DE LITERATURA	
2.1 Latencia en semilla	6
2.2 Tipos de latencia	7
2.3 Desarrollo de la semilla y germinación	9
2.4 Genética de la latencia en semillas	13
2.5 Factores ambientales que inducen latencia en semillas	14
2.6 Eliminación de latencia	20
2.7 Taxonomía y distribución del teocintle	23
2.7.1 El teocintle como recurso fitogenético	24
III MATERIALES Y MÉTODOS	
3.1 Material genético	28
3.1.2 Técnica de colecta	28
3.2 Determinación de la presencia de latencia en semilla	30
3.2.1 Análisis de viabilidad	32
3.3 Caracterización climática de sitios de colecta	33
3.3.1 Relación entre latencia de la semilla y variables agroclimáticas	33
3.4 Caracterización de variables dimensionales de la semilla de teocintle	34
3.4.1 Análisis de correlación entre variables dimensionales de semilla	34
3.4.2 Análisis de agrupamiento	35
3.5 Relación entre temperatura y germinación de la semilla de teocintle	37
3.6 Ensayos de eliminación del latencia	37
IV RESULTADOS	
4.1 Presencia de latencia en semilla de teocintle	39

4.2 Viabilidad de la semilla	39
4.3 Análisis estadístico	41
4.4 Clasificación del nivel de latencia en semilla	44
4.5 Relación entre latencia en semilla y variables agroclimáticas	46
4.6 Características estructurales de la semilla de teocintle y latencia	56
4.6.1 Análisis de conglomerados de características dimensionales de semilla	58
4.6.2 Relación entre la capa protectora compacta y características del sitio de colecta	61
4.7 Efecto de temperatura en la germinación de semilla de teocintle	63
4.8 Ensayos de eliminación de latencia en semilla de teocintle	68
V DISCUSIÓN	
5.1 Presencia de latencia en semilla de teocintle	71
5.2 Nivel de latencia	72
5.3 Eliminación de latencia	74
5.4 Relación entre latencia de semilla y variables agroclimáticas	75
5.5 Efecto de la temperatura sobre la germinación	78
5.6 Relación entre características dimensionales de la semilla y latencia	79
VI CONCLUSIONES	81
VII LITERATURA CITADA	82
APÉNDICE	92

Lista de cuadros

Cuadro 1. Técnicas de eliminación de latencia utilizadas de manera rutinaria en laboratorio (Peretti, 1994, ISTA, 1997)	22
Cuadro 2. Diversidad isoenzimática de razas y especies del género <i>Zea</i> . Número de alelos por región (NAT), número de alelos por raza (NAR), alelos privados, loci polimórficos (LP), diversidad genética por raza (Hr) y heterocigosidad observada (Ho)	27
Cuadro 3. Colectas representativas de la diversidad de teocintle de México, utilizadas en el experimento de efecto de temperatura	36
Cuadro 4. Promedio de porcentaje de germinación y viabilidad con tetrazolio de las colectas utilizadas para evaluar los de pre-tratamientos de rompimiento de latencia.	38
Cuadro 5. ANVA para germinación de teocintle con base en tres modelos estadísticos.	41
Cuadro 6. Promedio de germinación obtenido por grupo taxonómico y región geográfica	43
Cuadro 7. Número de accesiones por grupo taxonómico y nivel de latencia	44
Cuadro 8. Rangos de Temperatura y precipitación de sitios de colecta que presentan diferente nivel de latencia	52
Cuadro 9. Coeficientes de correlación y su significancia entre el valor promedio de las variables agroclimáticas en sitios de origen y el porcentaje de germinación inicial (Enero) de colectas con presencia de latencia.	55
Cuadro 10. Valores de características estructurales de semilla de 40 colectas representativas de la variabilidad del teocintle en México.	57
Cuadro 11. Coeficientes de correlación entre las características dimensionales de la semilla y porcentaje de germinación (Enero).	58
Cuadro 12. Coeficientes de correlación y su significancia entre la presencia de la doble capa compacta y los factores ambientales presentados en los sitios de colecta de las 40 accesiones representativas de teocintle en México.	62
Cuadro 13. ANVA de los ensayos de efecto de temperatura en germinación de semilla de teocintle	63
Cuadro 14. Valores de porcentaje de germinación de semilla de teocintle de	65

los tratamientos de temperatura.

Cuadro15. Análisis de varianza para los tratamientos de eliminación de latencia en siete colectas de semilla de teocintle. 68

Cuadro16. Promedio de germinación obtenido en los ensayos de eliminación de latencia y grupo estadístico en DMS * 69

Lista de cuadros de *Á*pendice

CuadroA1. Lista de accesiones y sitios de colecta de semilla de teocintle utilizada en el estudio 92

Cuadro A2. Clasificación del nivel de latencia encontrado en accesiones de teocintle utilizadas en el estudio 100

Cuadro A6. Tasa de desarrollo (1/d) obtenidos en los tratamientos de temperatura, en semilla de 40 accesiones de teocintle representativas de la variabilidad en México 108

Cuadro A8 Clasificación climática de los sitios de colecta de semilla de teocintle utilizados en la presente investigación 109

Lista de figuras

Titulo	Página
Figura 1. Cambios fisiológicos y movilización enzimática (α -amilasa, α -glucanasa y β -amilasa), producción de giberelinas y movilización de sustancias de reserva del endospermo al embrión, durante el proceso de germinación en semilla de gramíneas. (Adaptado de Koning , 1994)	11
Figura 2. Procesos que tienen lugar durante el desarrollo y germinación de semillas ortodoxas	12
Figura 3. Temperaturas cardinales (umbral mínima, óptima y máxima) y Temperaturas letales mínima y máxima de un organismo poiquilotermo (Ruíz, 2010).	16
Figura 4. Ubicación de los sitios de colecta de las accesiones de semilla de teocintle en México.	29
Figura 5. Proceso de tinción de estructuras viables durante la reacción con tetrazolio en semilla de teocintle a 25 °C (1) Embrión expuesto 0 h, (2) 30 minutos, tinción de radícula, (3) 60 minutos, tinción de embrión y escutelo. 1h 30 minutos, tinción de mayor intensidad, semilla viable	33
Figura 6. (A) Imágenes radiográficas de estructuras internas de semilla de teocintle; (B) Características dimensionales de la semilla	35
Figura 7. Promedio del porcentaje de germinación de las 304 colectas de teocintle durante las seis fechas de siembra 1(Enero), 2 (Marzo), 3 (Mayo), 4 (Julio), 5 (Septiembre) y 6 (Noviembre).	39
Figura 8. Porcentaje de viabilidad (Tz) de la semilla respecto al porcentaje de germinación (Ger) durante Enero(A) y Noviembre (B) de los grupos taxonómicos 1) <i>Zea luxurians</i> , 2) raza Balsas, 3) raza Mesa Central, 4) <i>Zea perennis</i> 5), <i>Zea diploperennis</i> , 6) Chalco y 7) Nobogame.	40
Figura 9. Grupos taxonómicos con valores de germinación mayores al 50% durante las 6 fechas de siembra 1 (Ene), 2 (Mzo), 3 (May), 4 (Jul), 5(Sep), 6 (Nov).	42
Figura 10. Grupos taxonómicos de teocintle con valores de germinación inicial entre 0 y 10%. durante las 6 fechas de siembra 1 (Ene), 2 (Mzo), 3 (May), 4 (Jul), 5(Sep), 6 (Nov).	42

Figura 11. Análisis de componentes principales de los porcentajes de germinación obtenidos en los seis ensayos realizados en semilla de teocintle. Se formaron 6 grupos de acuerdo al nivel de latencia en: Ausencia de latencia (●); Latencia leve (■); Latencia moderada (▲); Latencia intensa (■); Latencia profunda (●); Latencia muy profunda (◆).	45
Figura 12. Relación entre germinación y la altitud (msnm) del sitio de colecta	46
Figura 13 Relación entre el nivel de latencia d semilla de teocintle y las zonas térmicas de México	48
Figura 14 Relación entre el nivel de latencia d semilla de teocintle y las zonas térmicas de México	49
Figura 15. Promedio de temperatura A) máxima (Tx) y B) media (Tm), en los sitios de colecta que presentan diferente nivel de latencia	50
Figura 16. Distribución mensual de valores promedio de precipitación (P) e índice de humedad (IH) en sitios de colecta con diferente nivel de latencia.	51
Figura 17. Relación entre el número de días con temperatura > 35 °C y el nivel de latencia en teocintle.	53
Figura 18. Cubiertas protectoras internas de la semilla de teocintle. A) delgada y frágil, B) Semi-sólida, C) y D) Compacta.	56
Figura 19. Dendograma de 40 colectas de teocintle, basado en dimensiones de fruto, cariósipide y presencia de capa compacta.	60
Figura 20. Gráfica de cajas que muestra la dispersión de valores de germinación obtenidos en el ensayo para evaluar el efecto de la temperatura	66
Figura 21. Respuesta de semilla de teocintle a tratamientos de temperatura en relación al nivel de latencia.	67
Figura 22. Realización de cortes para la escarificación de semilla de teocintle	70

Abreviaturas

ABA	Ácido abscísico
ADN	Ácido desoxirribonucleico
AG3	Ácido giberelico
ANVA	Análisis de varianza
BPC	Brotado pre-cosecha
CONABIO	Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad
CP	Componentes principales
ETP	Evapotranspiración potencial
F	Fotoperiodo
GLM	General lineal model
GPS	Global Positioning System
HR	Humedad relativa
HSP	Heat shock protein
IH	Índice de Humedad
IMAREFI	Instituto de manejo de recursos fitogenéticos
INIFAP	Instituto Nacional de Investigaciones Forestales ,Agrícolas y Pecuarias
ISTA	International seed Testing Association
LEA	Late Embriogenesis Abundant
mRNA	Ácido desoxirribonucleico mensajero
Msnm	Metros sobre el nivel del mar
P	Precipitación
PHS	Preharvest sprouting
ppm	Partes por millón
QTL	Quantitative trait loci
SAS	Statistical Analysis System
SIAN	Sistema de información ambiental Nacional
Subsp.	Sub especie
Ti	Temperatura mínima
Tlmax	Temperatura letal máxima
Tlmin	Temperatura letal mínima
Tm	Temperatura media
Top	Temperatura umbral óptima
Tumax	Temperatura umbral máxima
Tumin	Temperatura umbral mínima
Tx	Temperatura máxima
Tz	Tetrazolio

RESUMEN

La latencia en semilla de especies silvestres de *Zea* puede afectar el valor adaptativo y se relaciona al grado de ajuste a las condiciones ecológicas de su entorno. El principal objetivo de esta investigación fue la caracterización de la variación en la germinación de semillas de las especies silvestres del género *Zea* que crecen en México y relacionar dicha variación con sus zonas ecológicas de adaptación. Para ello fueron colectados durante el periodo de 2003 a 2008 en doce estados de México, 308 muestras representativas de los grupos taxonómicos conocidos en México. De la misma forma se realizó la evaluación de métodos para romper la latencia y la caracterización dimensional de capas protectoras de la semilla. Adicionalmente se midió la respuesta de germinación de las semillas a los factores ambientales que están relacionados con los cambios estacionales de los sitios de colecta; los factores incluidos fueron la temperatura, precipitación, número de días con temperatura mayor a 25 °C, humedad relativa, fotoperiodo, evapotranspiración potencial e índice de humedad disponible, tipo climático. En una muestra de 40 accesiones se evaluó el efecto de temperatura sobre la germinación; esta evaluación incluyó los tratamientos de 12, 15, 20, 25, 30, 35 y 40 °C. La presencia de latencia en la semilla fue clasificada de acuerdo a la tasa de pérdida (persistencia o profundidad). Los resultados indicaron que el 93% de la población estudiada presentó latencia de semilla en algún grado, poblaciones sin latencia fueron colectadas en sitios de clima semi-frío, mientras que semilla con latencia profunda y muy profunda fue colectada en poblaciones con ambientes cálidos y muy cálidos localizados en regiones bien definidas geográficamente como en la Cuenca del Río Balsas y en San Felipe Usila, Oaxaca. La escarificación física de la semilla fue el mejor método para romper la latencia. Se encontró una correlación positiva entre la presencia de la latencia y el porcentaje de la presencia de una capa compacta protectora localizada entre la cariósida y las glumas endurecidas del fruto de teocintle. En general, se encontró una correlación positiva entre la latencia de las semillas y el origen geográfico y el clima del lugar de colecta. A pesar de este alto grado de asociación, no es posible afirmar que estos factores son la única causa de la inducción de latencia, ya que no se estimó la influencia de factores genéticos. El efecto de la temperatura en el proceso de germinación estableció que temperaturas mayores a 35 °C, afectan el metabolismo de la semilla y pueden ser letales lo que indica que el umbral máximo de temperatura de germinación en teocintle está en el rango de 35 y 40 °C.

ABSTRACT

Seed dormancy in wild *Zea* species may affect fitness and relate to ecological adaptation. The primary objective of this study was to characterize the variation in seed germination of the wild species of the genus *Zea* that currently grow in México and to relate this variation to their ecological zones of adaptation. Teosinte populations representing all the taxonomic and racial groups known in México were collected during the period 2003 to 2008 in twelve states of México. Methods to break dormancy and dimensional characterization of the seed coatings were studied. In addition, germination responses of seed germination to environment factors of collection sites were determined; factors included were temperature, precipitation, number of days with temperatures over 35°C, relative humidity, photoperiod, potential evapotranspiration, moisture content and the type of climate available. In a sample of 40 accessions the effect of temperature on germination was evaluated; this evaluation consisted of subjecting the seeds of the accessions to temperature treatments of 12, 15, 20, 25, 30, 35 and 40° C. Seed dormancy was classified according to the rate of its loss (depth of dormancy). Results indicated that 93% of populations studied had some degree of seed dormancy. Non dormant populations are distributed predominantly in semicold areas, while deep and very deep seed dormancy was found in populations distributed in hot and very hot environments in well defined geographic regions of the Balsas River Basin and in San Felipe Usila, Oaxaca. Mechanical seed scarification was the best method to break dormancy. A positive correlation between the presence of dormancy and the percentage of the presence of a compact protective layer located between the caryopsis and the hardened glumes of teosinte fruit was found. In general, seed dormancy in the tested teosinte populations was significantly correlated with geographical origin and the climate of the collection site. Despite this high degree of association, it is not possible to state that these factors are the only direct cause of dormancy induction, as the influence of genetic factors on this property was not determined. The effect of temperature on the germination process indicated that above 35 °C, metabolism of the seed is affected, these temperatures can be deadly; it indicates that the maximum threshold temperature is between 35 and 40 °C.

I. INTRODUCCIÓN

La latencia en semilla, es la propiedad de inhibir la germinación durante un determinado periodo de tiempo, una semilla latente evita la competencia entre individuos y asegura su sobrevivencia a catástrofes naturales al eludir periodos inadecuados para el desarrollo de la planta. Es de origen hereditario y se considera un rasgo fuertemente influenciado por las condiciones ambientales bajo las cuales se desarrolla la planta progenitora (Bewley y Black, 1997; Baskin y Baskin, 2001). La latencia es común en semillas de plantas que crecen en estado silvestre ya que en el ambiente natural no siempre una semilla se encuentra en condiciones de germinar, frecuentemente sus expectativas de supervivencia serían escasas si germinara inmediatamente, así, semillas que maduran en otoño, pueden permanecer en estado de latencia hasta que aparezcan en primavera, las condiciones ideales para su crecimiento. Como resultado de la interacción planta-ambiente y durante el proceso de adaptación a su entorno, se ha comprobado incluso que las condiciones climáticas influyen tanto en la forma (tipo) como en la intensidad de la latencia en la semilla (Benech-Arnold, 2000)

La etapa de maduración de una semilla se completa cuando alcanza su máximo peso seco (madurez fisiológica), las semillas ortodoxas tienen la capacidad de sobrevivir con una mínima actividad metabólica, durante la etapa de deshidratación ya que se interrumpe la conexión vascular con la planta madre, resultando una disminución gradual del metabolismo; a partir de ese momento experimentan un periodo de reposo conocido como quiescencia, esta fase concluye cuando se cumplen sus requerimientos de germinación, que de forma general son la disponibilidad de agua, la temperatura adecuada y oxígeno (Baskin, 1998; Copeland y McDonald, 2001). Sin embargo cuando una semilla presenta latencia, no germinará aún disponiendo estos requerimientos necesarios, debido a la presencia de algún mecanismo inhibitor (cubiertas duras, compuestos químicos, procesos metabólicos de madurez) que permanecerá por un periodo variable de tiempo. Por lo general la semilla supera este periodo una vez que percibe de su entorno que es el tiempo “propicio” para el establecimiento y desarrollo de la planta o bien cuando se libera de el o los mecanismos de inhibición por lixiviación, degradación por el agua de lluvia, o por el paso a través del tracto digestivo del

ganado o luego de un cambio estacional generalmente relacionado con cambios de temperatura (Fenner y Thompson, 2005).

Como respuesta fisiológica de adaptación a su entorno, las semillas, han desarrollado la tolerancia a la desecación, esta característica les confiere la ventaja de permanecer con su metabolismo prácticamente suspendido sin que ello afecte su viabilidad, prolongando incluso su longevidad. Durante esta etapa intervienen las proteínas LEA (Late Embryogenesis Abundant) que tienen la función de proteger estructuras del embrión y prepara a la semilla para sobrevivir durante el almacenamiento, en el banco de semillas del suelo o durante un periodo de sequía (Tweddle *et al.*, 2003). En esta etapa, las semillas están expuestas a factores bióticos y abióticos con los cuales han co-evolucionado, por lo que un periodo de latencia posterga y/o escalona la germinación. La presión de selección a lo largo del proceso evolutivo provocó el desarrollo en los vegetales de rutas endógenas de biosíntesis de compuestos como las hormonas, mensajeros químicos que intervienen regulando el desarrollo, madurez y germinación de las semillas, a través de percepción y trasducción de señales, entre ellas el ácido abscísico (ABA), que regula la síntesis de proteínas y lípidos de almacenamiento de semillas, promueve la tolerancia a la desecación, la inducción de latencia, interviene además en la respuesta fisiológica al estrés ambiental, como la sequía, la hipoxia y el estrés por frío (Rohde *et al.*, 2000). El ABA presenta una función antagónica al ácido giberélico (AG_3), que es producido por el embrión y es el principal precursor de la movilización de sustancias de reserva del endospermo y de las células de aleurona durante la germinación. Algunos compuestos fenólicos inhiben la acción de las giberelinas, ya sea por unión a la molécula hormonal o por bloqueo del proceso mediado por las mismas. Se sabe que los ácidos ferúlico, p-cumárico, vainílico y las cumarinas inhiben el crecimiento inducido por giberelinas. Muchos taninos también lo hacen, provocando paralelamente una reducción en la síntesis de enzimas hidrolíticas tales como la amilasa y la fosfatasa ácida en endospermo de semillas de cebada. En semillas de maíz el ácido ferúlico provoca un efecto similar, los inhibidores de germinación pueden estar presentes en la semilla de forma endógena y/o exógena (Baskin y Baskin, 2004).

Por otra parte, los factores ambientales de mayor importancia en la inducción de latencia, son las variaciones de temperatura, debidas a características fisiográficas y ecológicas del sitio de origen; ya que si se presentan temperaturas que exedan las umbrales de germinación, las semillas estratégicamente recurrirán a la inducción de un periodo de latencia, evitando las temperaturas que en algunos casos son letales. En tiempo en que una semilla permanece latente varía dependiendo de la especie y lo extremosos del clima; incluso una vez superado un primer periodo de latencia, un cambio repentino de temperatura puede propiciar un segundo periodo de latencia, conocido como latencia secundaria (Baskin, 1998; Fenner y Thompson, 2005; Turner *et al.*, 2005). Los cambios bruscos de temperatura afectan directamente tanto la capacidad como la tasa de germinación, es un factor que determina el crecimiento y por consecuencia, la productividad de las especies (Guo y Al-Khatib, 2003). La interacción de las plantas y las condiciones ambientales en que éstas se desarrollan, han establecido modelos de desarrollo adaptados a su hábitat, de esta forma, se encontrará actividad fotosintética próxima a los 0 °C en plantas alpinas, y cercana a los 50 °C en algunas especies de climas cálidos (Giménez, *et al.*, 2005).

Por lo que, en la medida en que el medio es más hostil, las condiciones ambientales extremas o en defensa al ataque de depredadores, las semillas adoptan estrategias de preservación, tales como el desarrollo de cubiertas duras impermeables al agua o gases como el oxígeno (Cunha, 2006), así como el incremento del contenido ABA, fenoles y/o sustancias inhibitoras de rutas metabólicas (glucólisis, ciclo de pentosas-fosfato, ciclo de Krebs) fundamentales durante la germinación (Finkelstein *et al.*, 2008). La disponibilidad de agua, en un periodo estacionalmente delimitado, es una señal percibida por la planta para inducción de latencia, evitando la germinación fuera de época, por el contrario, lugares en los que el régimen hídrico supera los requerimientos de la planta, la viviparidad (germinación de semillas aún en la planta madre) implica un mayor riesgo, (Farnsworth, 2000). La interacción entre las características genéticas y las condiciones ambientales que experimenta la planta madre durante la maduración de las semillas (temperatura, periodo de lluvias y longitud del día) se han establecido tanto los requerimientos de germinación de la semilla como la inducción de latencia.

Es común, que la latencia en semillas se convierta en una limitante para el establecimiento de trabajos de investigación de especies silvestres como es el caso de los parientes silvestres del maíz nombrados colectivamente como teocintle (*Zea* spp., Poaceae). El teocintle se encuentra distribuido principalmente en áreas tropicales y subtropicales de México, Guatemala, Honduras y Nicaragua (Sánchez *et al.*, 2011). México es considerado como centro de origen y de mayor diversidad del teocintle, encontrándose varias especies y subespecies, de las cuales la mayoría son endémicas (CONABIO, 2006), *Zea mays* subsp. *parviglumis* se considera el ancestro directo del maíz *Zea mays* L. (Doebley, 2004); de manera genral a las diferentes especies de *Zea* se les ha atribuido una gran importancia en el incremento de la variabilidad y en la formación de las principales razas de maíz de México (Sánchez y Ordaz, 1987).

Debido a la relación directa entre el teocintle y el maíz se han desarrollado numerosas investigaciones, sobre todo en aspectos relacionados a su diversidad genética (Doebley *et al.*, 1984; Sánchez *et al.*, 1998; Matsuoka *et al.*, 2002; Doebley, 2004; Rodríguez *et al.*, 2006; Dermastia *et al.*, 2009; Flint-Garcia *et al.*, 2009), así como los posibles riesgos de extinción de las poblaciones (Godinez *et al.*, 2009; CONABIO, 2006). Hace más de 40 años se podían ver grandes extensiones de teocintle, ahora se ven fragmentos de las poblaciones entre las cercas, incluso poblaciones de teocintle como en Los Reyes, México han desaparecido. (Wilkes, 2004; Wilkes, 2004; Sánchez *et al.*, 2008).

Sin embargo, poco se ha investigado sobre los requerimientos para el desarrollo de la planta, la germinación y la presencia de latencia en la semilla. Al respecto, Mondrus (1981) reportó que la semilla de *Zea perennis* presenta latencia al momento de la cosecha aparentemente por deficiencia de ácido giberelico (AG₃), Beadle citado por Mondrus (1981) y Flaneery, (1973) estudiaron los factores relacionados con la distribución y adaptación geográfica del teocintle, señalando que las semillas de teocintle recién cosechadas presentan latencia y requieren un periodo de maduración previo a su cosecha. La falta de información más detallada sobre el proceso de latencia, dificulta el uso del teocintle en trabajos de investigación y en programas de conservación y de mejoramiento genético. Considerando que la pérdida de la diversidad genética en las diferentes especies vegetales es un tema de gran

importancia, diversas instituciones realizan esfuerzos de colecta y preservación de las especies de teocintles que crecen en México, muchas de las cuales son endémicas (Sánchez *et al*, 2008).

Considerando los aspectos señalados anteriormente, en la presente investigación se plantearon los siguientes objetivos e hipótesis:

1.1 Objetivos

Caracterizar la variación de latencia de semilla en especies de teocintle e identificar los factores ambientales que la inducen.

Identificar variables morfológicas de semilla de teocintle relacionadas con la presencia de latencia.

Medir el efecto de la temperatura en la germinación de semilla de teocintle.

Establecer un método de rompimiento de latencia en semilla de teocintle.

1.2 Hipótesis

La semilla de teocintle presenta latencia, influida por su origen racial y por los factores ambientales del sitio de colecta.

Algunos caracteres morfológicos de la semilla de teocintle se relacionan con la presencia de latencia.

La temperatura regula la velocidad de germinación en semilla de teocintle

Es posible definir un método de eliminación de latencia en semilla de teocintle en condiciones de laboratorio.

II REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Latencia en semilla

La latencia en la semilla es una propiedad común en plantas en estado silvestre que inhibe la germinación por un determinado periodo de tiempo. Una semilla con latencia, carece de la capacidad para germinar en un lapso de tiempo determinado aunque se someta a una combinación de factores físicos ambientales que en otras circunstancias propiciarían su germinación (Copeland y McDonald, 1985; Bewley y Black, 1997; Baskin y Baskin, 2004). Esta propiedad provee a las plantas el mecanismo para retrasar la germinación hasta el momento en que las condiciones son óptimas para el establecimiento y desarrollo de la siguiente generación (Fenner y Thompson, 2005; Finkelstein *et al.*, 2008), retrasando además el proceso de deterioro.

A la fase de latencia se contraponen la de reposo o quiescencia, en la que la germinación de la semilla se detiene debido a la falta de alguno de los factores requeridos para iniciar su actividad metabólica: agua, oxígeno y temperatura (Bewley y Black, 1997; Baskin, 1998; Copeland y McDonald, 2001) y luz, en semillas fotoblásticas (Vásquez y Orozco, 1990).

La latencia, es un proceso de gran importancia ecológica, ya que gracias a este mecanismo se constituye el banco de semillas y propágulos (frutos, rizomas, estolones y tubérculos) del suelo, que constituye la pieza clave del proceso de regeneración de la vegetación contribuyendo a la preservación de las especies; es una característica deseable en semillas que presentan germinación precoz o PHS (Preharvest sprouting por sus siglas en inglés) conocida como viviparidad o Brotado Pre-Cosecha (BPC) (Bewley y Black, 1997; Lee *et al.*, 2006). La viviparidad es un problema común en cereales como cebada (*Hordeum vulgare*), trigo (*Triticum aestivum*) y arroz (*Oryza sativa*) que ocurre durante la maduración de la semilla y se presenta por lo general cuando el periodo de cosecha coincide con condiciones de humedad ambiental muy elevadas, en el maíz (*Zea mays*) ha sido posible identificar un gene responsable de la viviparidad *vp1* (White y Rivi, 2000). El causal de esta germinación

precoz se atribuye a una sensibilidad reducida al ácido abscísico (ABA) durante la fase media-final de la embriogénesis cigótica y bajo nivel de ABA (Azcón-Nieto y Talón, 2008).

2.2 Tipos de latencia

En 1957, Harper describió tres tipos de latencia: *innata*, *inducida* y *forzada* u *obligada* las cuales definió con la frase “Algunas semillas nacen latentes, algunas adquieren la latencia y en otras es impuesta la latencia” (Vleeshouwers *et al.*, 1995). Posteriormente, Nikolaeva (1967) propuso un sistema de clasificación basada en dos tipos principales: 1) Latencia **endógena**, la cual se caracteriza porque los mecanismos de inhibición de la germinación se encuentran a nivel de embrión, y pueden ser de origen fisiológico, morfológico y/o morfo-fisiológico. 2) Latencia **exógena**, cuando la germinación se inhibe a causa de capas protectoras del embrión (incluyendo el tejido endospermico), cubiertas de la semilla y/o frutos (testa o pericarpio respectivamente), las causas pueden ser de origen físico, químico o mecánico.

Copeland y McDonald (1985), basándose en la clasificación de Harper proponen los términos de latencia primaria a la *innata* y los tipos de latencia *inducida* y *forzada* como latencia secundaria, teniendo como base si el bloqueo de la germinación sea antes o después de su dispersión. La latencia primaria o innata previene la viviparidad de las semillas, es la forma más común. Baskin y Baskin (2004), propusieron cinco tipos de latencia teniendo como base la clasificación propuesta por Nikolaeva, ellos basan su clasificación por el método utilizado para su eliminación, la latencia *exógena física* y *exógena morfológica* la cual es eliminada con métodos mecánicos o luego de un almacenamiento adecuado y los tipos de latencia endógena por su modo de acción en: *fisiológica*, *morfofisiológica* y *física-fisiológica* las cuales se eliminan mediante tratamientos como el osmo-acondicionamiento o utilizando fitoreguladores (AG₃, Etileno); y eliminando la latencia exógena de tipo químico.

La **latencia primaria exógena**, esta relacionada con las propiedades de la cubierta de la semilla considerando tres principales factores: Impermeabilidad al agua, a gases o restricción mecánica del crecimiento del embrión. La **latencia primaria endógena** se

subdivide en: fisiológica, morfológica y morfofisiológica caracterizada por la presencia de embriones inmaduros o rudimentarios este tipo de latencia fisiológica es regulada por inhibidores y promotores de crecimiento como el ABA o por inhibidores metabólicos y osmóticos de vías o rutas metabólicas específicas, principalmente compuestos fenólicos (Copeland y McDonald, 2001).

Por el contrario, la latencia primaria exógena se caracteriza por la impermeabilidad al agua, que puede ser debida a la presencia de cutículas o capas de células en empalizada. Los depósitos gruesos de suberina, lignina o cutina son comunes en los integumentos de semillas con cubiertas duras (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006). La impermeabilidad al agua puede estar relacionada a estructuras como el hilio, o esta controlada por la hendidura del estrofiolo, la cual esta cubierta con una sustancia de suberina parecida al corcho. Respecto a la impermeabilidad a gases, es difícil determinar las causas debido su naturaleza volátil, sin embargo algunas semillas presentan cubiertas selectivamente permeable al agua pero no al oxígeno, como es el caso de la semilla de pepino (*Cucumis sativus*), café (*Coffea arabica*) y cadillo o abrojo (*Xanthium*). (Bewley y Black, 1983).

La latencia secundaria se define como latencia inducida, este tipo de latencia se produce cuando las semillas están en condiciones fisiológicas para germinar pero se presenta alguna característica desfavorable, como deficiencia de oxígeno, altas concentraciones de CO₂ o baja temperatura, estas condiciones pueden producir alteraciones fisiológicas reversibles en la semilla. Se considera que la latencia secundaria es adquirida después de la maduración, luego de un periodo de almacenamiento e incluso después de superar un periodo previo de latencia (Azcon-Nieto y Talón, 2008).

2.3 Desarrollo de la semilla y germinación

En las plantas angiospermas las semillas se desarrollan a partir de los óvulos como consecuencia de la doble fecundación (uno de los gametos masculinos se une con la oófera; el segundo, a los núcleos polares). Luego de la fecundación y una vez completado el proceso de embriogénesis, los integumentos del óvulo se transforman en **episperma** o **cubierta seminal**, que protegen al embrión y el tejido que almacena las sustancias de reserva ejerce una función reguladora entre el metabolismo y el crecimiento de la semilla. En el fruto-semilla de las gramíneas (poáceas), por fuera del episperma y soldado a éste, se encuentra el pericarpo, en su interior se desarrollan los llamados granos de aleurona (proteínas) como en los trigos (*Triticum* spp.) y el maíz (*Zea mays*). En las avenas (*Avena* spp.), el cariópsis va protegido de las brácteas (lema y pálea), que son piezas extra ováricas, (Martínez-Casasolas, 1995; Bewley y Black, 1997;). La etapa final del desarrollo de una semilla ortodoxa, como es el caso de los cereales va acompañada de una pérdida considerable de agua, sin que las estructuras celulares de la semilla se deterioren debido a que adquieren **tolerancia a la desecación**, reduciendo su metabolismo al mínimo. Una vez rehidratada, se inicia la reactivación de la actividad celular y el inicio de las actividades metabólicas implicadas en el proceso de germinación (Finch-Savage y Leubner-Metzger 2006). La tolerancia a la desecación es un proceso regulado por la biosíntesis de proteínas **LEA** (Late Embriogenic Abundant) las cuales contribuyen a la adquisición de la tolerancia a la desecación de las semillas, son proteínas hidrófilas ricas en aminoácidos con dominios muy conservados (no son proteínas de reserva). Estas proteínas se unen a las membranas y a las proteínas celulares para preservarlas del estrés que provoca la pérdida de agua, los mRNA de LEA se acumulan en las semillas secas maduras y se degradan rápidamente con el proceso de imbibición previo a la germinación (Kshamata *et al.*, 2005).

La adquisición de la tolerancia a la desecación es una de las propiedades más importantes de las semillas ortodoxas, es necesaria para completar el ciclo biológico de la planta y capacita a la semilla para sobrevivir durante el almacenamiento o estrés ambiental asegurando de este modo su diseminación (Azcón-Nieto y Talón, 2008; Finkelstein *et al.*, 2008). No se ha encontrado una alta correlación entre la presencia de las LEA y la presencia de latencia en semilla, sin embargo si están altamente asociadas con la presencia de ABA

(Finkelstein *et al.*, 2008). A pesar de que el ABA se reduce relativamente a bajos niveles en semillas secas latentes, la latencia se mantiene por la acumulación de esta hormona; se han encontrado genes específicos que codifican procesos enzimáticos necesarios en el metabolismo de ABA tanto en embrión como en endospermo durante la inducción de la latencia (Lefebvre *et al.*, 2006). Una de las respuestas inducidas por ABA en relación con la latencia primaria es la biosíntesis de proteínas LEA.

La madurez fisiológica de la semilla comprende un completo desarrollo de las estructuras que forman la semilla y el embrión, generalmente ocurre en la planta madre, antes de su dispersión. El proceso de germinación se inicia cuando la semilla se hidrata y las estructuras del embrión inician su crecimiento y finaliza cuando la radícula atraviesa la cubierta seminal. En el proceso de germinación de semillas de las gramíneas la capa de aleurona que está inmediatamente por debajo del episperma, juega un importante papel ya que las “células diana” de las AG₃ son las células aleuronales de origen endospermico. Estas células contienen los llamados granos de aleurona (cuerpos proteicos que contienen fitato calcico y magnésico), gotas de lípidos y poco almidón. Tanto el escutelo como las células aleuronales pueden sintetizar enzimas hidrolíticas que degradan el almidón. Las AG₃ inducen la síntesis y la posterior secreción hacia el endospermo de la α -amilasa que degrada el almidón en oligosacáridos. En el embrión se realiza la síntesis de AG₃ en estructuras como el coleoptilo y el escutelo, siendo liberadas al endospermo amiláceo, donde el almidón y otros polímeros son degradados a pequeñas moléculas; los solutos liberados (monómeros) son transportados hacia el embrión donde son absorbidos y utilizados para el desarrollo de la plántula (Lincoln y Zeiger, 2006) . En la Figura 1 se presenta un esquema de las estructuras y el proceso de germinación de semillas de gramíneas.

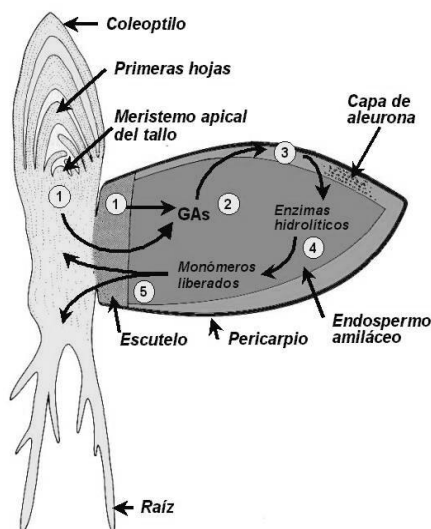
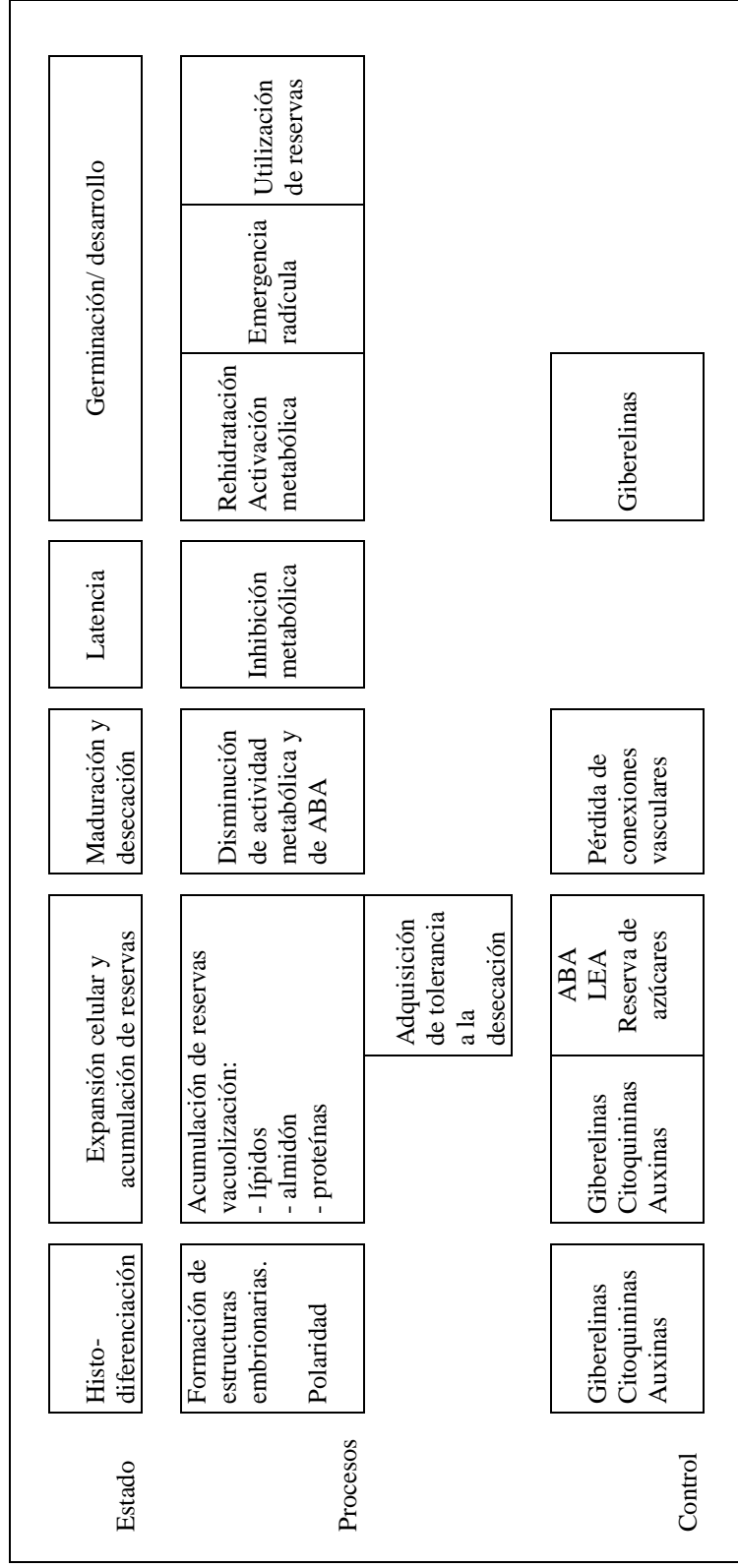


Figura 1. Cambios fisiológicos y movilización enzimática (α -amilasa, α -glucanasa y β -amilasa), producción de giberelinas y movilización de sustancias de reserva del endospermo al embrión, durante el proceso de germinación en semilla de gramíneas. (Adaptado de Koning, 1994)

En forma general, se puede decir que la latencia y la germinación son procesos muy complejos e interrelacionados, que están controlados por factores bioquímicos, fisiológicos y estructurales. En cuanto a las sustancias químicas regulatorias de estos procesos en las semillas, las giberelinas (AG_3) son las principales promotoras de germinación, se presentan en cantidades variables en todos los órganos de la planta, pero las concentraciones mayores se alcanzan en las semillas inmaduras. En semillas de gramíneas, el proceso está controlado por el embrión, las giberelinas (AG_3) tienen un papel importante como agente regulador de la latencia. Se ha visto que hay un aumento en el nivel endógeno de (AG_3) durante el transcurso del invierno, así como una disminución en niveles de los inhibidores del crecimiento como el ABA (Kermode, 2005). Las giberelinas (AG_3) sintetizadas en el escutelo pueden ser inhibidas por el ABA (Marion, 1997; Azcón-Nieto y Talón, 2008). Las citoquininas y las auxinas están implicadas en los procesos de alargamiento celular de los tejidos de reserva y el embrión (Figura 2). El balance entre AG_3 y el ABA, ha sido propuesto como un modelo de inducción y pérdida de latencia en semillas cuando el bloqueo es de tipo primario endógeno (Fenner y Thompson, 2005; Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006).

Figura 2. Procesos que tienen lugar durante el desarrollo y germinación de semillas ortodoxas (Adaptado de Farrant *et al.*, 1993).



2.4 Genética de la latencia en semillas

La latencia en semillas es un rasgo heredado genéticamente, cuya intensidad se ve modificada por las condiciones presentes en el entorno bajo el cual se desarrolla (Naylor, 1983; Finkelstein, *et al.*, 2008). Esta característica ha sido eliminada de plantas que han experimentado un proceso de mejoramiento genético, a diferencia de especies que se encuentran en estado silvestre o en proceso de domesticación. Es una propiedad de gran relevancia ecológica ya que contribuye al establecimiento y conservación del “Banco de semillas” del suelo, el cual se define como el conjunto de semillas presentes en el suelo que contribuyen al establecimiento de las poblaciones en el agroecosistema. (Baskin, 1998; Fenner y Thompson, 2005). En algunos cereales como el trigo, arroz y cebada, la latencia en semilla es una característica deseable ya que evita la germinación precoz antes de la cosecha, que ocasiona reducción en el rendimiento de grano, baja la viabilidad de la semilla y pérdidas económicas significativas (Bewley y Black, 1997; Mohan, 2008).

Varios estudios, apoyan la teoría de la interacción entre estímulos ambientales y procesos endógenos de la semilla durante la etapa de desecación y reactivación. Cadman *et al.* (2006) y Lee *et al.*, (2006) sugieren que la existencia de una fuerte comunicación entre los diferentes genes que participan en la activación de rutas metabólicas durante el control de la germinación de semillas en *Arabidopsis thaliana*, determina el proceso de inducción de latencia durante la maduración. En el pasto *Stylosanthes hamata* se reportó que latencia física ocasionada por un alto grado de dureza de la testa puede variar de acuerdo al nivel de ploidía influida por las condiciones climáticas (Guenni, 1992).

El efecto materno inducido por el ambiente proporciona plasticidad adaptativa a lo largo de las generaciones y actúa siguiendo tres vías: primero permite predecir el ambiente en el que la progenie se desarrollará, segundo ajusta el fenotipo de la progenie para que los nuevos individuos sean más exitosos y tercero proporciona variabilidad genética a la especie (Galloway, 2005). Es posible que durante la maduración de las semillas algunas enzimas y otros compuestos que se acumulan en respuesta a los diferentes factores ambientales sean los

responsables de diferencias durante la germinación (Gutterman, 1992). Cuando la planta crece bajo condiciones de estrés se modifican los patrones de crecimiento y su bioquímica (Zhu, 2001; Ashraf *et al.*, 2004; Munns y Tester, 2008) y se inducen modificaciones fenotípicas en las semillas que se forman (Zandt y Van Mopper, 2004; Galloway, 2005).

La disponibilidad de marcadores moleculares distribuidos en los genomas ha hecho la posible disección de caracteres poligénicos en sus posibles componentes genéticos como el mapeo de loci de caracteres cuantitativos o QTL (Quantitative trait loci). En cebada, una investigación sobre las bases genéticas y ambientales de la latencia de semilla detectó dos grandes regiones QTL que codifican para latencia, llamada como SD1 y SD2 las cuales fueron identificados en el cromosoma 7 (Gao *et al.*, 2003).

La presencia e intensidad de latencia en semilla es muy variable aún entre semillas de la misma planta. Este polimorfismo asegura la supervivencia continua de las especies por reducción del riesgo de pérdida total en el caso que las condiciones luego de la germinación sean desfavorables para el establecimiento. Es muy común en la familia Poácea, principalmente en especies que crecen en forma silvestre como las malezas, que se adaptan al ambiente mediante un balance de asignación y partición de recursos y energía, entre procesos fisiológicos y componentes de la biomasa a lo largo del ciclo de vida (Altieri y Liebman, 1988). En el arroz y trigo la latencia en semillas y la resistencia al desgrane, son aspectos que conciente o inconscientemente fueron seleccionados en el proceso de domesticación, Cai y Morishima (2000) encontraron genes asociados con la pérdida de la latencia en 125 líneas puras obtenidas por cruzamiento entre variedades de arroz cultivadas y silvestres, en el análisis de QTL, encontraron que son los mismos QTLs por lo que se considera que estos dos rasgos son caracteres co-adaptados.

2.5 Factores ambientales que inducen latencia en semillas

Las condiciones ambientales de mayor influencia sobre la presencia de latencia en semilla son las variaciones climáticas de temperatura y humedad, las variaciones microclimáticas derivadas de aspectos fisiográficos y bióticos, así como la calidad espectral de la luz y el termoperiodo, determinan las características específicas del lugar en el que las

plantas se han adaptado para establecerse y crecer (Copeland y McDonald, 2004). De igual forma las condiciones hormonales y nutricionales de la planta progenitora tienen gran influencia en el establecimiento de la latencia en semilla durante su desarrollo. La resistencia de la semilla a temperaturas extremas puede manifestarse mediante tegumentos y cubiertas protectoras impermeables. Como protección de enzimas y nucleoproteínas que se desnaturalizan a altas temperaturas, éstos compuestos son menos lábiles cuando están deshidratados, es entonces donde la desecación de la semilla juega un papel importante. (Fenner y Thompson, 2005).

Las plantas son organismos poiquilotérmicos, es decir no son capaces de regular su temperatura interna, por lo que están estrechamente relacionadas con la temperatura ambiental bajo la cual crecen, de tal forma que en campo se encontrará actividad fotosintética próxima a 0 °C en plantas alpinas, y cercana a 50 °C en algunas especies de desiertos cálidos. El estrés por temperatura es un estímulo percibido por las plantas a través de las llamadas proteínas de choque térmico (HSP) promotoras de genes cuya traducción da lugar a proteger las proteínas celulares de la desnaturalización (Aladro, *et al.*, 2001; Taiz y Zeiger., 2010). Este estímulo influye sobre las enzimas que regulan la velocidad de las reacciones bioquímicas que ocurren en la semilla después de la rehidratación; cada planta presenta requerimientos específicos de temperatura que regulan su tasa de desarrollo estableciendo sus temperaturas cardinales, éste término fue propuesto por Summerfield *et al.*(1989).

En el proceso de germinación, la semilla puede experimentar una temperatura umbral mínima (T_{min}) por debajo de la cual no se lleva a cabo la germinación, temperatura óptima (T_{opt}) en la cual se obtiene el máximo porcentaje de germinación y temperatura umbral máxima (T_{max}) por encima de la cual no hay desarrollo (Figura 3). Es muy probable que la presencia de temperaturas mínima y máxima durante el desarrollo de la semilla sean inductoras de latencia (Bewley, 1997; Bradford, 2002).

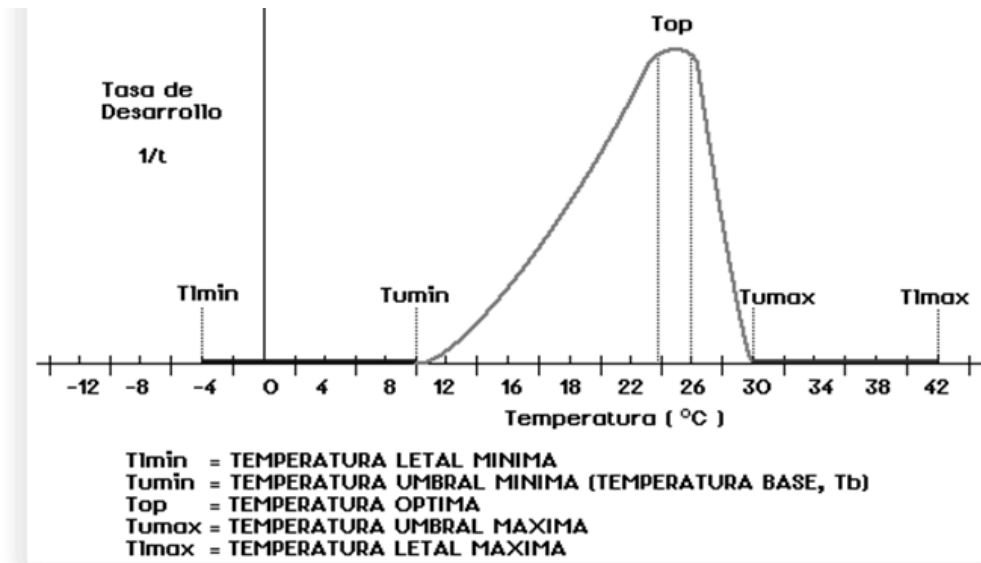


Figura 3. Temperaturas cardinales (umbral mínima, óptima y máxima) y Temperaturas letales mínima y máxima de un organismo poiquilotermo (Ruíz, 2010).

La temperatura influye directamente en el comportamiento de la semilla mientras experimenta un periodo de latencia y es determinante en la profundidad o persistencia de este estado. Un ejemplo es el comportamiento en campo de la leguminosa forrajera *S. humilis*, en la cual se observó que el proceso de germinación de semillas con cubierta impermeable (semillas duras) es considerablemente bajo cuando las temperaturas del suelo se incrementan, incluso la llegada de las lluvias a partir de Diciembre, no alcanzan a promover la germinación y las semillas, permanecen duras (latentes) de Enero a Agosto (Baskin y Baskin, 2004).

Entre los factores que la semilla evita, están las épocas del año desfavorables para el crecimiento debido a las temperaturas letales, así como sequías o inundaciones. El comportamiento estará en función de factores ambientales estacionales. La temperatura juega un doble rol, ya que influye tanto en la inducción como en el rompimiento de la latencia (Fenner y Thompson, 2005). Las hormonas realizan una importante función en las rutas de transducción intracelular de señales de estrés. El ABA es el principal compuesto de respuesta al estrés abiótico, este inhibidor del crecimiento natural juega un papel regulador en respuestas fisiológicas diversas como la latencia en yemas y semillas y abscisión de hojas y frutos, es antagónico a las hormonas de crecimiento auxinas y citocininas así como al ácido giberélico (Bewley, 1997). Los efectos de la temperatura sobre la germinación tienen características muy

especiales cuando se trata de semillas latentes. La germinación de algunas semillas mejora notablemente bajo condiciones de baja temperatura, incluso un método de romper latencia denominado estratificación, se basa en la exposición de la semilla a temperaturas alternas, algunas semillas como el arroz responden favorablemente a tratamientos a altas temperaturas, semillas que necesitan luz para germinar presentan respuestas favorables a tratamientos de temperatura; por ejemplo, la semilla de lechuga germina en la oscuridad a temperaturas menores de 20 °C, pero necesitan de luz para germinar a temperaturas por arriba de 20 °C (Lincoln y Zeiger, 2006). Las bajas temperaturas promueven la germinación y liberan de latencia a las semillas, siempre y cuando estén imbibidas, ya que las bajas temperaturas sustituyen la producción de AG₃; en el caso de semilla seca no se presenta el mismo efecto, debido a la presencia de ABA (Guevara *et al.*, 2005).

El fotoperiodo o duración relativa de los rangos luz y oscuridad a lo largo del día, es determinante durante la inducción floral, en la formación de tubérculos, así como durante la inducción de latencia de yemas y semillas que presentan sensibilidad a la luz (fotoblásticas). La planta percibe la longitud de los ciclos de día y de noche a través de fotoreceptores como los fitocromos y los criptocromos; la longitud del fotoperiodo regula el ambiente luminoso en el cual se desarrolla la planta. En las plantas perennes de clima templado como frutales caducifolios la latencia en yemas inicia en otoño y progresa paulatinamente a través de la desintegración de la clorofila en las células epidermales tornándose a café oscuro debido a la acumulación de lignina y otros compuestos fenólicos que le confieren dureza y protección; este tipo de latencia es común cuando se presentan fotoperiodos cortos. Las condiciones luminosas en que se desarrollan las plantas modifican profundamente la síntesis de AG₃. En las semillas fotoblásticas la presencia de luz está directamente relacionada con la eliminación o liberación de la latencia, una disminución en el fotoperiodo induce latencia, mientras un estímulo de luz es un requerimiento para la germinación, los fitocromos influyen en estos procesos a través de la degradación de proteínas. Las semillas tienen diferentes grosores de testa y diferentes pigmentaciones, lo cual modifica la cantidad y calidad de luz que llega al embrión. En lugares en los que el dosel de los árboles compite por la luz, es conveniente germinar y establecerse antes de que su sombra sea una limitante del desarrollo (Fenner y Thompson, 2005).

Respecto a la influencia del agua en la inducción de latencia semilla, es un tema bastante amplio, ya que es parte integral tanto en la composición de estructuras celulares y tejidos como de transportación de todo tipo de solutos en la planta, los procesos dominantes en esta relación son la absorción a partir del suelo y la pérdida eventual de vapor de agua hacia la atmósfera circundante debido a la transpiración. La distribución cíclica del agua que establece un periodo estacionalmente delimitado desencadena una serie de señales percibidas por la planta que puede responder en el interior de la semilla, la entrada del agua a la semilla se debe exclusivamente a una diferencia de potencial hídrico entre la semilla y el medio que le rodea. En condiciones normales, este potencial hídrico es menor en las semillas secas que en el medio exterior. Por ello, hasta que emerge la radícula, el agua llega al embrión a través de las paredes celulares de la cubierta seminal; siempre a favor de un gradiente de potencial hídrico. Si el suministro de agua no es suficiente para completar el proceso de establecimiento de la plántula, solo se acelerará el proceso de deterioro y muerte de la semilla, es entonces vital para la semilla el “reconocimiento del momento de despertar” (Guevara *et al.*, 2005; Munns, 2002). En el maíz, la microesporogénesis es el evento más sensible al estrés, y a pesar de que el estado hídrico de los tejidos florales se mantiene, aún en condiciones de bajo potencial hídrico, se observa un efecto esporocida asociado al ABA generado en los tejidos vegetativos y que actúa sobre los reproductivos, posteriormente pueden ocurrir severos problemas de aborto de embriones por la merma en la disponibilidad de carbohidratos para las semillas en formación (Passioura, 2006).

La inducción a un estado de latencia en semilla evita la germinación fuera de un momento apropiado, de igual forma, en lugares en los que el régimen hídrico supera los requerimientos de la planta, la viviparidad representa una amenaza, a menos que se tenga la capacidad de tolerancia a la desecación. Exceso de agua por el contrario puede provocar anoxia, afectando directamente semilla que conforman el “Banco de semillas” del suelo; de igual forma puede ocurrir durante la descomposición de la materia orgánica al incrementarse el contenido de CO₂.

La región del suelo de mayor interacción con microorganismos (bacterias y hongos), se le conoce como la rizósfera, en ésta región se establecen las raíces y semillas de las plantas, la interacción con microorganismos puede traer beneficios a la planta en el caso de bacterias fijadoras de nitrógeno o por el contrario lesiones y enfermedades, los hongos y bacterias patógenos del suelo pueden suponer una pérdida importante mientras forman parte del Banco de semillas del suelo. Estos microorganismos patogénicos actúan mediante enzimas, como las celulasas, proteasas y nucleasas y con toxinas que destruyen las membranas causando daños irreversibles. La principal defensa de las semillas es la presencia de cubiertas impermeables o provistas de sustancias inhibitoras tales como el ABA, fenoles, y Acido jasmónico (JA) que inhibe la germinación en varias especies (manzana) y tiene un efecto sinérgico con el ABA en *Arabidopsis* (Ellis y Turner, 2001). En algunos casos estas sustancias establecen incluso una alelopatía (Degreef *et al.*, 2002).

Las altas temperaturas y la escasez de agua son características del verano en muchos sitios del mundo. Las semillas que se desarrollan bajo éstas condiciones, maduran a finales de la primavera o principios del verano, frecuentemente presentan latencia innata no profunda, la cual les permite germinar en el otoño, cuando las condiciones son más favorables. Algunas semillas de desiertos requieren fuertes lluvias para germinar, las cuales se presentan a finales del otoño (Baskin, 1998). Actualmente el fuego está actuando cada vez en mayor escala sobre el medio ambiente debido a las prácticas agrícolas y a que los incendios forman parte del mantenimiento de pastizales y campos de cultivo colindantes con la vegetación natural. Es muy probable que todas las semillas resistentes al calor presenten latencia de tipo tegumentario; las especies con estas características son frecuentes en las sabanas tropicales (Fenner y Thompson, 2005).

De manera general los procesos de mayor importancia para el éxito de las especies silvestres en ambientes agrícolas incluyen el uso eficiente del CO₂, la rápida y eficiente absorción de agua a través del sistema radical, con una alta eficiencia y la plasticidad morfológica y fisiológica en relación con cambios ambientales

2.6 Eliminación de latencia

La eliminación de latencia esta regulada por el efecto sinérgico entre estímulos ambientales y respuestas endógenas de la semilla, (Finkelstein, *et al.*, 2008) las cuales permiten a las plantas establecer su modelo propio de restricción de acuerdo a las condiciones dadas, por ejemplo a las estaciones del año, el establecimiento del temporal o bien, una vez que la cubierta vegetal ha sido eliminada del suelo, la germinación de la semillas concluye con su etapa de dispersión. El control de la latencia y la germinación son un modelo clave para la comprensión de la integración de las plantas a su medio ambiente. Las señales del medio ambiente más importantes que perciben las semillas son la temperatura y humedad. Después de la maduración, el proceso de pérdida o eliminación de la latencia en ocasiones es simplemente a través de un periodo de almacenamiento, algunas semillas germinan luego del establecimiento del temporal debido a la lixiviación de inhibidores a través del agua (Penfield y King, 2009).

En el suelo, la cubierta de la semilla gradualmente se vuelve permeable por intemperismo, degradación microbiana, factores en el suelo como las saponinas o por el efecto de fluctuaciones de temperatura. Frecuentemente se dice que el tránsito a través del tubo digestivo de animales es uno de los factores principales que rompen latencia entre las semillas que son dispersadas por animales; las altas temperaturas también pueden romper los tegumentos. Esto ocurre frecuentemente durante los incendios o las quemas en los terrenos de cultivo, sobre todo en los trópicos (Martínez-Casasolas, 1995). Por otro lado, un periodo de almacenamiento de uno a seis meses a temperatura de 15 a 20°C es suficiente para eliminar la latencia en semillas de arroz, arroz rojo y avena silvestre (Foley, 2001).

Un gran número de técnicas de eliminación de latencia en laboratorio han sido desarrolladas, sin embargo, es imprescindible, contar con información sobre las características y requerimientos específicos de germinación de la especie en estudio; ésta información nos dará una idea de los factores que pueden estar regulando el proceso a un nivel fisiológico, a partir de los cuales se procedería a efectuar el tratamiento más adecuado, algunos se indican en el Cuadro 1. Varios de estos tratamientos simulan efectos del ambiente que se dan en la

naturaleza, por lo que una combinación del conocimiento de los factores que regulan la germinación de la semilla, información sobre el ambiente en que viven las especies que se están estudiando conducirá al éxito para lograr la germinación (Peretti, 1994). Se ha comprobado que la mayoría de las semillas que tiene la necesidad de una postmaduración durante un almacenamiento en seco, responden al proceso de estratificación para interrumpir la latencia, el pre-tratamiento con AG_3 es útil en semillas que no tuvieron un periodo de maduración o almacenamiento. La cubierta de la semilla llega a ser permeable naturalmente con el paso del tiempo, a través de escarificación natural, calor, fuego y la acción de ácidos que dañan la testa (Mohamed-Yaseen *et al.*, 1994). La latencia fisiológica es liberada por la acción de bajas temperaturas, similares a las exhibidas durante el invierno. El enfriamiento de las semillas puede reducir la latencia a través de la movilización de las reservas, en algunas regiones por el contrario las temperaturas cálidas pueden reducir la latencia a través de inactivar inhibidores de germinación o alterar la respiración celular (Bell, 1999).

Otra técnica utilizada es el acondicionamiento osmótico, el cual se ha reportado como un método eficaz para mejorar la calidad fisiológica de la semilla a través de la uniformidad en la germinación. El método consiste en la inmersión de la semilla en una solución de un agente osmótico bioquímicamente inerte conocido como acondicionador de semillas; hidratada la semilla, se activa su metabolismo en forma controlada, de tal manera que la germinación no ocurre sino hasta el momento de la siembra (Bradford *et al.*, 1990). El grado de hidratación de la semilla se controla por medio del equilibrio osmótico que se presenta entre el potencial hídrico de la solución y el interior de la semilla, alcanzando un estado germinativo avanzado. De esta forma, las semillas con germinación “lenta” tienden a alcanzar a las “rápidas”, las semillas osmoacondicionadas germinan con mayor rapidez y uniformidad. Este efecto es más evidente cuando se presentan condiciones ambientales adversas como un bajo contenido de humedad en el suelo (Bradford, 1986). El acondicionamiento osmótico de las semillas es una práctica comercial exitosa que mejora el proceso de germinación (Bruggink *et al.*, 1999); sin embargo, reduce el período de almacenamiento ya que la interacción entre factores físicos y bioquímicos puede degradar las proteínas (Wolkers *et al.*, 1999).

Cuadro 1. Técnicas de eliminación de latencia utilizadas de manera rutinaria en laboratorio (Peretti, 1994, ISTA, 1997)

Tratamientos químicos	Requerimiento de semillas	Tratamiento
Hormonas	Semillas con bajos niveles de AG ₃ Con desequilibrio hormonal Requerimiento de frío (nativas de zonas templadas) Requerimiento de luz para germinar	Aplicación de AG3 500 o 1500 ppm Auxinas (AIA, 2,4,D) Citocininas (Cinetinas) Combinaciones Cinetina + etefón ó etileno+ AG ₃
Sales Minerales	Alteraciones de la permeabilidad celular	KNO ₃ de .1 a 1%
Radiaciones	Estímulo físico	Gas- plasma y radio frecuencias
Soluciones osmóticas	Modifican la permeabilidad interna de semillas	Polietilen-glicol soluciones con potencial osmótico de 10 a 15 bares
Acido Sulfúrico Acido Clorhídrico	Provocan fisuras o remoción de tejido	Determinar concentración y tiempo de exposición de acuerdo al tipo de semilla
Peróxido de Hidrógeno	Genera atmosfera rica en O ₂	H ₂ O ₂ a concentraciones de 10-20%
Tratamientos físicos		
Choque térmico	El estrés térmico, produce fisuras en cubiertas duras o impermeables	Alternancia de temperatura de agua de inmersión, las veces requeridas
Pre- enfriamiento	Sustituye la ausencia de giberelinas	Tratamientos a temperaturas < 10° C
Estratificación	Simula fluctuaciones de día y noche	Alternancia de temperatura en lapsos de 12 a 24 hrs.
Escarificación	Desgaste de las cubiertas impermeables	Incisión, Raspado y eliminación de estructuras protectoras
Calentamiento en seco	Simula efecto de altas temperaturas sobre las cubiertas durante los incendios	Desnaturalización de inhibidores

2.7 Taxonomía y distribución del teocintle

El género *Zea* (Tribu Andropogoneae) se divide en dos secciones (i) la Sección *Luxuriantes* la cual incluye las especies perennes *Zea perennis* (Hitchc.) Reeves y Mangelsdorf y *Zea diploperennis* (Doebley, Iltis y Guzmán), las anuales *Zea luxurians* (Durieu y Asch.) Bird y *Zea nicaraguensis* Iltis (ii) la sección *Zea* incluye *Zea mays* L., que a su vez se divide en cuatro subespecies, *Zea mays* subsp. *mexicana* (Schrader) Iltis para las razas Chalco, Mesa Central, y Nobogame, *Zea mays* subsp. *parviglumis* Iltis y Doebley que incluye la raza Balsas, *Zea mays* subsp. *huehuetenanguensis* (Iltis y Doebley) Doebley para la raza de teocintle Huehuetenango y *Zea mays* L. subsp. *mays* para el maíz cultivado.

El teocintle se encuentra distribuido en forma silvestre, principalmente en áreas tropicales y subtropicales de México, Guatemala, Honduras y Nicaragua (Sánchez y Ruíz, 1997; Miranda, 2000; Vibrans y Estrada, 1998; Wilkes, 1967); en poblaciones aisladas de tamaño variable ocupando superficies desde una hectárea hasta varios kilómetros cuadrados (Sánchez *et al.*, 2011).

En México, crecen tanto especies de teocintle diploides anuales, como perennes diploides ($2n = 20$) y tetraploides, ($2n = 40$). Su distribución se extiende desde la porción sur de la región cultural conocida como Aridoamérica, en la Sierra Madre Occidental del estado de Chihuahua y Valle de Guadiana en Durango, hasta la frontera con Guatemala incluyendo prácticamente toda la porción occidental de Mesoamérica. En las diferentes regiones de México existen poblaciones de teocintle con características morfológicas y genéticas que permiten su diferenciación. Un aspecto que cabe resaltar en relación con la distribución geográfica de teocintle, es que las poblaciones no tienen una distribución uniforme, sino que hay condiciones específicas de clima, suelo e influencia humana, donde es posible localizarlas (Sánchez y Ruíz, 1997)

Las áreas donde crece teocintle en México son : para la raza Nobogame, El Valle de Nabogame, en la Sierra Madre Occidental; para la raza Mesa Central, el Bajío, que comprende porciones de los estados de Guanajuato, Jalisco y Michoacán en altitudes de 1700 a 2300 m, y

en Durango, Durango; para la raza Chalco, El valle de México incluyendo el Distrito Federal, Chalco, Amecameca y Toluca en el estado de México, cercanías de Ciudad Serdán y Puebla, en el estado de Puebla, la raza Balsas ocupa la superficie más importante e incluye el Occidente de México; principalmente en las áreas tropicales y subtropicales del estado de Jalisco, Nayarit y Michoacán y la cuenca del Balsas incluyendo porciones de la Sierra Madre del Sur, desde Jalisco hasta Oaxaca (De la Cruz, 2008). Recientemente tres poblaciones han sido reportadas por Sánchez *et al.* (2011) pertenecientes a la sección *Luxuriantes*, una población diploide perenne de Nayarit; una población tetraploide perenne de Michoacán y una población diploide anual de Oaxaca.

2.7.1 El teocintle como recurso fitogenético

Los recursos fitogenéticos representan la diversidad genética vegetal, en ellos se incluyen especies silvestres de valor potencial relacionadas con especies cultivadas, por lo que constituyen un patrimonio invaluable, su pérdida es un proceso irreversible que representa una grave amenaza para los ecosistemas, el desarrollo agrícola y la seguridad alimentaria mundial. Paradójicamente los sistemas silvopastoriles y la agricultura constituyen la mayor fuerza selectiva en la evolución, desplazamiento (incluso extinción) de estas especies; que en muchos casos son consideradas aversivas y decretadas como malezas.

México es el centro de origen y diversidad de numerosas plantas cultivadas de gran importancia a nivel mundial, como el maíz (*Zea mays* L.). Doce por ciento de la biodiversidad total del mundo se encuentra en México, el 12 % de los géneros y 50 a 60 % de las especies vegetales son endémicas (CONABIO, 2006). Tal es el caso de los teocintles, como colectivamente se llama a los parientes silvestres del maíz. La domesticación del maíz ocurrió en México hace aproximadamente 10.000 años, a partir del teocintle anual *Zea mays* subsp. *parviglumis* (Matsuoka *et al.*, 2002; Doebley, 2004).

Las plantas de teocintle son exteriormente similares a las de maíz, (tallos, hojas y espiga) que aparentemente podrían confundirse (Wilkes, 2004). Sin embargo, presenta ciertas características morfológicas diferenciales en la planta adulta, como la inflorescencia femenina,

la estructura de la cariósida, así como la presencia en el teocintle de ramificaciones laterales, menos cantidad de frutos o semilla (10 granos por espiga), y cariósida encerrada entre cubiertas protectoras lignificadas, y una limitada cantidad de almidón, respecto a maíz (Dermastia, 2009). La característica más sobresaliente que diferencia al teocintle del maíz es la inflorescencia femenina: una estructura dística en el teocintle y una estructura polística en el maíz. El teocintle y el maíz tienen flores femeninas y masculinas en lugares separados. La inflorescencia masculina se desarrolla en posición terminal en una panícula en ambas plantas, y la femenina en la mazorca (del maíz) o la espiga (del teocintle), que ocupa una posición lateral en la planta (Wilkes, 1967). En la madurez, el teocintle presenta dehiscencia y sus semillas se dispersan protegidas dentro de cubiertas, las cuales pueden sobrevivir al tracto digestivo de aves y ganado, permitiendo así que las semillas se diseminen fácilmente. Por otra parte, los granos de teocintle varían considerablemente en tamaño, forma, colores y longevidad (Wilkes, 1997).

A pesar de las diferencias morfológicas entre plantas de maíz y teocintle, desde el punto de vista genético, son muy cercanas; la hibridación es posible entre ellas y los híbridos son completamente fértiles (Godinez, *et al.*, 2009). Asimismo, a estas especies de *Zea* se les han atribuido una gran importancia en el incremento de la variabilidad y en la formación de las principales razas de maíz de México (Sánchez y Ordáz, 1987). También es considerado un recurso forrajero, por su alta digestibilidad (78.6%), contenido de proteína (9.6%) y el fruto tiene el doble de hierro y la misma cantidad de grasas, niacina y riboflavina que el maíz (Flint García *et al.*, 2009).

El uso potencial del teocintle en programas de mejoramiento genético del maíz, ha sido reportado por Reeves, (1950) quién encontró que el teocintle es una valiosa fuente de germoplasma ya que confiere resistencia a tanto a enfermedades como a otros tipos de estrés abióticos. En un estudio para incrementar en maíz el rendimiento de grano y otras características agronómicas, Casas *et al.*, (2001), encontró que la transferencia de germoplasma de teocintle incrementó el rendimiento de grano, el vigor de las plantas y la precocidad de las líneas élite de maíz. Las fuentes provenientes de *Zea mays* subsp. *parviglumis* incrementaron más el rendimiento de grano de las líneas, mientras que las de *Zea*

mays subsp. *mexicana*, confirieron mayor precocidad. Doebley *et al.* (1997), reportaron como genes que han contribuido a la domesticación del maíz al *tb1* que modifica la estructura de la inflorescencia y reprime el crecimiento de las ramas laterales, induciendo a un incremento en el tamaño de la espiga.

Otro rasgo potencial del los Teocintles es la alta resistencia a las enfermedades virales y por hongos de maíz, así como de insectos plagas del maíz; Carcaño *et al.* (2006) encontraron cepas aisladas de *Azospirillum* spp. y *Klebsiella* spp. Conocidas como rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal, fijadoras de nitrógeno y productoras de sustancias reguladoras del crecimiento ejerciendo e incluso actividad antibiótica en raíz, tallo y semillas de teocintle. Wang *et al.* (2008) citados por Sánchez (2011) incorporaron germoplasma de *Zea mays* ssp. *mexicana*, a la línea élite Ye515 de China. Después de dos retrocruzas y cuatro ciclos de autofecundación se obtuvieron líneas recobradas las cuales mostraron gran variación con respecto a caracteres de mazorca, resistencia a diversas enfermedades y composición química del grano. Los contenidos de proteína y algunos aminoácidos esenciales se incrementaron, por lo que concluyeron que la introgresión de *Z. mays* ssp. *mexicana* en maíz puede ayudar a producir líneas con mejor valor agronómico y mejor calidad nutricional. El uso de germoplasma de teocintle ha probado ser la única opción para conferir resistencia al maíz al exceso de humedad. La formación de raíces adventicias que auxilian a la planta a obtener oxígeno directamente del aire y la formación de arénquima en las raíces parecen ser los aspectos de mayor importancia en la adaptación a las condiciones de exceso de humedad (Mano y Omori, 2007) citados por Sánchez,2011.

En un estudio de la diversidad isoenzimática de las razas de maíz y teocintle, se caracterizaron híbridos comerciales de México y líneas de los estados Unidos con el fin de mostrar la importancia de la diversidad genética de las poblaciones de *Zea*. En el Cuadro 2 se presenta un resumen de los resultados más relevantes (Sánchez, 2011). Las diferencias en la riqueza alélica en las razas de maíz entre las regiones estudiadas fueron significativas, este potencial representa la diversidad del teocintle como fuente de germoplasma.

Cuadro 2. Diversidad isoenzimática de razas y especies del género *Zea*. Número de alelos por región (NA_T), número de alelos por raza (NA_R), alelos privados, loci polimórficos (L_P), diversidad genética por raza (H_r) y heterocigosidad observada (H_o)

REGION	Razas	NA_T	NA_R	Privados	$L_P(\%)$	H_r	H_o
América del Norte	77	133	39	5	56	0.2	0.159
Mexico y Guatemala	80	250	57	31	75	0.233	0.176
Híbridos de México	35	57	27	1	58		
Líneas US	10	35	21	0	0.5		
Teocintle	11	208	69	11	84	0.27	0.174

III MATERIALES Y METODOS

3.1 Material genético

En este estudio se usó semilla de teocintle colectada durante el periodo de Octubre a Diciembre en los años de 2003 al 2009 en los estados de Chihuahua, Durango, Jalisco, Colima, Nayarit, Guanajuato, Guerrero, Michoacán, Morelos, México, Puebla, Tlaxcala y Oaxaca. Se consideraron los grupos taxonómicos *Zea mays* subsp. *mexicana*, razas: Chalco, Mesa Central, Durango y Nobogame; *Zea mays* subsp. *parviglumis*, raza Balsas; *Zea diploperennis*; *Zea perennis* y *Zea luxurians*, de acuerdo a la clasificación de Wilkes (2004) y Doebley e Iltis (1980). La distribución geográfica de las muestras usadas en este trabajo se presenta en la Figura 4. Se trabajó con un total de 308 accesiones de las cuales, 215 corresponden a la raza Balsas, 41 a Mesa Central; 39 de Chalco; cinco de *Zea diploperennis*; tres de Nobogame; tres de *Zea perennis* y dos de *Zea luxurians*. La lista completa de las accesiones utilizadas en este estudio, se incluye en el Apéndice (Cuadro A1).

3.1.1 Técnica de colecta

Durante los meses de Noviembre a Diciembre se recorrieron las regiones de los estados indicados anteriormente y se obtuvieron muestras de hasta dos kilogramos de semilla. En el sitio de recolección se registro la altitud (msnm), ubicación geográfica (latitud y longitud en grados minutos y segundos) con base en equipo de GPS (Sistema de posición geográfica, Garmin Mod. 12 XL).

Manejo poscosecha

Luego de la colecta, las semillas se sometieron a un proceso de limpieza en el que se eliminaron impurezas de campo y semillas vanas por medio de un separador neumático SEEDBURO. Posteriormente, fueron secadas con aire frío por un periodo aproximado de 30 días, el proceso de secado, concluyo cuando la semilla alcanzó un estado de equilibrio de humedad de 12%; homogenizando la condición de semilla colectada en diferente fecha.

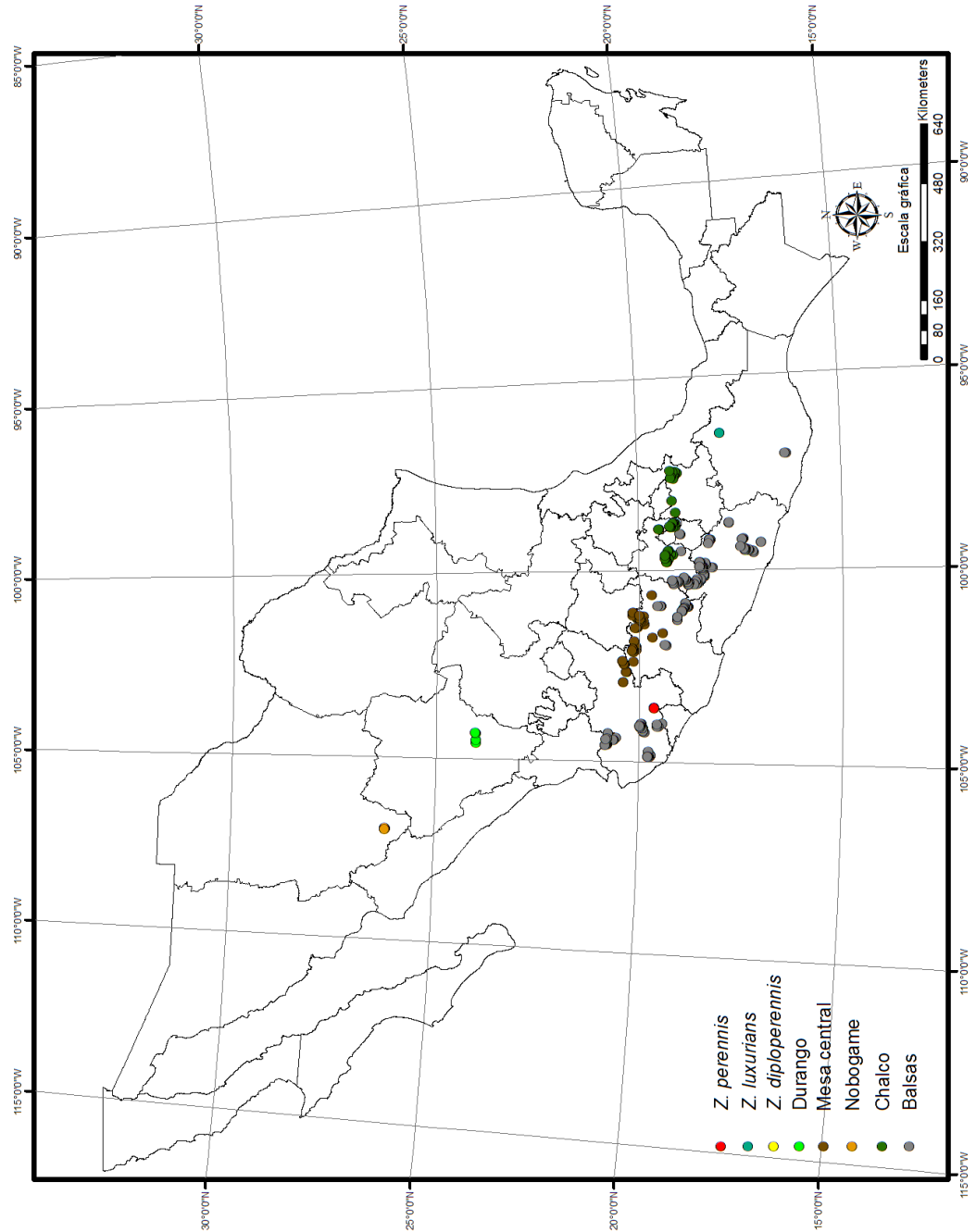


Figura 4. Ubicación de los sitios de colecta de las accesiones de semilla de teocintle en México.

3.2 Determinación de la presencia de latencia en semilla.

Se estableció un ensayo gradual de germinación en los meses de Enero a Noviembre en cada año de evaluación, el cual consistió en la determinación del porcentaje de germinación durante seis pruebas de germinación realizadas a intervalos de dos meses. La siembra se realizó utilizando 60 semillas por accesiones distribuidas en tres repeticiones de 20 semillas cada una. Las semillas fueron colocadas en toallas de papel para pruebas de germinación ANCHOR, incubadas en una cámara de germinación (BINDER), en oscuridad a 25 °C (Moreno, 1995; ISTA, 1997). La evaluación se realizó mediante tres conteos, el primero a partir del cuarto día de siembra, el segundo a siete días y el tercero a los quince días; en ensayos preliminares se estableció que este periodo era suficiente para obtener el máximo porcentaje de germinación cuando la semilla no presenta latencia.

Se cuantificó el número total de semillas germinadas, contemplando plántulas normales y anormales (ya que el objetivo del estudio fue evaluar la respuesta fisiológica de la semilla y no la calidad). Durante el tiempo del ensayo (11 meses) la semilla se mantuvo bajo condiciones de almacenamiento en seco con una humedad relativa de 20-40 %. De 2004 a 2006 personal del Instituto de Manejo de Recursos Fitogenéticos (IMAREFI) realizó la evaluación de 171 accesiones y de 2008 a 2010 se continuó como parte de este trabajo el análisis de 137 accesiones colectadas.

La presencia de latencia se determinó con el porcentaje de germinación de la primera fecha (Enero), teniendo como referente el porcentaje de viabilidad. La clasificación de la latencia se estandarizó, considerando colectas con latencia aquellas en las que se obtuvieron porcentajes de germinación menores al 80 por ciento. Los niveles de latencia se establecieron de acuerdo a la persistencia o tiempo que empleó la semilla en liberarse, es decir hasta que alcanzó porcentajes de germinación mayores del 80%.

Se establecieron 5 niveles de latencia:

Nivel 0 Sin latencia. El porcentaje de germinación fue $> 80\%$ en la prueba de Enero.

Nivel 1 Latencia ligera o leve. La semilla alcanza el 80% de germinación antes de 6 meses de la colecta (durante los ensayos de Marzo y Mayo).

Nivel 2 Latencia moderada. La semilla presenta un 80% de germinación entre los 6 y 11 meses de colecta (de Julio a Noviembre)

Nivel 3 Latencia intensa. Logra germinar al menos en 80% luego de 11 meses de haber sido colectada.

Nivel 4 Latencia profunda. No alcanza el 80% de germinación luego de 1 año de colecta y el porcentaje de germinación oscilo entre 50 y 80% .

Nivel 5 Latencia muy profunda. Cuando a lo largo de la prueba, luego de 1 año, menos del 50% de semilla germinó.

Los datos de germinación fueron sometidos a un análisis de varianza y análisis de componentes principales utilizando el procedimiento GLM y PRINCOMP respectivamente; procedimientos del Sistema de Análisis Estadístico (SAS, 2004). Se aplicó la transformación arco-seno a los porcentajes de germinación antes de su análisis estadístico. En el modelo de análisis de la varianza fueron considerados: los gradientes de altitud (i) (<800 m; 801-1300; 1301-1800; y > 1800); (ii) razas y especies de teocintle (Balsas, Chalco, Nobogame, Mesa Central, *Zea diploperennis*, *Zea perennis* y *Zea luxurians*) (iii) El sitio de colecta; para este factor, las poblaciones de teocintle se agruparon en 26 regiones en base a su distribución geográfica en México.

3.2.1 Análisis de viabilidad

La viabilidad de la semilla fue determinada mediante un análisis de tetrazolio ya que el análisis de germinación por si solo resulta insuficiente para establecer la condición de latencia en la semilla. La técnica se basa en la utilización de la sal de cloruro de tetrazolio; el principio de este análisis es la reacción de la sal con el tejido vivo de las semillas que al ser hidratadas e incrementarse la actividad de las deshidrogenasas, se liberan iones hidrógeno, éstos a su vez son capturados por la solución de cloruro de tetrazolio -inoloro- formando el compuesto llamado formazán –color rojo- ocurriendo que las células vivas se tiñan de color rojo, en tanto que las muertas permanecen sin colorear. La viabilidad de las semillas se determina en función del patrón de tinción del embrión y la intensidad de la coloración (ISTA, 2007).

En este trabajo se utilizaron dos repeticiones de 20 semillas escarificadas por accesión, las cuales se incubaron en papel filtro a punto de saturación con agua destilada, se incubaron a 25 °C durante 24 h, posteriormente, fueron disectadas en forma longitudinal al embrión para dejar expuestas sus estructuras. Un medio de cada semilla fue sumergida en 20 ml de la solución (1g Kg^{-1}) de 2, 3,5 Trifenil Cloruro de Tetrazolio MERCK sobre cajas de petri durante 4 h, incubando a 25 °C de acuerdo al ISTA (2007). La evaluación, se realizó con ayuda de un microscopio estereoscopio LEICA y consistió en la cuantificación de las estructuras esenciales del embrión (plúmula y radícula) que presentaron reacción al tetrazolio a través de tinción de color rojo o formazán (ver Figura 5). Un segundo análisis de viabilidad se realizó en el mes de Noviembre, al finalizar los ensayos de germinación (Peretti, 1994; Moreno, 1995).

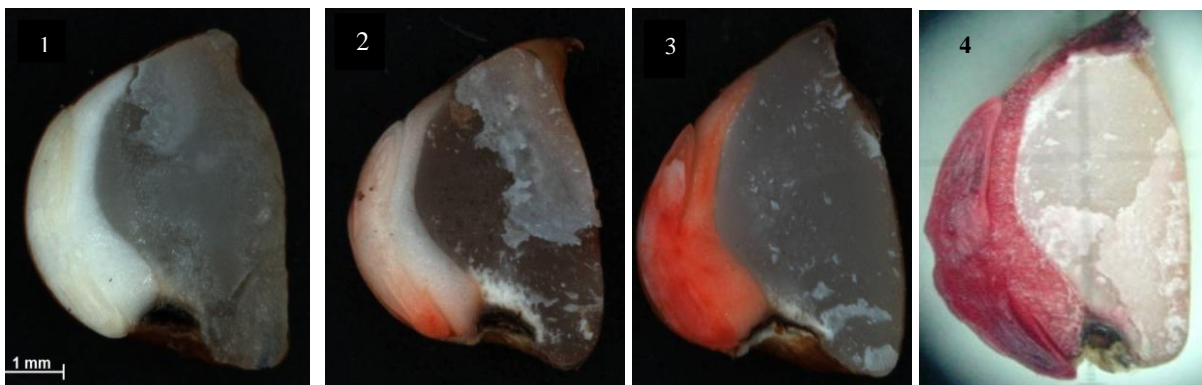


Figura 5. Proceso de tinción de estructuras viables durante la reacción con tetrazolio en semilla de teocintle a 25 °C (1) Embrión expuesto 0 h, (2) 30 minutos, tinción de radícula, (3) 60 minutos, tinción de embrión y escutelo. 1h 30 minutos, tinción de mayor intensidad, semilla viable.

3.3 Caracterización climática de sitios de colecta

Para cada una de las accesiones representativas de la variabilidad genética de teocintle, se caracterizó la climatología del sitio de colecta con base en las coordenadas geográficas de las accesiones y utilizando el Sistema de Información Ambiental Nacional (SIAN) del INIFAP (Ruíz *et al.*, 2010), el cual está compilado en formato raster, por lo que se utilizó el sistema Idrisi Andes (Eastman, 2006) para recuperar y procesar la información. El SIAN contiene imágenes climáticas que provienen de procesos de interpolación con base en el período de datos 1961-2006. Las variables consideradas en esta caracterización fueron temperatura máxima (Tx), temperatura mínima (Ti), temperatura media (Tm), número de días con temperatura > 35°C, precipitación (P), evapotranspiración potencial (ETP) que es la cantidad de vapor de agua que transpira una planta, índice de humedad disponible (IH), que es la cantidad de agua disponible en el suelo a partir de un balance entre la P sobre la ETP; humedad relativa (HR) y fotoperiodo (F).

3.3.1 Relación entre latencia de la semilla y variables agroclimáticas

Se llevaron a cabo análisis de correlación de Pearson entre el porcentaje de germinación y variables agroclimáticas, para determinar su grado de asociación. También se realizaron análisis de correlación entre variables agroclimáticas y las características

dimensionales de la semilla utilizando el programa STATISTICAL 7 de StatSoft, Company ver.2004

3.4 Caracterización de variables dimensionales de la semilla de teocintle.

De las 304 muestras en estudio se extrajo una muestra de 40 accesiones que en conjunto representan la variabilidad genética de teocintle en México (Cuadro 3), en las cuales se caracterizaron variables dimensionales de la semilla. Mediante un equipo de rayos X SEEDBURO, Se obtuvieron imágenes radiográficas (método no destructivo), que posteriormente fueron utilizadas para obtener la longitud y espesor de fruto, longitud y espesor de cariósido (Figura 6) y la identificación de capas o cubiertas protectoras entre la cariósido y estructuras protectoras externas. Para ello se trabajó con tres repeticiones de 20 semillas cada una. Se obtuvo el promedio de las tres repeticiones. En el caso de la variable cubiertas protectoras, se cuantificó el porcentaje de semillas que presentaban esta característica.

3.4.1 Análisis de correlación entre variables dimensionales de semilla.

Se realizó un análisis de correlación de Pearson entre porcentaje de germinación de la primera fecha de germinación (Enero) y las variables longitud de fruto, espesor de fruto, longitud de cariósido, espesor de cariósido y porcentaje de semillas con la presencia de capa protectora compacta entre las estructuras externas y la cariósido.

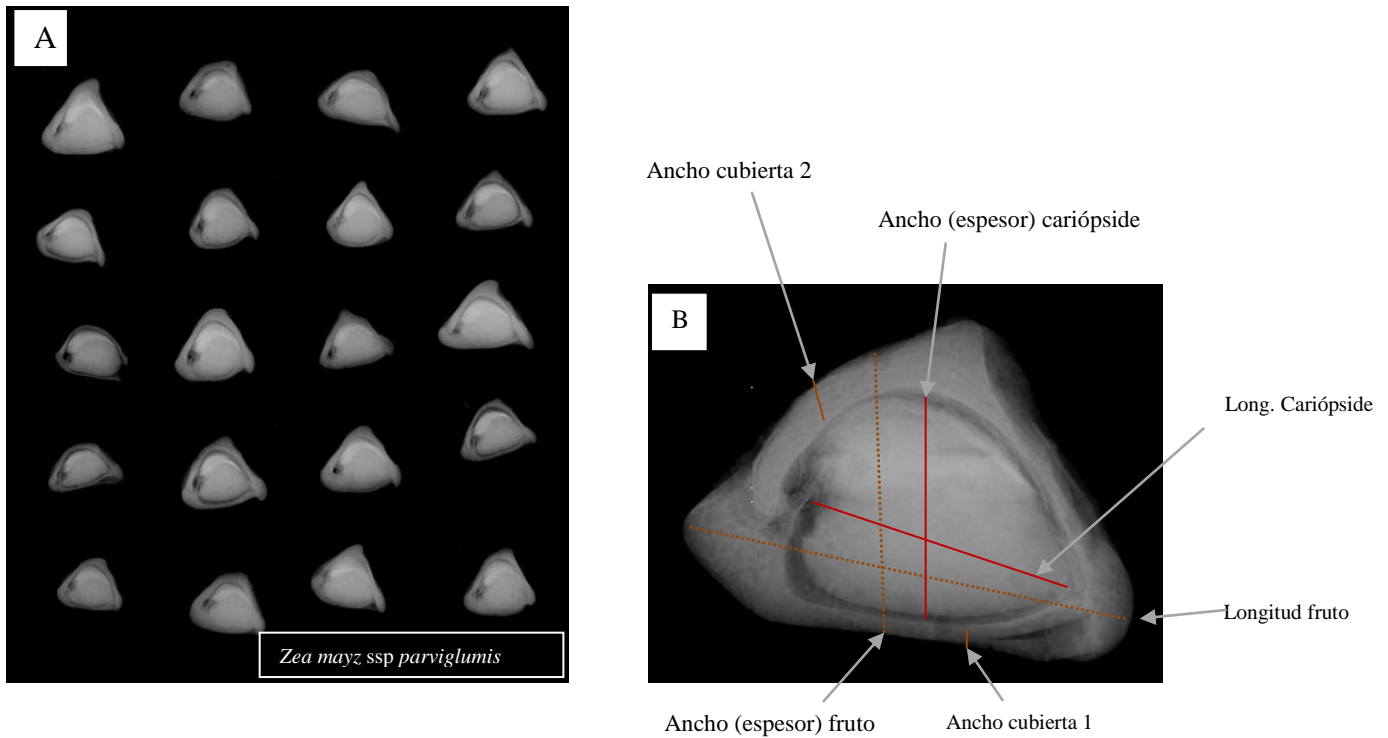


Figura 6. (A) Imágenes radiográficas de estructuras internas de semilla de teocintle; (B) Características dimensionales de la semilla

3.4.2 Análisis fenotípico de semilla

Se realizó un análisis de conglomerados o cluster en base a las características dimensionales de la semilla como el largo y el espesor de fruto y cariósida, para ello los datos fueron normalizados a media cero y varianza 1, generando una matriz de grupos por similitud basados en la distancia euclidiana por el método de Ward, agrupando y estableciendo diferencias entre éstos. Los cuales fueron representados gráficamente mediante un dendograma.

Cuadro3. Colectas representativas de la diversidad de teocintle de México, utilizadas en el experimento de efecto de temperatura

NCOL	MUNICIPIO	ESTADO	RAZA	Nivel latencia	ALT
607	Guadalupe y Calvo	Chihuahua	Nobogame	0	1928
623	Aljojuca	Puebla	Chalco	0	2437
635	Amecameca	México	Chalco	0	2468
638	Chalco	México	Chalco	0	2280
692	Huajicori	Nayarit	<i>Zea diploperennis</i>	0	1400
694	San Gabriel	Jalisco	<i>Zea perennis</i>	0	2140
232	Tolimán	Jalisco	Balsas	1	1462
426	Churintzio	Michoacán	Mesa Central	1	1940
447	Uriangato	Guanajuato	Mesa Central	1	1880
450	Copándaro	Michoacán	Mesa Central	1	1855
474	Tepoztlán	Morelos	Balsas	1	1654
483	San Jerónimo Coatlán	Oaxaca	Balsas	1	1272
551	Cuatitlán de García Barragán	Jalisco	<i>Zea diploperennis</i>	1	1870
615	Chapultepec	México	Chalco	1	2602
626	San Nicolás Buenos Aires	Puebla	Chalco	1	2388
646	Olinalá	Guerrero	Balsas	1	1580
661	Teloloapan	Guerrero	Balsas	1	1746
666	Ixcateopan de Cuauhtémoc	Guerrero	Balsas	1	1891
667	Ixcateopan de Cuauhtémoc	Guerrero	Balsas	1	1730
702	Guachinango	Jalisco	Balsas	1	1153
705	Nombre de Dios	Durango	Durango	1	1870
710	Durango	Durango	Durango	1	1868
201	Ejutla	Jalisco	Balsas	2	1000
241	Villa Purificación	Jalisco	Balsas	2	650
487	Tecoanapa	Guerrero	Balsas	2	590
517	Carácuaro	Michoacán	Balsas	2	870
650	Quechultenango	Guerrero	Balsas	2	940
654	Chilpancingo de los Bravo	Guerrero	Balsas	2	740
669	Teloloapan	Guerrero	Balsas	2	1098
679	Tejupilco	México	Balsas	2	1357
685	San Jerónimo	Jalisco	Mesa Central	2	1583
643	Huitzuc de los Figueroa	Guerrero	Balsas	4	1183
664	Pedro Ascencio Alquisiras	Guerrero	Balsas	4	1524
87	San Felipe Usila	Oaxaca	<i>Zea luxurians</i>	5	80
578	Huetamo	Michoacán	Balsas	5	698
645	Huitzuc de los Figueroa	Guerrero	Balsas	5	1162
657	Mochitlán	Guerrero	Balsas	5	1150
674	Huixtilla	México	Balsas	5	1008
681	Pueblo Nuevo	México	Balsas	5	737
684	Quenchendio	Michoacán	Balsas	5	631

3.5 Relación entre temperatura y germinación de la semilla de teocintle

Para medir el efecto de la temperatura en la germinación; se trabajó con una muestra de 40 accesiones representativas de la variabilidad genética de teocintle en México (Cuadro3). Para propósitos experimentales y descriptivos, es necesario que la semilla se encuentre libre de latencia (Bewley and Black, 1997), por lo que se utilizaron semillas escarificadas. Se trabajó con tres repeticiones de 10 semillas cada una, incubando entre hojas de papel marca Anchor; adicionando agua a punto de saturación del papel para mantener la semilla con la humedad necesaria durante los ensayos de germinación. Las temperaturas y equipo de incubación fueron: para 12 °C una cámara de crecimiento ENCONAIR, para 15, 20, 25, 30, 35 y 40°C se utilizó una estufa germinadora ELISA; la duración de los ensayos fue variable, ya que dependió del tiempo de respuesta de la semilla a las condiciones de temperatura dadas, cada ensayo finalizó al momento en que se presentó el 100% de germinación o cuando no hubo más respuesta fisiológica.

Los datos de porcentaje de germinación y número de días empleados por la semilla para obtener el máximo porcentaje de germinación, obtenidos en los tratamientos de temperatura fueron sometidos a un análisis de varianza utilizando el procedimiento ANOVA del Sistema de Análisis Estadístico (SAS Institute, 2004). En el modelo de análisis de la varianza las temperaturas (12, 15, 20, 25, 30, 35 y 40°C) se consideraron como experimentos independientes; adicionalmente se incluyeron las repeticiones dentro de experimentos, las accesiones y la interacción de temperatura y accesiones.

3.6 Ensayos de eliminación de Latencia

Tres meses después de la colecta de semilla, fueron seleccionadas siete accesiones que presentaron porcentajes de germinación contrastantes entre sí (Cuadro 4), las cuales fueron sometidas a los siguientes pre-tratamientos de rompimiento de latencia: Escarificación física o mecánica, estratificación (preenfriamiento a 10 °C durante 48 h); e inmersión durante 24 h en las siguientes soluciones:

- 1, Ácido giberélico (AG₃ - Bayer) a una concentración de 1000 ppm (Copeland y McDonald 2001)
- 2.-Nitrato de Potasio (KNO₃-Sigma) solución al 2% (ISTA, 1996).
- 3.-Hidróxido de sodio (NaOH-Sigma) solución al 2% (ISTA, 1996, Caseiro *et al.*, 2004).
- 4.-Peróxido de hidrógeno (H₂O₂-Heysel) diluido al 20% y 11% respectivamente (Taba *et al.*, 2004).

Cuadro 4. Promedio de porcentaje de germinación y viabilidad con tetrazolio de las colectas utilizadas para evaluar los de pre-tratamientos de rompimiento de latencia.

Raza	Sitio	No. colecta	Viabilidad (Tz)	% germinación
Balsas	Huitzucó, Guerrero	645	95	0
Balsas	Ixcateopan, Guerrero	667	100	80
Balsas	Huixtla, México	674	95	0
Balsas	Pueblo Nuevo, México	681	90	0
Balsas	Huetamo, Michoacán	684	100	5
Balsas	San Jerónimo, Jalisco	685	100	75
<i>Zea luxurians</i>	San Felipe Usila, Oaxaca	87	100	0

Luego de ser sometidas a los pre-tratamientos se realizó un ensayo de germinación, Para ello se utilizaron 60 semillas distribuidas en tres repeticiones de 20 semillas, colocadas entre toallas de papel germinador humedecido a saturación con agua destilada, a una temperatura de incubación de 25° C. La evaluación se realizó luego de siete días, cuantificando el porcentaje de semillas germinadas.

IV RESULTADOS

4.1 Presencia de latencia en semilla de teocintle.

El promedio del porcentaje de germinación del teocintle en estudio, se incrementó en cada fecha de siembra. En la Figura 7 se observa el valor promedio del primer ensayo (Enero), el cual fue del 15%, presentando un incremento paulatino hasta el penúltimo ensayo (Septiembre) en el que se obtuvo un promedio de 81%; las diferencias entre el porcentaje de germinación inicial y el incremento acumulado indican la presencia de latencia en semilla.

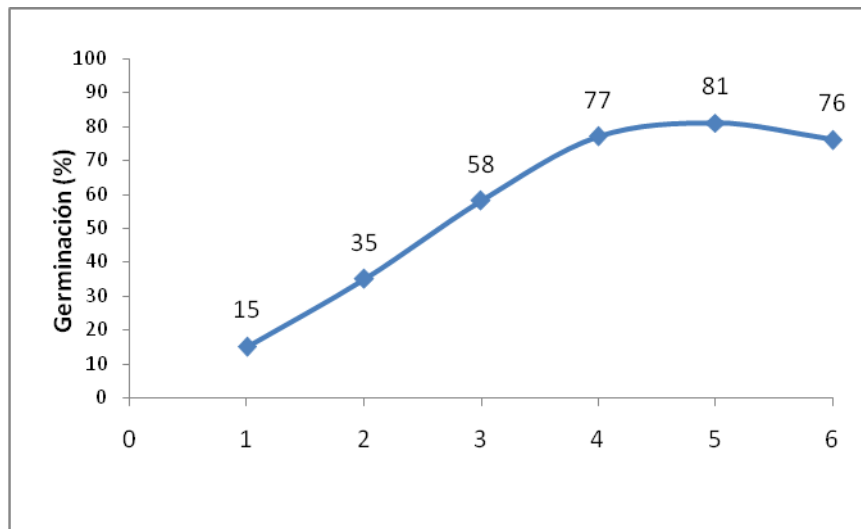


Figura 7. Promedio del porcentaje de germinación de las 304 colectas de teocintle durante las seis fechas de siembra 1(Enero), 2 (Marzo), 3 (Mayo), 4 (Julio), 5 (Septiembre) y 6 (Noviembre).

Viabilidad de la semilla

La determinación de la viabilidad de la semilla obtenida con el ensayo de tetrazolio, (realizados en el primero y último ensayo) fueron el principal criterio para establecer la presencia de latencia en la semilla, aplicado a las accesiones en los que el porcentaje de

germinación fue menor que el de viabilidad. Para todas las colectas en estudio se obtuvieron porcentajes de viabilidad cercanas al 100% (Figura 8). Los porcentajes de germinación se incrementaron y la latencia se fue eliminando, como se mencionó anteriormente a excepción de las colectas de *Zea luxurians*.

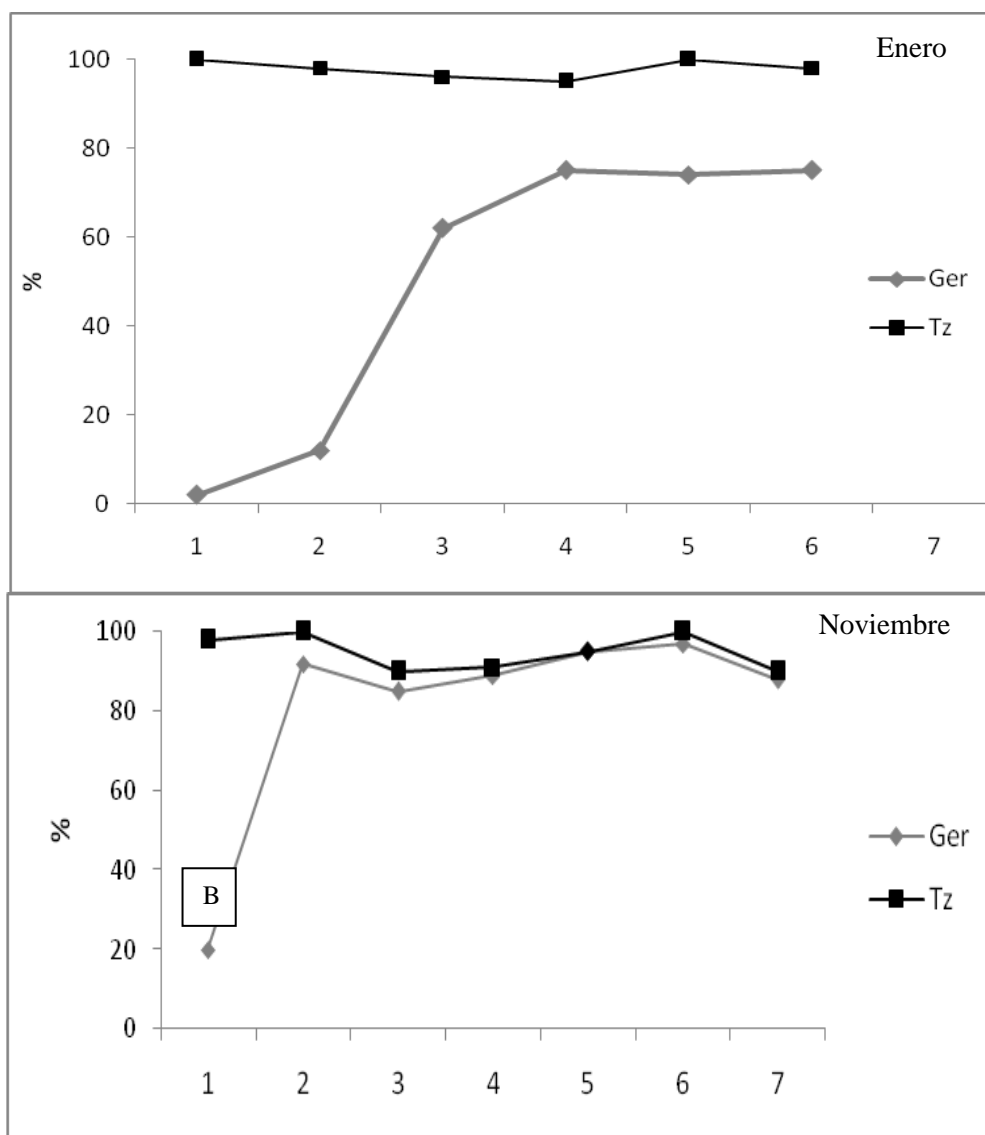


Figura 8. Porcentaje de viabilidad (Tz) de la semilla respecto al porcentaje de germinación (Ger) durante Enero(A) y Noviembre (B) de los grupos taxonómicos 1) *Zea luxurians*, 2) raza Balsas, 3) raza Mesa Central, 4) *Zea perennis* 5), *Zea diploperennis*, 6) Chalco y 7) Nobogame.

4.3 Análisis estadístico

El análisis de varianza mostró variación altamente significativa para todos los factores analizados (Cuadro 5) en los tres modelos planteados. El porcentaje de germinación varió significativamente entre accesiones y entre fechas de los ensayos.

Cuadro 5. ANVA para germinación de teocintle con base en tres modelos estadísticos.

Fuente de Variación	G.L.	C.M.	F c	Pr > F
(A)				
Fecha prueba germinación	5	30455.80	567.31	<.0001
Rep (Fecha)	12	392.10	7.30	<.0001
Raza	7	115895.74	2158.81	<.0001
Fecha x Raza	35	17285.98	321.99	<.0001
Accesiones (Raza)	300	4848.97	90.32	<.0001
Fecha x Accesoión (Raza)	1500	718.22	13.38	<.0001
Error	2658	53.68		
C.V. = 12.7%				
(B)				
Fecha prueba germinación	5	180683.82	3365.63	<.0001
Rep (Fecha)	12	392.10	7.30	<.0001
Región	25	59944.201	1116.59	<.0001
Fecha x Región	125	7217.280	134.44	<.0001
Colectas (Región)	282	2315.736	43.14	<.0001
Fecha x Colecta (Región)	1410	550.041	10.25	<.0001
Error	2658	53.68		
C.V. = 12.7%				
(C)				
Fecha prueba germinación	5	396975.20	7394.53	<.0001
Rep (Fecha)	12	392.10	7.30	<.0001
Altitud	3	313134.07	5832.81	<.0001
Fecha x Altitud	15	26037.76	255.9	<.0001
Colecta (Altitud)	304	4137.61	50.8	<.0001
Fecha x Colecta (Altitud)	1520	828.23	9.5	<.0001
Error	2658	53.68		
C.V. = 12.7%				

En el análisis para el Modelo A (Cuadro 5) se presentaron diferencias altamente significativas entre grupos taxonómicos (especies y razas). Los promedios de grupos que presentaron porcentajes de germinación mayores al 50% durante los seis ensayos de germinación se presentan en la Figura 9.

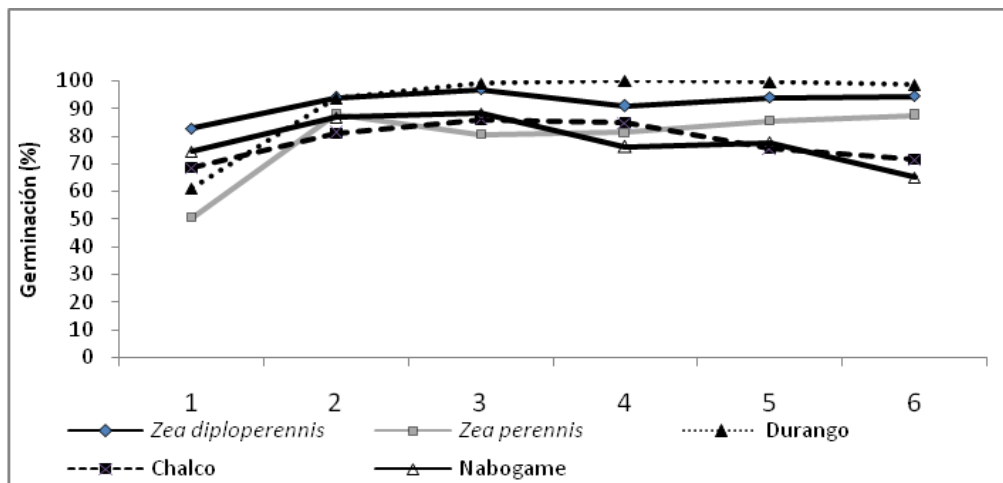


Figura 9. Grupos taxonómicos con valores de germinación mayores al 50% durante las 6 fechas de siembra 1 (Ene), 2 (Mzo), 3 (May), 4 (Jul), 5(Sep), 6 (Nov).

Por el contrario, mayor nivel de latencia presentaron los grupos: Balsas, Mesa Central y *Zea luxurians*, con porcentajes de germinación entre 0 y 10% en el primer ensayo. *Zea luxurians*, no presentó el mismo patrón de incremento en la germinación que el resto de las poblaciones. Figura 10

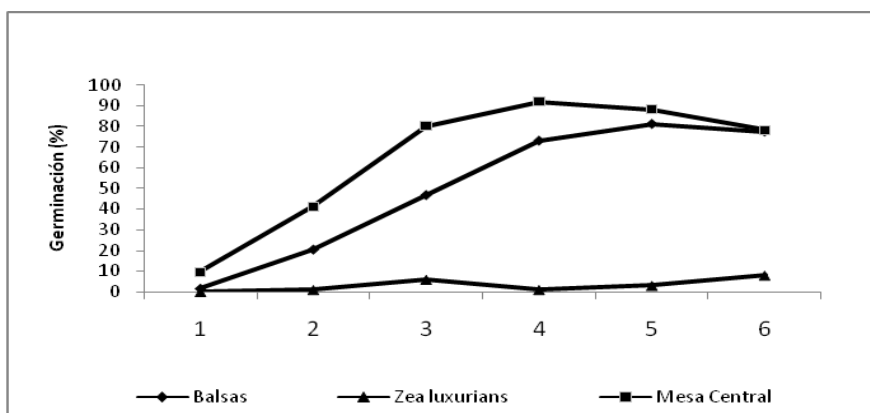


Figura 10. Grupos taxonómicos de teocintle con valores de germinación inicial entre 0 y 10%. durante las 6 fechas de siembra 1 (Ene), 2 (Mzo), 3 (May), 4 (Jul), 5(Sep), 6 (Nov).

El análisis para los modelos B y C (Cuadro 5) indicó diferencias altamente significativas entre accesiones de diferente origen geográfico, y niveles de altitud (Cuadro 6). En general, las accesiones colectadas a menor altitud presentaron valores de germinación cercanos a cero en el primer ensayo de germinación.

Cuadro 6. Promedio de germinación obtenido por grupo taxonómico y región geográfica.

No.REGION	REGION	Ene	Mzo	May	Jul	Sept	Nov	altmin	altmax	altmed
	Balsas	2	20	46	73	81	77	300	1895	1081
1	Sur de Jalisco y Colima	1.7	42.8	76.2	91.3	94.3	94	933	1462	1164
2	Villa Purificación, Jal.	0.0	9.7	52.8	90.0	94.7	98	426	683	610
3	Este de Jalisco y Nayarit	14.3	56.1	80.1	94.3	98.0	96	797	1519	1174
4	Sur de Guerrero	0.1	2.7	16.7	46.9	65.9	63	300	1167	859
5	Teloloapan-Arcelia, Guerrero	1.0	21.6	60.9	88.1	89.6	83	982	1895	1506
6	Huitzucó, Guerrero	0.0	2.1	10.6	40.8	57.9	59	963	1215	1137
7	Tejupilco-Palmar Chico, México	0.2	8.2	30.3	59.4	69.3	52	651	1468	1059
8	Huetamo, Michoacán	0.0	0.2	1.2	18.3	40.2	54	550	698	623
9	Carácuaro, Michoacán	0.0	1.1	13.3	68.6	81.7	78	661	915	774
10	Tzitzio, Michoacán	0.0	4.2	26.7	81.7	94.2	100	1030	1342	1157
11	Malinalco, México y Morelos	1.7	52.5	89.2	92.5	95.0	100	1654	1901	1750
12	San Cristóbal Honduras, Oaxaca	2.5	45.0	95.0	98.8	95.0	100	982	1272	1127
13	Taretan, Michoacán	0.0	16.3	68.8	97.5	98.8	99	1170	1256	1213
24	Olinalá, Guerrero	10.0	65.8	92.5	89.2	88.3	98	1497	1580	1539
	Chalco	69	81	86	85	76	72	2214	2769	2492
14	Valle de Toluca	75.0	85.2	86.3	85.6	79.2	73	2579	2769	2656
15	Chalco-Amecameca, Méx.	55.0	75.4	87.8	82.1	71.4	70	2214	2597	2395
16	Cd. Serdán, Puebla	82.9	86.4	83.6	88.9	80.0	75	2311	2670	2471
	Mesa Central	6	40	80	92	88	79	1510	2186	1794
17	Cuitzeo-Puruandiro	6.1	43.1	83.4	93.1	91.7	92	1840	2186	1943
18	Churintzio-La Barca	6.3	35.0	76.6	90.7	84.7	67	1510	2055	1689
22	Nabogame	74.4	86.7	88.3	76.1	77.8	65	1920	1951	1933
	Durango	61	94	99	100	100	99	1860	1870	1865
25	Nombre de Dios, Dgo.	58.3	92.5	99.2	100.0	100.0	98	1860	1870	1865
26	Durango, Dgo.	64.2	95.0	99.2	100.0	99.2	99	1862	1868	1865
	Z. diploperennis	57	95	98	91	96	95	1392	1870	1541
19	<i>Zea diploperennis</i> , Manantlán	0.0	91.3	95.0	87.5	90.0	94	1854	1870	1862
23	<i>Zea diploperennis</i> , Huajicori	82.8	96.7	99.4	92.2	98.3	96	1392	1401	1398
20	<i>Zea perennis</i> , P. Ancha-La Mesa	50.6	88.1	80.6	81.3	85.6	88	2050	2174	2099
21	San Felipe Usila (<i>Zea luxurians</i>)	0.0	1.0	6.0	1.0	3.0	8	80	82	81

altmin= altitud mínima; altmax = altitud máxima; altmed = altitud media.

4.4 Clasificación del nivel de latencia.

El 93% de las accesiones presentaron latencia con base en los resultados de los seis ensayos de germinación (Cuadro 7). *Zea luxurians* presentó el mayor nivel de latencia en las dos accesiones evaluadas, mientras que la raza Balsas presentó la mayor variabilidad, esta raza es la de mayor distribución en varias áreas de México. *Zea perennis*, *Zea diploperennis* y la raza Nobogame fueron las que mostraron un nivel más bajo de latencia. Respecto a la raza Chalco, los resultados indican una predominancia del nivel de latencia bajo, salvo cuatro accesiones que mostraron latencia profunda. Todas las accesiones de la raza Mesa Central presentaron un nivel de latencia de ligero a moderado. Los resultados de cada colecta se presentan en el Cuadro A2 del Apéndice.

Cuadro 7. Número de accesiones por grupo taxonómico y nivel de latencia.

Taxa	Nivel de latencia *					
	0	1	2	3	4	5
<i>Zea luxurians</i>						2
<i>Z. mays</i> subsp. <i>parviglumis</i> Raza Balsas		56	102	13	19	25
<i>Zea perennis</i>	1	2				
<i>Zea diploperennis</i>	2	3				
<i>Z. mays</i> subsp. <i>mexicana</i> Raza Chalco	17	18			3	1
<i>Z. mays</i> subsp. <i>mexicana</i> Raza Nobogame	1	2				
<i>Z. mays</i> subsp. <i>mexicana</i> Raza Mesa Central	1	26	9	1		
<i>Z. mays</i> subsp. <i>mexicana</i>	1	2				
Total	23	110	111	14	22	18

- Donde nivel 0 = Semilla sin latencia; nivel 1= Latencia ligera o leve; nivel 2= Latencia moderada; nivel 3 = latencia intensa; nivel 4 = latencia profunda y nivel 5 = latencia muy profunda.

Los resultados del análisis de componentes principales (CP) indicaron que el primer componente representa el 57%, el segundo el 26%, y el tercero el 8% de la variación total en los patrones de germinación. En la Figura 11, se observa como el primer CP separa ampliamente las poblaciones con latencia profunda y muy profunda, respecto al resto de la accesiones, el segundo CP separa accesiones sin latencia de poblaciones con bajo nivel de latencia (leve o ligera). Este análisis no separa claramente accesiones clasificadas con latencia entre moderada y fuerte, lo que podría interpretarse como que accesiones clasificadas con un nivel 1 (latencia leve o ligera) bien podrían estar consideradas como accesiones sin latencia.

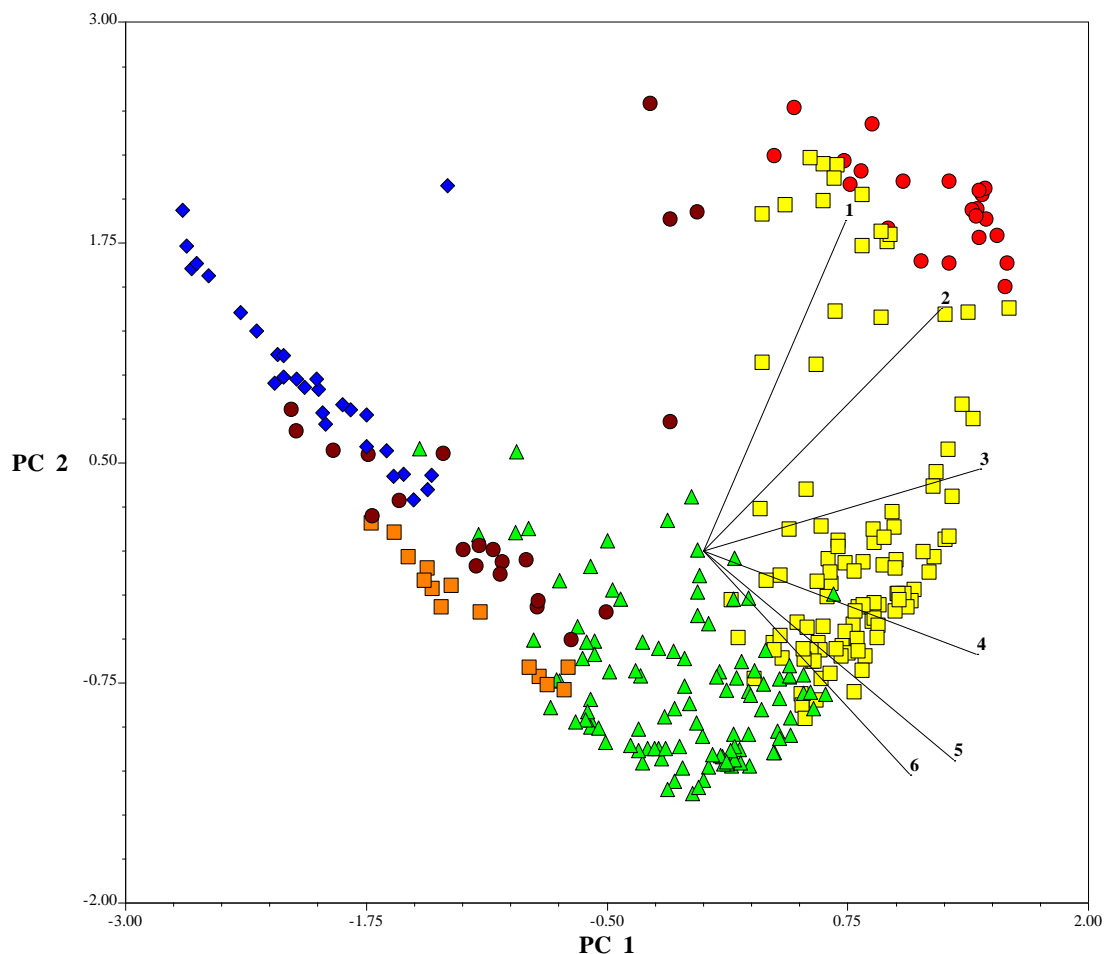


Figura 11. Análisis de componentes principales de los porcentajes de germinación obtenidos en los seis ensayos realizados en semilla de teocintle. Se formaron 6 grupos de acuerdo al nivel de latencia en: Ausencia de latencia (●); Latencia leve (■); Latencia moderada (▲); Latencia intensa (■); Latencia profunda (●); Latencia muy profunda (◆).

4.5 Relación entre latencia en semilla y variables agroclimáticas

Como se mencionó anteriormente, se presentó una relación estadísticamente significativa entre altitud y presencia de latencia. Los resultados muestran que al incrementarse la altitud del sitio de colecta, es menos probable encontrar poblaciones con semillas latentes (Figura 12) esta característica geográfica, es un factor modificador del clima, al relacionarse directamente con la presión atmosférica y la temperatura (García, 1988), de tal forma que los resultados de la Figura 12 podrían estar indicando la presencia de condiciones inductoras de latencia más hacia áreas cálidas.

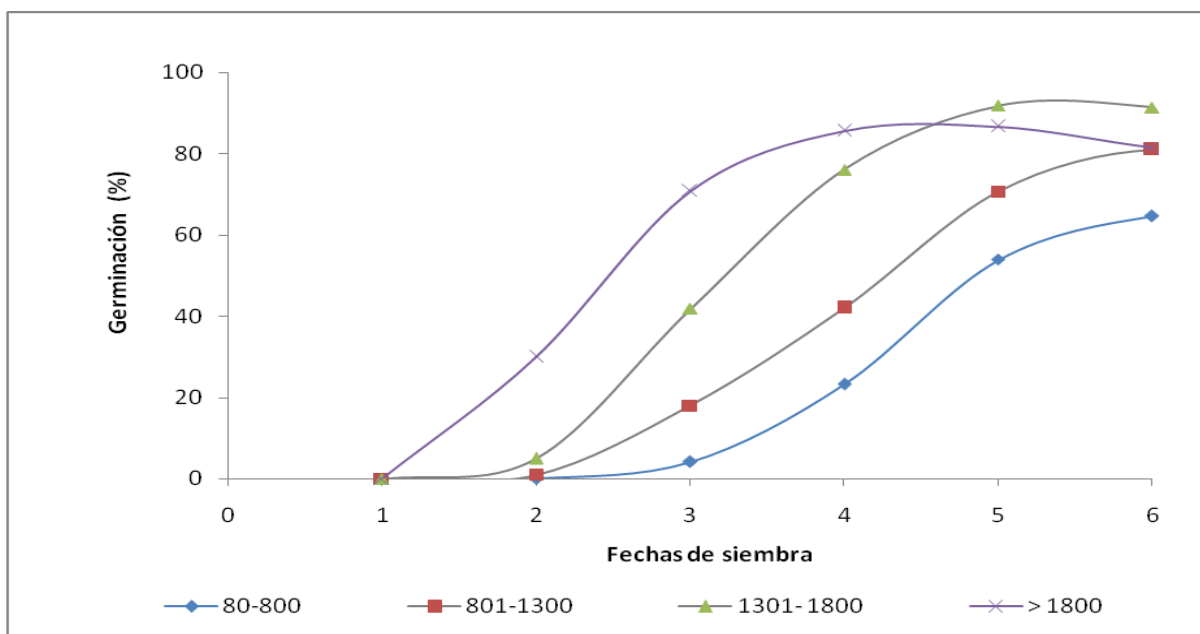


Figura 12. Relación entre germinación y la altitud (msnm) del sitio de colecta.

Es difícil definir un solo patrón de condiciones bajo las cuales se induce el mecanismo de latencia en semilla. Sin embargo, se presentó cierta tendencia entre la intensidad de la latencia y las zonas térmicas de México. Como se observa en las figuras 13 y 14, en las que un mayor nivel de latencia se asocia con ambientes más cálidos, mientras que semilla sin latencia presumiblemente tiene origen en regiones más frías.

Las poblaciones sin latencia se distribuyen en zonas templadas a semi-frías (Figura 13), con un rango de temperatura media anual de 5 y 12 ° C (García, 2004). Semilla con nivel

de latencia muy profunda (5) se localiza principalmente en zonas de condición cálida a muy cálida; con un rango de temperatura de 22 a 26 °C y de 26 a 30 °C, respectivamente.

Latencia débil o ligera (Nivel 1) se localiza principalmente en zonas templadas (Figura 14), con una temperatura media anual entre 12 y 18° C (Medina *et al.*, 1998) Aunque algunas poblaciones de este nivel, se localizan en zonas semi-frías. Sitios de origen de semilla con nivel de latencia moderado (Nivel 2), se ubican en un gradiente de temperatura de templado a semi-cálido con temperatura media anual de 12 hasta 22 °C. Bajo estas condiciones se establece presumiblemente un período de crecimiento relativamente cálido. Nivel de latencia intensa (Nivel 3) se distribuye en un rango de 18 a 26 °C, que corresponde a condiciones tropicales y subtropicales con ciclos de calor superior (Ruiz *et al.*, 2003).

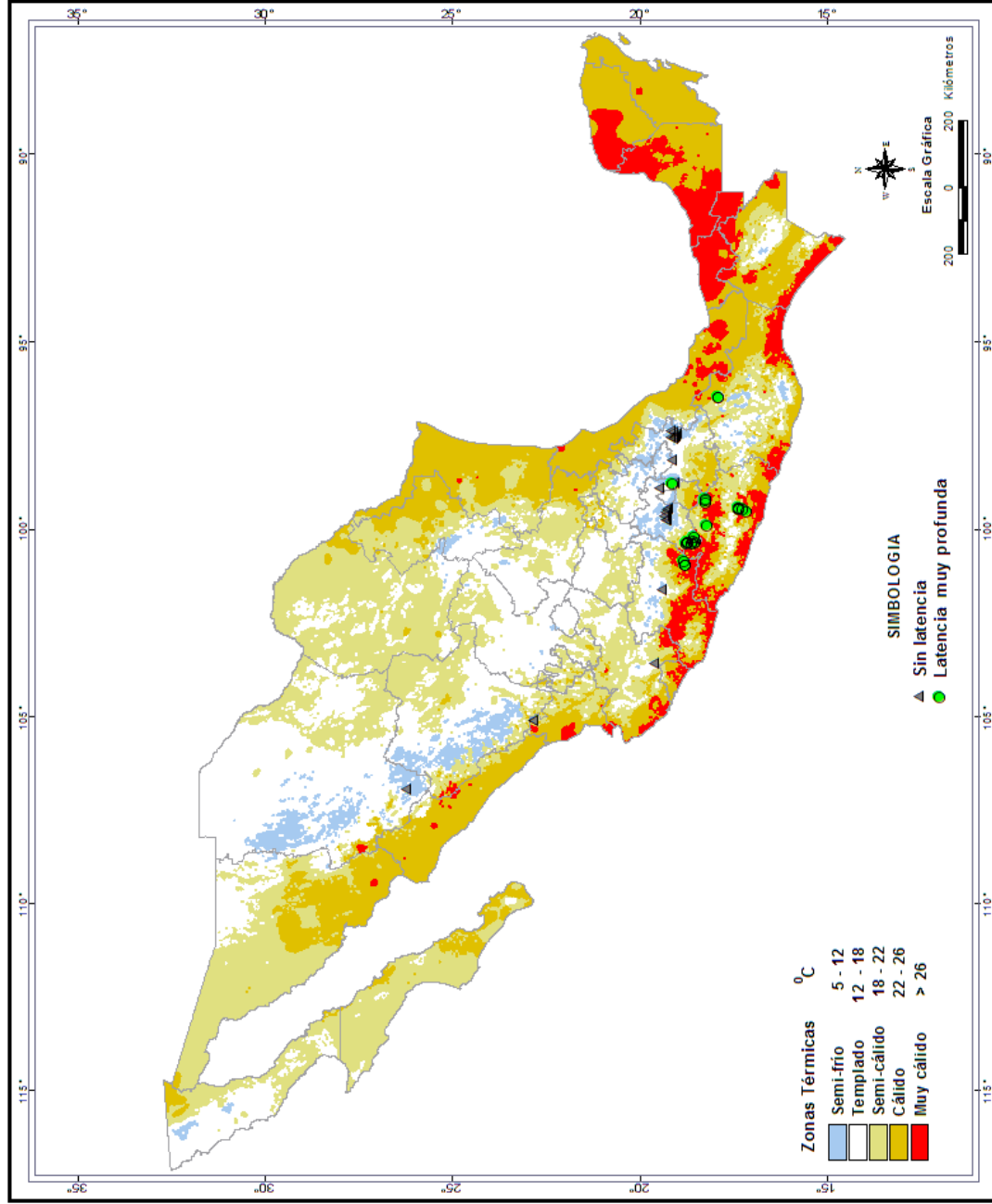


Figura 13. Relación entre el nivel de latencia de semilla de teocintle y las zonas térmicas de México

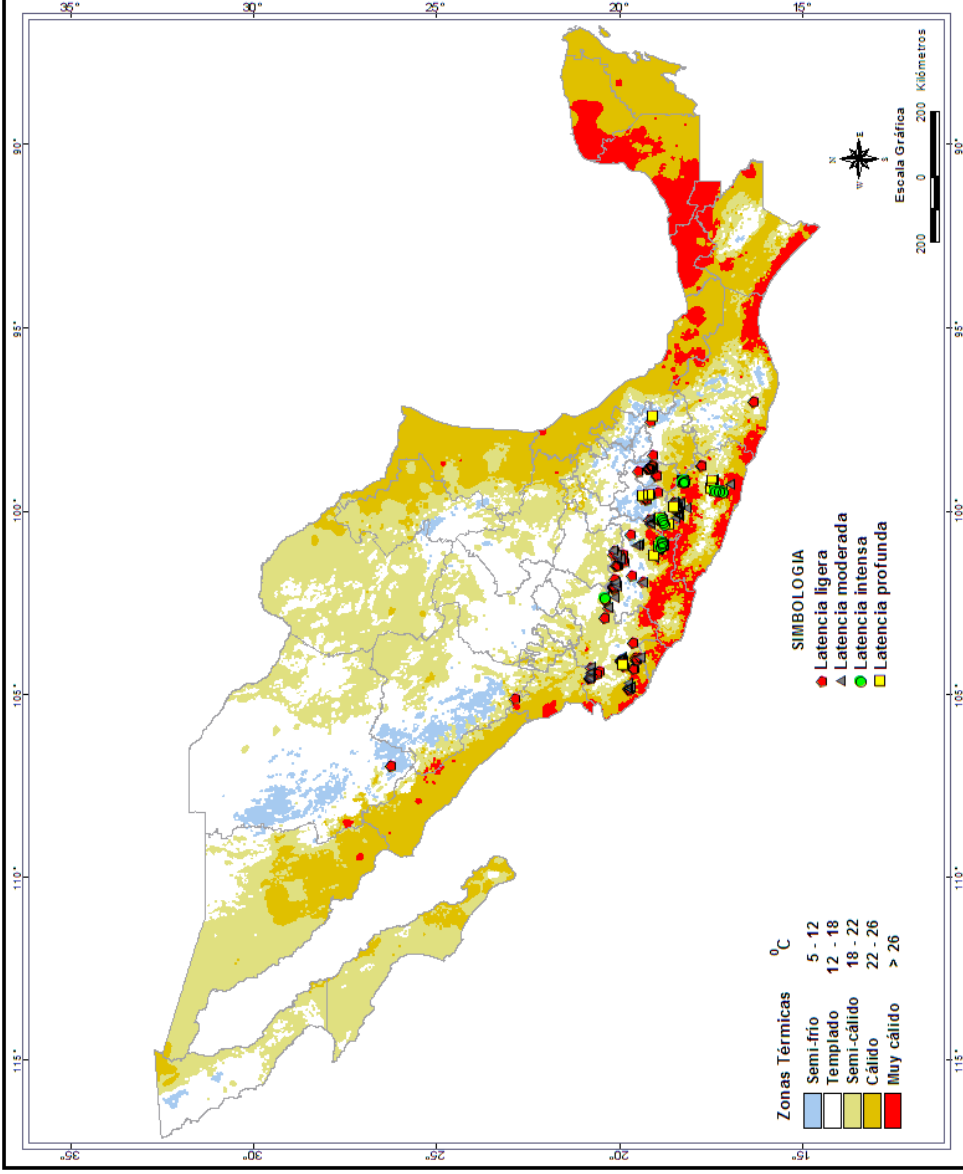


Figura 14. Nivel de latencia de semilla de teocintle, respecto a zonas térmicas de México.

Los valores promedio de temperatura máxima (Tx), y temperatura media (Tm) de sitios de colecta se pueden apreciar en la Figura 15, para cada nivel de latencia. Las gráficas sugieren que la temperatura máxima (A) juega un papel importante en la inducción de latencia. Los sitios donde no hay latencia en la semilla (nivel 0) son relativamente más fríos, presentan Tx menor a 26 °C y Tm menor a 15°C. Por el contrario en localidades de origen de semilla con algún nivel de latencia, la Tx se presenta en un rango de 26 a 33 °C.

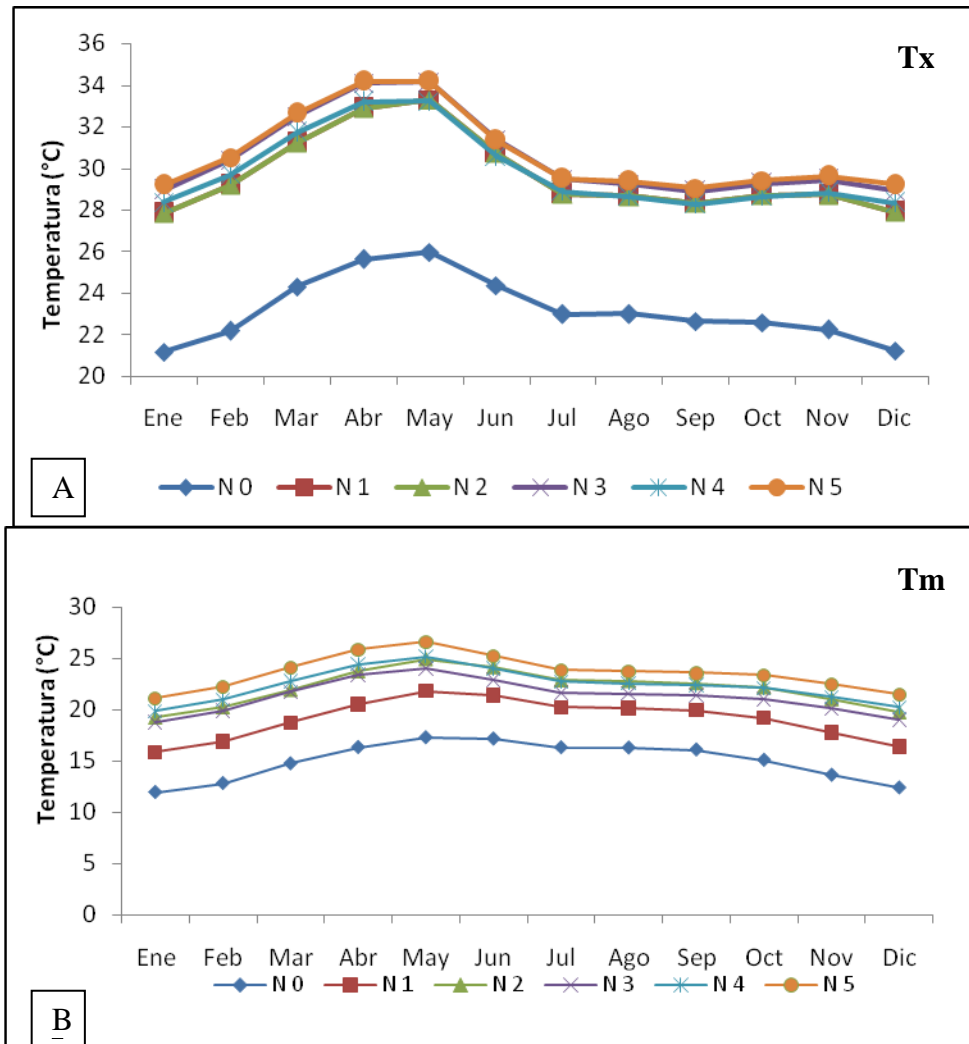


Figura 15. Promedio de temperatura A) máxima (Tx) y B) media (Tm), en los sitios de colecta que presentan diferente nivel de latencia.

En la figura 16 se presentan las condiciones de precipitación (P) e índice de Humedad (IH) promedio durante el año en los sitios que presentan diferente nivel de latencia. Valores de IH menores a 1 se consideran de baja humedad para el desarrollo de plantas (Ruíz, 2010). En términos generales se establecen patrones de lluvia modal de verano con condiciones favorables para el desarrollo vegetal entre Mayo y Octubre-Noviembre, aunque probablemente en sitios con suelos profundos la humedad en el suelo podría prolongarse hasta el mes de Enero.

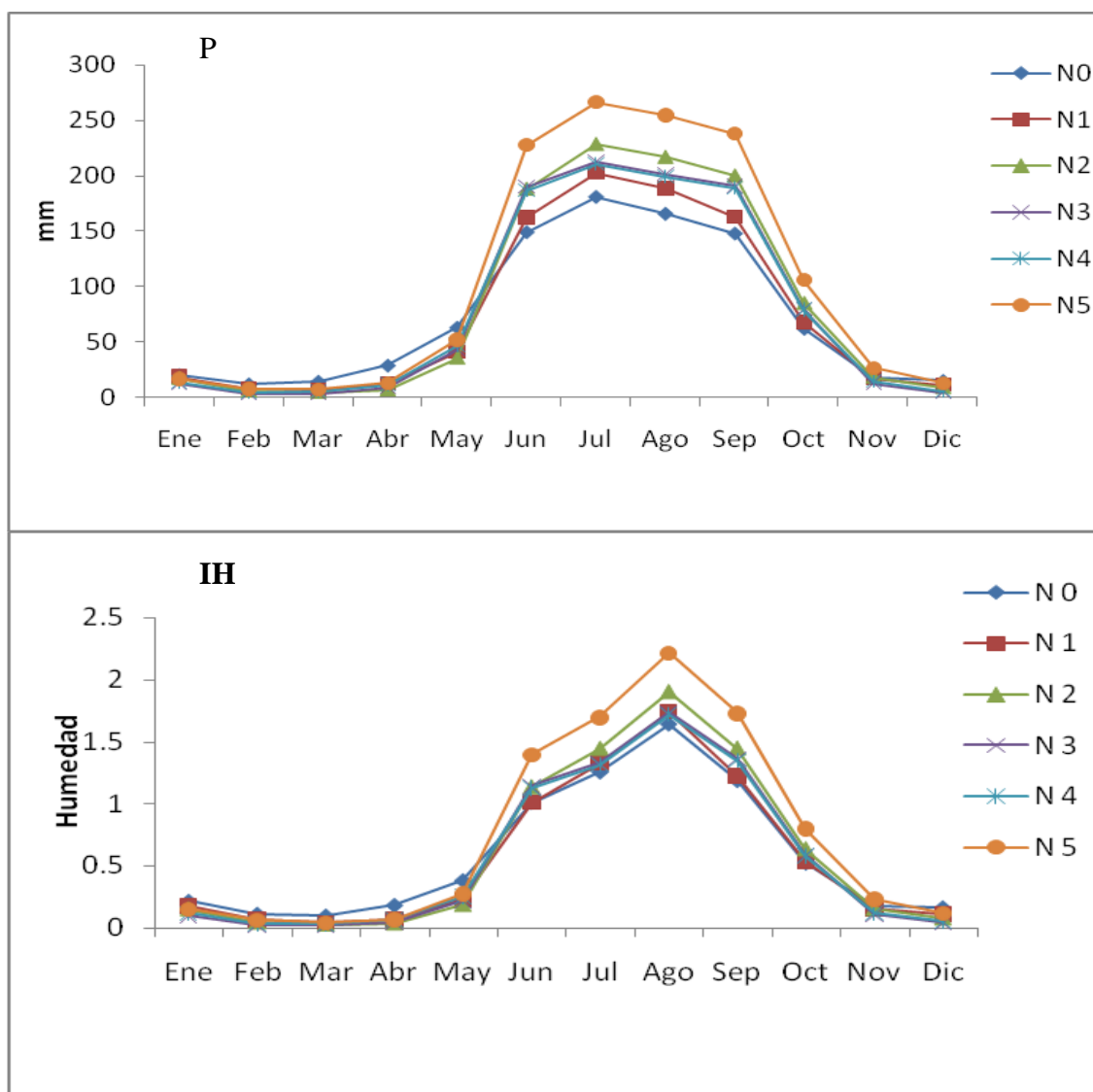


Figura 16. Distribución mensual de valores promedio de precipitación (P) e índice de humedad (IH) en sitios de colecta con diferente nivel de latencia.

Respecto a la humedad disponible, se determinó alta correlación positiva en los meses de Marzo a Mayo y la germinación de Enero, este periodo coincide con los meses previos al establecimiento de plantas de teocintle. Estas condiciones adecuadas para germinación, pueden ser percibidas por la semilla para su establecimiento en campo.

El análisis de datos climáticos permitió identificar las condiciones más extremas de alta humedad bajo las cuales se desarrolla el teocintle. Esto es, la localidad de San Felipe Usila, Oaxaca, donde crece *Z luxurians*. En este sitio la precipitación llega a 3525mm, marcando el límite máximo de lluvia para teocintles de latencia muy profunda (Cuadro 8). En este sitio prácticamente todo el año existen condiciones de humedad propicias para la germinación, de aquí que la presencia de latencia muy profunda no se debe a la falta de humedad.

Cuadro 8. Rangos de Temperatura y precipitación de sitios de colecta que presentan diferente nivel de latencia.

Nivel de latencia	Temperatura media anual (°C)			Precipitación Anual (mm)		
	Máxima	Mínima	Promedio	Máxima	Mínima	Promedio
Sin latencia (0)	20.6-27.4	4.6-12.3	12.6-19.8	1496	612	1054
Leve o ligera (1)	20.7-31.8	4.6-16.7	12.6-24.2	1498	613	1056
Moderada (2)	25.7-33.4	9.4-19.3	17.5-26.3	1492	679	1085
Intensa (3)	28.0-33.6	11.6-19.0	18.8-26.3	1429	809	1119
Profunda(4)	21.5-33.8	7.6-19.0	14.5-26.4	1429	850	1139
Muy profunda (5)	24.0-33.7	7.6-19.6	15.8-26.6	3525	850	2188

De acuerdo a la clasificación del clima de los sitios de colecta, el tipo de clima predominante en los sitios inductores de mayor profundidad de latencia es Trópico húmedo cálido y el clima predominante de accesiones sin latencia es Subtrópico subhúmedo templado, (Cuadro A3) lo cual concuerda con lo encontrado en el nivel de correlación altamente significativo-positivo en todos los meses respecto a la humedad relativa (Cuadro 9).

Respecto a las variables fotoperiodo y humedad relativa y su relación con la germinación de la semilla de teocintle, se obtuvieron coeficientes de correlación positivos y significativos con humedad relativa durante todo el año (Cuadro 9), señalando que a mayor HR corresponden mayores porcentajes de germinación.

En el caso del fotoperiodo también se obtuvieron correlaciones positivas significativas, siendo las más altas en Febrero, Junio, Julio y Agosto y estacionalmente en verano. Aunque ninguna de éstas variables (fotoperiodo y humedad relativa) determinan directamente la germinación si podrían considerarse como variables indicadoras de condiciones favorables para la germinación, por ejemplo, la germinación normalmente se produce en una época en la que la precipitación es abundante, lo que también eleva la HR. Esta época de mayor precipitación y HR también está asociada al verano, cuando el fotoperiodo es más alto.

La caracterización de los sitios de colecta para la variable de número de días con temperatura mayor a 35° C, respecto a los niveles de latencia establecidos, se presenta en la Figura 17, en la cual se muestra que a mayor número de días con 35° C, es mayor la presencia de latencia en semilla. No fue posible precisar con exactitud el periodo durante el cual se presenta ésta temperatura, es posible, sugerir que la inducción de latencia es una respuesta de la planta a esta condición ambiental.

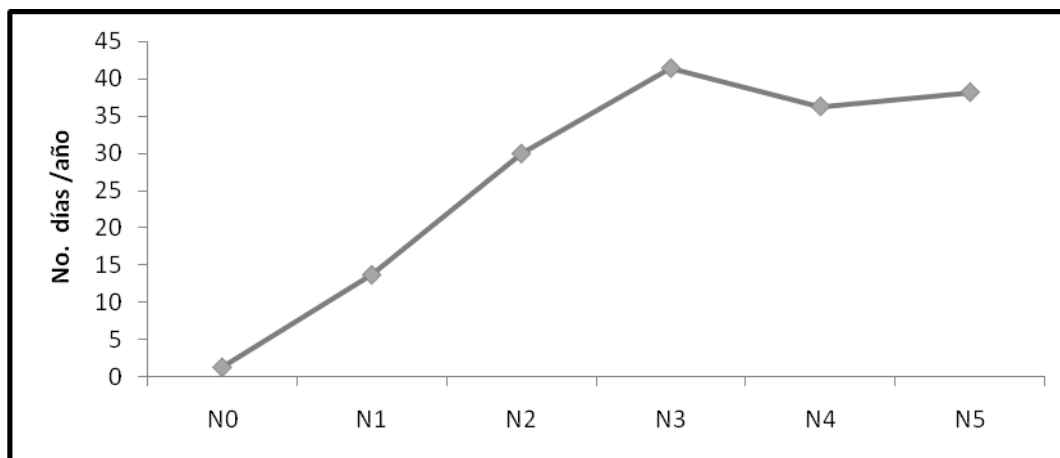


Figura 17. Relación entre el número de días con temperatura > 35 °C y el nivel de latencia en teocintle.

La asociación entre temperatura y presencia de latencia se confirma con los coeficientes de correlación altamente significativos que se obtuvieron entre el porcentaje de germinación inicial (Enero) y las variables: temperatura máxima (Tx), temperatura media (Tm) (Cuadro 9); el número de días con temperatura > a 35 °C presentó un coeficiente de correlación de -0.4654 y con una significancia de 0.001 Estos resultados sugieren que las zonas con temperaturas más cálidas son más inductoras de latencia que las zonas más frías.

Esto se puede evidenciar también al analizar el coeficiente de correlación altamente significativo y negativo entre el número de días con temperatura > 35 °C y el porcentaje de germinación (Enero) que se muestra en el cuadro 8. Esta relación negativa indica que un mayor número de días con temperatura > 35 °C induce a la inhibición de la germinación y por lo tanto acentúa la latencia.

Cuadro 9. Coeficientes de correlación y su significancia entre el valor promedio de las variables agroclimáticas en sitios de origen y el porcentaje de germinación inicial (Enero) de colectas con presencia de latencia.

Variables independientes	Tx		Tm		P		IH		Foto		HR	
	Coefficiente de correlación (r)	Nivel de significancia	Coefficiente de correlación (r)	Nivel de significancia	Coefficiente de correlación (r)	Nivel de significancia	Coefficiente de correlación (r)	Nivel de significancia	Coefficiente de correlación (r)	Nivel de significancia	Coefficiente de correlación (r)	Nivel de significancia
Enero	-0.5991	p=0.001	-0.6492	p=0.001	0.1076	p=.070	0.2393	p=0.001	0.1668	p=.005	0.3012	p=0.001
Febrero	-0.6321	p=0.001	-0.6476	p=0.001	0.3245	p=0.001	0.3995	p=0.001	-0.3453	p=0.001	0.308	p=0.001
Marzo	-0.64	p=0.001	-0.6484	p=0.001	0.4235	p=0.002	0.4956	p=0.001	-0.2289	p=0.001	0.3059	p=0.001
Abril	-0.6296	p=0.001	-0.6492	p=0.001	0.4646	p=0.003	0.5156	p=0.001	-0.0417	p=.483	0.316	p=0.001
Mayo	-0.5967	p=0.001	-0.6528	p=0.001	0.1688	p=.004	0.2456	p=0.001	0.1625	p=.006	0.291	p=0.001
Junio	-0.4989	p=0.001	-0.5926	p=0.001	-0.2896	p=0.001	-0.1741	p=.003	0.3581	p=0.001	0.2942	p=0.001
Julio	-0.4906	p=0.001	-0.5627	p=0.001	-0.2444	p=0.002	-0.1379	p=.020	0.3865	p=0.001	0.3512	p=0.001
Agosto	-0.5095	p=0.001	-0.5708	p=0.001	-0.2453	p=0.003	-0.143	p=.016	0.3528	p=0.001	0.3311	p=0.001
Septiembre	-0.5245	p=0.001	-0.5749	p=0.001	-0.2666	p=0.004	-0.1815	p=.002	0.2668	p=.000	0.3552	p=0.001
Octubre	-0.5461	p=0.001	-0.5966	p=0.001	-0.2123	p=0.005	-0.1411	p=.017	0.084	p=.157	0.2414	p=0.001
Noviembre	-0.5727	p=0.001	-0.6141	p=0.001	-0.0084	p=.888	0.0424	p=.476	-0.1291	p=.029	0.2221	p=0.001
Diciembre	-0.6005	p=0.001	-0.6267	p=0.001	0.1594	p=.007	0.2281	p=.0001	-0.2849	p=0.001	0.3144	p=0.001
Media anual	-0.6162	p=0.001	-0.6565	p=0.001	-0.2156	p=0.001	-0.115	p=.052	-0.2289	p=0.001	0.3075	p=0.001
Invierno	-0.6081	p=0.001	-0.6209	p=0.001	0.3175	p=0.002	0.3049	p=0.000	0.0621	p=.296	0.3061	p=0.001
Primavera	-0.611	p=0.001	-0.6618	p=0.001	-0.0885	p=.136	0.022	p=.711	-0.1146	p=.053	0.3034	p=0.001
Verano	-0.4961	p=0.001	-0.5743	p=0.001	-0.2812	p=0.001	-0.1887	p=.001	0.3685	p=0.001	0.347	p=0.001
Otoño	-0.5627	p=0.001	-0.5924	p=0.001	-0.0096	p=.871	0.064	p=.282	0.1392	p=.019	0.2632	p=0.001

4.6 Características estructurales de la semilla de teocintle y latencia

En la muestra representativa de 40 accesiones, se detectó una capa protectora localizada entre la cariósida y las cubiertas externas, la cual presentó diferente grado de dureza (Figura 18), ésta característica fue establecida como una variable más de caracterización, cuantificando el porcentaje de semilla que presentaba dicha característica



Figura 18. Cubiertas protectoras internas de la semilla de teocintle. A) delgada y frágil, B) Semi-sólida, C) y D) Compacta.

En el Cuadro 10 se presenta el porcentaje de semilla con cubierta compacta y el promedio de las dimensiones de los frutos de la cariósida.

Cuadro 10. Valores de características estructurales de semilla de 40 colectas representativas de la variabilidad del teocintle en México.

Orden	ALT	RAZA	Estado	NCOL	AÑO	% Cubierta compacta	Peso 100 semillas	Longitud fruto (mm)	Ancho fruto (mm)	Longitud de (mm) cariópsi	Ancho cariópsi de (mm)
1	80	<i>Zea luxurians</i>	Oaxaca	87	2007	95	15	16.96	11.73	11.35	8.73
2	1000	Balsas	Jalisco	201	2007	30	5.7	11.40	11.29	7.87	5.93
3	1462	Balsas	Jalisco	232	2007	0	6.6	10.84	7.63	7.72	6.54
4	650	Balsas	Jalisco	241	2007	80	5.2	11.03	7.18	7.73	7.28
5	1940	Mesa Central	Michoacán	426	2002	65	5.9	11.29	6.65	7.03	5.42
6	1880	Mesa Central	Guanajuato	447	2002	45	6.9	10.49	7.24	6.94	4.82
7	1855	Mesa Central	Michoacán	450	2002	25	10.4	11.16	8.49	7.13	5.43
8	1654	Balsas	Morelos	474	2003	65	3.7	9.82	6.50	6.22	5.36
9	1272	Balsas	Oaxaca	483	2003	0	6.1	10.04	7.42	6.50	5.86
10	590	Balsas	Guerrero	487	2003	75	6.8	10.05	6.32	6.27	5.41
11	870	Balsas	Michoacán	517	2003	30	5.4	9.89	6.67	6.65	5.59
12	1870	<i>Zea diploperennis</i>	Jalisco	551	2003	35	7.5	12.67	6.48	7.49	4.90
13	698	Balsas	Guerrero	578	2005	75	4.6	10.01	6.63	7.15	6.85
14	1928	Nobogame	Chihuahua	607	2007	0	4.5	9.71	7.33	6.53	5.50
15	2602	Chalco	México	615	2007	0	11.6	12.92	10.27	8.86	5.78
16	2437	Chalco	Puebla	623	2007	0	11.7	12.42	8.85	6.62	5.95
17	2388	Chalco	Puebla	626	2007	0	11.4	11.32	8.58	8.81	7.13
18	2468	Chalco	México	635	2007	5	12.4	13.77	9.85	8.05	6.55
19	2280	Chalco	México	638	2007	0	10.9	12.98	9.22	8.37	7.28
20	1183	Balsas	Guerrero	643	2007	85	8.3	11.48	8.57	6.90	5.77
21	1162	Balsas	Guerrero	645	2007	95	7.6	9.59	6.62	7.16	5.55
22	1580	Balsas	Guerrero	646	2007	25	5.4	10.18	7.04	7.93	5.31
23	940	Balsas	Guerrero	650	2007	90	4.6	9.97	5.85	7.23	5.06
24	740	Balsas	Guerrero	654	2007	75	5.4	10.85	6.65	7.45	5.70
25	1150	Balsas	Guerrero	657	2007	85	3.8	7.70	5.57	5.65	4.31
26	1746	Balsas	Guerrero	661	2007	25	5	10.26	7.67	6.59	4.94
27	1524	Balsas	Guerrero	664	2007	85	5.5	10.42	7.67	6.43	5.67
28	1891	Balsas	Guerrero	666	2007	5	7	11.06	7.62	6.75	5.44
29	1730	Balsas	Guerrero	667	2007	85	7.8	15.77	10.24	8.71	7.41
30	1098	Balsas	Guerrero	669	2007	65	6.3	10.58	6.83	6.81	5.73
31	1008	Balsas	México	674	2007	85	5.3	9.45	6.13	6.28	4.54
32	1357	Balsas	México	679	2007	65	5.3	9.91	6.52	6.79	5.20
33	737	Balsas	México	681	2007	80	4.3	12.11	8.17	8.20	7.04
34	631	Balsas	Michoacán	684	2007	95	4.3	10.76	7.47	6.41	5.04
35	1583	Mesa Central	Jalisco	685	2007	80	5.9	10.76	7.81	7.70	5.47
36	1400	<i>Zea diploperennis?</i>	Nayarit	692	2008	0	9.3	12.59	8.88	8.73	6.73
37	2140	<i>Zea perennis</i>	Jalisco	694	2008	0	8	12.71	7.52	6.74	5.43
38	1153	Balsas	Jalisco	702	2008	35	6.5	10.24	10.65	7.35	5.36
39	1870	Mesa Central	Durango	705	2009	5	3.3	8.81	4.82	5.49	4.04
40	1868	Mesa Central	Durango	710	2009	0	6.7	10.58	7.54	6.83	6.15

ALT = Altitud NCOL= Número de colecta

Se determinó una correlación altamente significativa y negativa (Cuadro 11) entre el porcentaje de germinación y la presencia de la cubierta compacta ubicada entre las capas protectoras endurecidas (endocarpio) y la cariósida, lo que sugiere que a mayor presencia de ésta capa protectora, hay un mayor nivel de latencia. Por el contrario, no se presentó correlación significativa entre la germinación y las características dimensionales de la semilla, así como para el grosor de las capas externas de la semilla.

Lo cual indica que no es el grosor de las paredes del pericarpio la principal causa de latencia en semilla de teocintle

Cuadro 11. Coeficientes de correlación entre las características dimensionales de la semilla y porcentaje de germinación (Enero).

Variable independiente	Coefficiente de correlación (r)	Nivel de significancia de la correlación
Longitud de fruto	-0.1107	p=0.365
Espesor (ancho) de fruto	0.20947	p=0.059
Grosor capa 1	0.2645	p=0.569
Grosor capa 2	0.3773	p=0.764
Presencia de capa compacta	-0.7457	p=0.0001

4.6.1. Análisis de conglomerados de características dimensionales de semilla

En el análisis de conglomerados con base en características dimensionales y presencia de capa compacta (Cuadro 10) se presenta en el dendograma de la Figura 19, en el cual se observa la formación de tres grupos principales y cinco sub-grupos. Al inicio, los grupos representan, las colectas con semilla de tamaño y nivel de altitud similar; en los subgrupos gradualmente, se van formando el sub-grupo uno que incluye *Zea luxurians*, que presentó semilla de mayor tamaño y peso respecto al resto de las colectas, así como el menor gradiente de altitud (80) El segundo sub-grupo incluye cuatro colectas de la raza Chalco proveniente de los sitios de mayor nivel de altitud (1602-2208) de las colectas analizadas, incorpora además

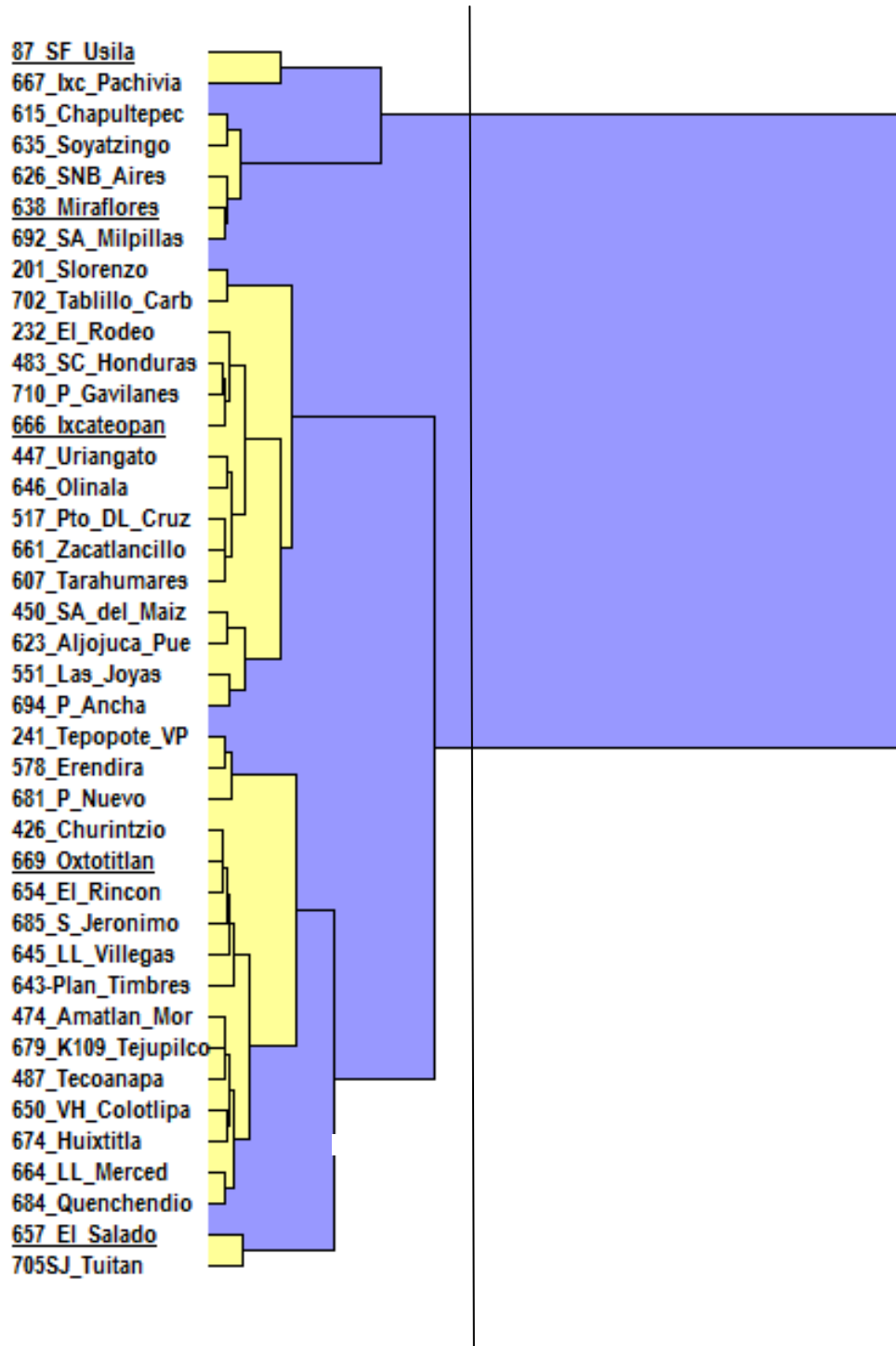
una colecta de la raza Balsas de Guerrero, de menor altitud (1730 m) pero de tamaño de semilla y dimensiones similares a las de Chalco de este grupo.

Un tercer grupo lo conforman *Zea diploperennis* colectado en Nayarit, *Zea mays* subsp. *mexicana* (colectadas en Durango) y cinco colectas de la raza Balsas provenientes de Jalisco, Oaxaca y Guerrero, éstas colectas se asemejan en las dimensiones de semilla, en cuanto a la presencia de capa compacta (0-35 %); el rango de nivel de altitud, es menor respecto al segundo grupo (1000 a 1891).

El grupo cuarto incluye semilla de las especies *Zea perennis* y *Zea diploperennis*, ambas colectadas en Jalisco, Chalco, y Nobogame, así como algunas accesiones de la raza Balsas, las muestras de este grupo presentaron valores de presencia de capa compacta que van de 75 a 95%, además de menor peso y dimensiones de semilla respecto a los anteriores grupos.

En el grupo cinco se disocian del resto 2 colectas una de la raza Balsas de El Salado, en Guerrero y una de San José Tuitán, Durango que presentaron el menor peso de semilla (3 y 3.8 g.) así como la semillas de dimensiones más pequeñas (Cuadro 10)

Figura 19. Dendograma de 40 colectas de teocintle, basado en dimensiones de fruto, cariósipide y presencia de capa compacta.



4.6.2 Relación entre la capa protectora compacta y características del sitio de colecta

Respecto a los factores ambientales estimados, se presentó una correlación altamente significativa y positiva con la temperatura máxima y media (Cuadro12), por lo que se estima que a mayor temperatura, mayor porcentaje de semilla con capa compacta, confirmando que las zonas más cálidas pueden ser más inductoras de latencia. Se encontró una mayor correlación para el factor precipitación, la cual fue altamente significativa y positiva durante el verano, por lo que puede considerarse que la semilla tiende a protegerse de condiciones de mayor precipitación y temperatura. De igual forma a mayor IH, aumenta el porcentaje de presencia de la capa compacta.

También se presentó una correlación altamente significativa y positiva con el número de días con temperatura $>35^{\circ}\text{C}$; (0.626 $p = .0001$) y altamente significativa y negativa con la altitud, es decir a mayor altitud (-0.5587 $p = .0001$) por lo que presumiblemente a menor temperatura, menor presencia de ésta capa.

Cuadro 12. Coeficientes de correlación y su significancia entre la presencia de la doble capa compacta y los factores ambientales presentados en los sitios de colecta de las 40 accesiones representativas de teocintle en México.

Variables independientes	Tx		Tm		Pre		IH	
	Coefficiente correlación (r)	Nivel de significancia	Coefficiente correlación (r)	Nivel de significancia	Coefficiente correlación (r)	Nivel de significancia	Coefficiente correlación (r)	Nivel de significancia
Media anual	0.5087	p=.001	0.5506	P=.000	0.3428	p=.033	0.3006	p=.033
Invierno	0.5131	p=.001	0.5534	P=.000	0.1096	p=.507	0.0391	p=.813
Primavera	0.514	p=.001	0.5718	P=.000	0.3092	p=.055	0.2269	p=.165
Verano	0.4704	p=.003	0.4979	P=.001	0.3522	p=.028	0.2986	p=.065
Otoño	0.485	p=.002	0.521	P=.001	0.3093	p=.055	0.2641	p=.104

4.7 Efecto de temperatura en la germinación de semilla de teocintle

Se estimó el efecto de temperatura en la germinación de semilla de las 40 accesiones representativas de la variabilidad genética de teocintle en México. Con base en el análisis estadístico de porcentaje de germinación y número de días empleados para alcanzar el 50% de germinación. Los resultados obtenidos en el análisis de varianza se presentan en el Cuadro13, los cuales indican que el factor temperatura tiene un rol importante sobre la reactivación del metabolismo de la semilla ya que el tiempo en alcanzar el 50% de germinación, presentó una variación altamente significativa entre los tratamientos de temperatura. La velocidad de respuesta de la semilla varió entre semilla de diferente origen y fue altamente significativo.

Cuadro13. ANVA de los ensayos de efecto de temperatura en germinación de semilla de teocintle

Fuente de Variación	G.L.	C.M.	F c	Pr > F
Días para 50% de germinación				
Temperatura	6	4292.72	4934.0	<.0001
Rep (Temp)	14	1.24	1.4	0.1366
Colectas	39	216.03	248.3	<.0001
Colecta x Temperatura	234	71.36	82.0	<.0001
Error	546	42.43		
C.V. = 16.63%				
Germinación				
Temperatura	6	78970.82	1861.3	<.0001
Rep (Temp)	14	76.84	1.8	0.034
Colectas	39	607.06	14.3	<.0001
Colecta x Temperatura	234	283.23	6.7	<.0001
Error				
C.V. = 9.48%				

El efecto de la temperatura sobre la germinación, presentó diferencias altamente significativas (Cuadro 13), tanto para tratamientos de (temp) como entre colectas. Estos resultados sugieren que el sitio de origen de la semilla influyó en la respuesta a la temperatura. Sin embargo, al observar los porcentajes de germinación en el cuadro 14 donde se muestran los valores obtenidos para los diferentes grupos taxonómicos. Se establece que en 9 de las 40 colectas evaluadas, prácticamente la temperatura no modificó los valores de

germinación, ya que se mantuvieron sobre del 90% en todos los tratamientos; de igual manera, la velocidad de respuesta fue mayor, ya que germinaron en un menor tiempo.

Las unidades taxonómicas de menor variabilidad en su respuesta a la temperatura fueron: *Zea perennis*, *Zea diploperennis*, *Zea mays* subsp. *mexicana* (colectada en Durango), una colecta de Mesa Central (de Michoacán) y tres colectas de la raza Balsas, dos de Jalisco y una de Michoacán. Esta raza presentó la mayor variabilidad, ya que dos colectas de ésta presentaron los menores porcentajes de germinación a 12°C

La interacción altamente significativa entre la temperatura y la germinación (Cuadro12) indica que a pesar de haber una respuesta lineal a mayor temperatura mayor germinación, esta tendencia no se cumple a 40° C ya que estas condiciones deterioraron tanto a la semilla como a las plantúlas que lograron germinar ya que no sobrevivieron. (Cuadro 14); adicionalmente refleja la respuesta diferencial de algunas accesiones a la temperatura. En este caso se pueden mencionar las accesiones 694,551 y 692 que no mostraron variación en sus valores de germinación y días al 50 % de germinación en contraste a las accesiones 474, 681 y 578 que mostraron gran variación.

Cuadro 14. Valores de porcentaje de germinación de semilla de teocintle para los tratamientos de temperatura.

Ncol	ESTADO	RAZA	12° C		15° C		20° C		25° C		30° C		35° C		40° C	
			Ger	Días	Ger	Días	Ger	Días	Ger	Días	Ger	Días	Ger	Días	Ger	Días
694	Jalisco	<i>Zea perennis</i> *	100	6	100	4	100	4	97	2	100	1	100	0.8	17	1
551	Jalisco	<i>Z. diploperennis</i> *	100	6	100	4	100	2	100	1	90	0.8	100	0.9	0	-
692	Nayarit	<i>Z. diploperennis</i> *	90	6	90	5	97	5	100	2	100	0.8	100	0.7	33	2
705	Durango	<i>mexicana</i> * subsp.	90	4	90	2	100	2	100	1	100	0.8	100	1.3	13	2
710	Durango	<i>mexicana</i> *	100	5	100	2	100	3	100	1	100	0.8	100	0.6	23	-
426	Michoacán	Mesa Central	100	7	97	5	93	4	100	3	100	0.9	100	0.6	0	-
447	Guanajuato	Mesa Central	63	10	77	4	90	3	97	2	100	1	100	0.7	57	6
450	Michoacán	Mesa Central	53	22	60	10	80	8	100	3	100	0.8	100	1.2	20	1
685	Jalisco	Mesa Central	60	28	70	10	90	5	100	2	100	0.7	100	0.9	10	3
607	Chihuahua	Nobogame	80	13	80	10	87	9	100	4	97	0.9	97	0.8	0	-
615	México	Chalco	76	16	87	9	90	6	97	4	100	1.5	97	0.8	0	-
635	México	Chalco	67	24	87	12	100	10	97	4	100	1.2	100	1.2	0	-
623	Puebla	Chalco	77	23	80	13	80	6	100	6	100	1.3	100	0.6	0	-
626	Puebla	Chalco	77	19	87	14	90	7	93	5	100	1.3	100	0.5	0	-
638	México	Chalco	57	20	73	9	83	6	97	5	100	0.7	97	1.3	0	-
666	Guerrero	Balsas	83	9	83	5	100	5	90	4	97	0.9	100	1	30	-
661	Guerrero	Balsas	73	15	80	7	87	6	100	4	100	1	100	0.6	0	-
474	Morelos	Balsas**	23	50	50	20	80	15	90	3	100	1.6	100	1	0	-
646	Guerrero	Balsas	77	12	73	7	90	5	97	4	100	1	100	0.7	0	-
664	Guerrero	Balsas	70	24	80	10	93	8	100	5	100	0.8	100	0.6	23	-
232	Jalisco	Balsas	87	16	90	10	100	5	97	3	100	0.9	100	0.7	0	-
679	México	Balsas	93	8	90	5	93	2	100	3	97	0.7	100	0.9	0	-
483	Oaxaca	Balsas	70	7	67	3	80	2	100	1	100	0.8	100	1.2	0	-
643	Guerrero	Balsas	70	16	67	7	80	5	100	5	100	0.8	100	0.8	17	6
645	Guerrero	Balsas	63	16	77	8	90	7	90	5	100	0.9	100	0.7	27	6
702	Jalisco	Balsas *	90	7	90	6	100	3	100	2	100	1	100	0.7	30	6
241	Jalisco	Balsas *	90	9	90	6	97	3	90	3	100	0.8	97	1.1	0	-
667	Guerrero	Balsas*	93	12	97	9	100	7	100	4	97	0.9	100	0.8	43	-
657	Guerrero	Balsas	67	12	70	7	93	5	87	3	93	0.8	100	0.5	37	4
669	Guerrero	Balsas	80	12	87	7	90	8	100	6	100	0.9	100	0.6	27	-
674	México	Balsas	57	37	70	15	90	5	93	3	100	0.7	100	0.6	17	3
201	Jalisco	Balsas	70	11	83	5	90	3	100	2	100	0.8	100	0.6	0	-
650	Guerrero	Balsas	73	13	80	6	97	5	100	4	97	0.8	100	0.6	10	4
517	Michoacán	Balsas	60	14	77	8	100	3	90	4	97	0.8	70	0.5	27	5
654	Guerrero	Balsas	73	14	80	8	90	4	90	3	100	0.9	100	0.6	0	7
681	México	Balsas **	13	50	67	18	83	12	100	6	100	0.8	100	0.7	23	6
578	Michoacán	Balsas **	20	50	67	25	90	15	100	4	100	1.9	100	0.6	27	4
684	Michoacán	Balsas	57	35	60	13	73	6	97	4	100	0.7	100	0.7	27	4
487	Guerrero	Balsas	73	6	80	5	90	3	87	2	100	1.1	100	0.7	10	2
87	Oaxaca	<i>Zea luxurians</i>	63	44	67	25	83	12	100	4	100	1	100	1	23	5

Colectas con menor variabilidad *; colectas con mayor variabilidad**

El diagrama de cajas (Figura 20) presenta una visión resumida que compara el comportamiento de la semilla en las diferentes condiciones de temperatura, en la cual se puede observar que las temperaturas extremas, es decir de 12, 15 y 20°C ; así como 40 °C, presentaron una mayor dispersión respecto a la media obtenida en cada tratamiento. Los tratamientos de 20, 30 y 35° C fueron los que presentan datos más cercanos respecto a la media y desviación estándar, lo que indica que la respuesta fue similar en todas las colectas, obteniendo además mayores porcentajes de germinación. Estos resultados sugieren que la temperatura cardinal óptima de germinación de teocintle es de 30° C. Mientras que los porcentajes se redujeron considerablemente cuando la semilla fue expuesta a 40° C, la cual puede considerarse como letal para ésta semilla, ya que aceleró el proceso de deterioro

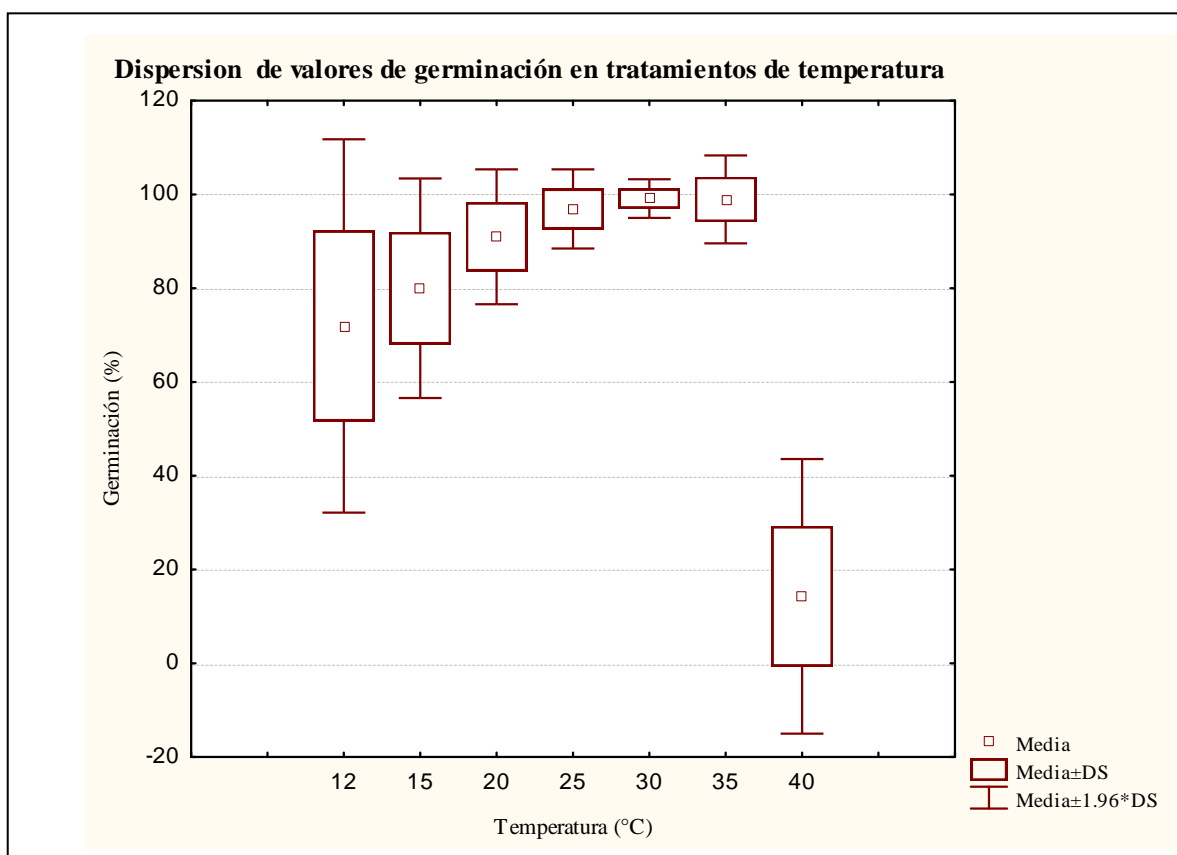


Figura 20. Gráfica de cajas que muestra la dispersión de valores de germinación obtenidos en el ensayo para evaluar el efecto de la temperatura.

Respecto a la clasificación previa del nivel de latencia, en la Figura 21, se puede ver que la semilla sin latencia y con nivel 1 mostró valores más constantes de germinación, lo que pudiera interpretarse como una mayor plasticidad adaptativa respecto a la temperatura.

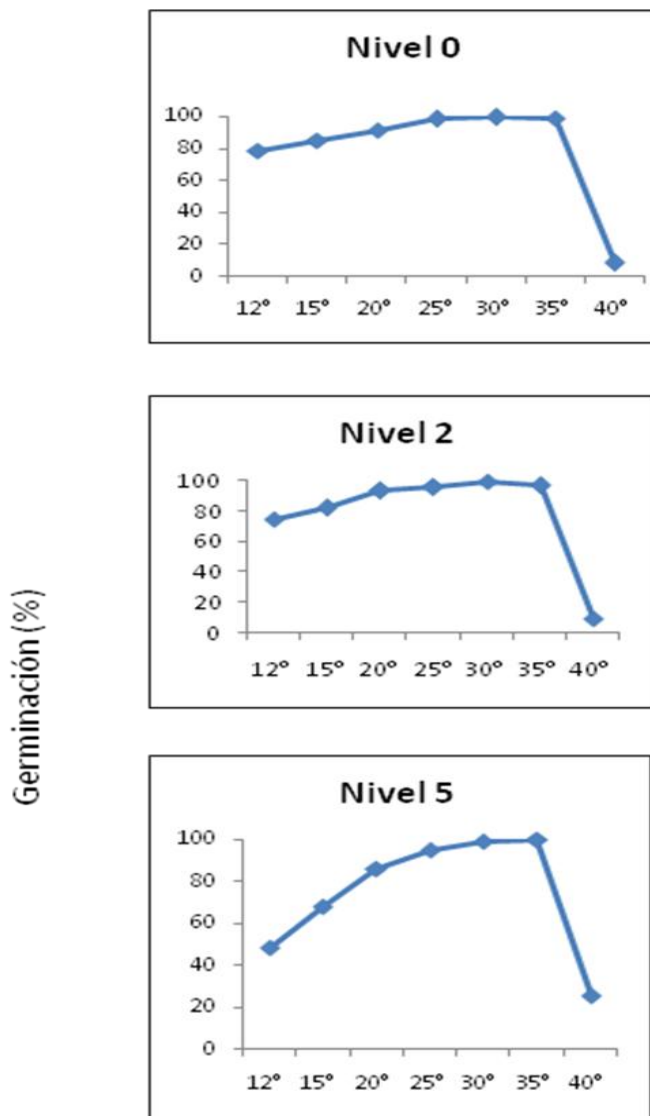


Figura 21. Respuesta de semilla de teocintle a tratamientos de temperatura respecto a su nivel de latencia.

Accesiones con mayor nivel de latencia, resultaron más sensibles a temperaturas menores a 25 °C; La disminución del porcentaje de germinación ocurre con temperaturas por arriba de 35 °C.

4.8 Ensayos de eliminación de latencia en semilla de teocintle

Los valores del análisis de varianza de pre-tratamientos para la eliminación de latencia, se presentan en el Cuadro15. El análisis combinado indica interacción entre tratamientos y colecciones por lo que las comparaciones se llevaron a cabo dentro de cda ensayo. Los resultados indican que en el tratamiento de escarificación física con diferencia significativa y un coeficiente de variación de 3.2 %, fue el más importante ya que la variación entre colectas fue menor respecto al resto de tratamientos.

Cuadro15. Análisis de varianza para los tratamientos de eliminación de latencia en siete colectas de semilla de teocintle.

F.V.	G.L.	Suma de cuadrados	Suma de cuadrados tratamientos							
			G.L.	Esc.	AG ₃ 1%	KNO ₃ 2%	NaOH 2%	H ₂ O ₂ 20 %	H ₂ O ₂ 11 %	Pre enfriamiento
Trat.	7	91102.3**								
Colecta	6	130959.2**	6	295.2*	23707.1**	20116.6**	24497.6**	15445.2**	22247.6**	17114.2**
Trat x Col	42	20245.5**								
Error	112	2733.3	14	150	216.6	283.3	233.3	583.3	566.6	366.6
C.V.%		14		3.2	12.3	17.9	14.7	28.2	17..8	26.8
DMS		4.28		9.12	10.9	12.54	11.32	17.9	17.7	14.26

Respecto a los valores obtenidos con los tratamientos de Peróxido de Hidrógeno (H₂O₂) al 11% (Cuadro16) y el Hidróxido de Sodio (NaOH) pueden ser de utilidad, ya que no dañaron a la semilla, lo cual se reflejó en los porcentajes de germinación, sin embargo aunque la escarificación física supera considerablemente al resto de tratamientos evaluados.

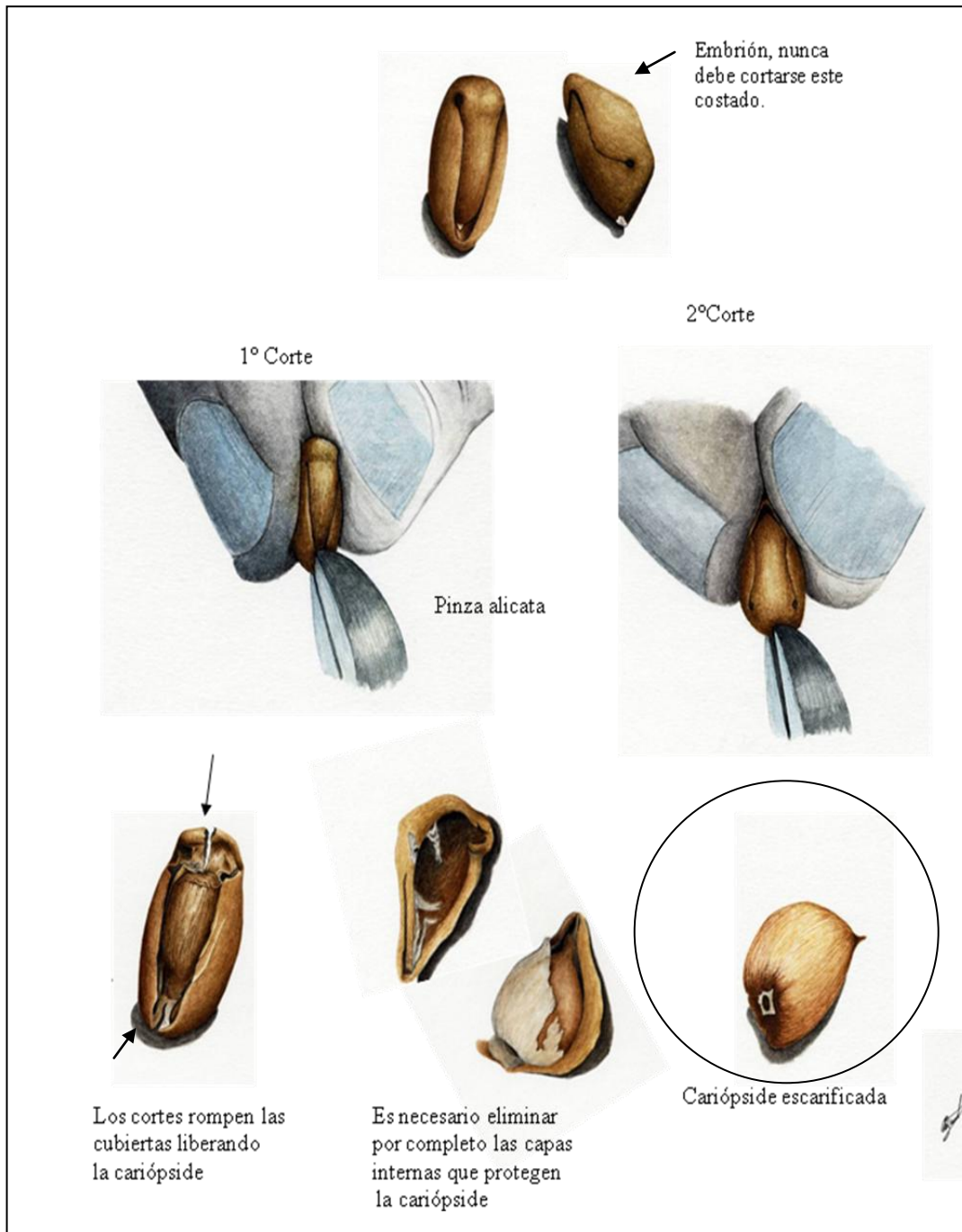
Cuadro16. Promedio de germinación obtenido en los ensayos de eliminación de latencia y grupo estadístico en DMS *

Núm. colecta	Pre- Escarificación	Pre- enfriamiento	H ₂ O ₂ 11%	H ₂ O ₂ 20 %	AG ₃	KNO ₃	NaOH
645	92 A	2	31	10	21	15	85A
667	100 A	65A	85A	70A	85A	75A	76A
674	95 A	0	31	20	15	8	16
681	88	2	10	1	5	0	10
684	94 A	2	8	0	11	5	5
685	98 A	63A	86A	58A	83A	71A	0
87	100 A	0	0	0	1	0	0

*Porcentajes con la misma letra no son estadísticamente diferentes.

Durante el desarrollo de este trabajo, se logro establecer un método eficaz de escarificación de semilla de teocintle. En la Figura 22 se esquematiza el procedimiento utilizado.

Figura 22. Realización de cortes para la escarificación de semilla de teocintle.



V DISCUSIÓN

5.1 Presencia de latencia en semilla de teocintle.

La presencia de latencia en semilla de especies silvestres del género *Zea* que crecen en México (teocintles) es casi general, ya que el 93% de las poblaciones en estudio presentó esta característica en algún grado. Lo cual amplía considerablemente lo reportado por Wilkes (1977) y Mondrus (1981), quienes indicaron que la semilla recién cosechada de Balsas y *Z. perennis* presenta latencia. Esta característica puede constituir una ventaja de sobrevivencia a la semilla, principalmente al momento de su dispersión ya que se compite tanto por espacio como en tiempo, asegurando el establecimiento de la siguiente generación (Willan, 1991). Bajo ésta condición latente el contenido de agua en los tejidos es reducido y el metabolismo es limitado, protegiendo así al protoplasma de las células (Turner *et al.*, 2005). Respecto al tiempo que las semillas permanecen latentes desde la cosecha hasta la germinación, varía según las especies y puede ser de unos días hasta más de un año.

Se considera que la latencia ha contribuido al cambio evolutivo y a la supervivencia del teocintle, que se ha adaptado a la rotación de cultivos, al pastoreo y a diferentes tipos de prácticas agrícolas (Wilkes, 1977). En un gran número de sitios, parece haberse dado una fijación genética hacia este mecanismo inhibitor del cual se vale la semilla para evitar la germinación y la depredación de la planta por los animales de pastoreo, ya que se presenta en años alternos con sembradíos de maíz. El caso más representativo, es el teocintle de Mazatlán, una región situada en el sur de Guerrero, en la que se presentan los ciclo de rotación maíz / pastoreo / maíz. Algunos autores coinciden en que el proceso de latencia ha evolucionado en cada especie a través de la adaptación a las condiciones prevalentes del ambiente en el que se encuentran, de forma que la germinación toma lugar cuando las condiciones para el establecimiento de una nueva generación de plantas son apropiadas para la supervivencia (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006; Fenner y Thompson, 2005; Baskin y Baskin, 2004)

El tiempo transcurrido a partir de la colecta, influyó significativamente sobre el incremento en el porcentaje de germinación en todas las razas, excepto en las accesiones de *Zea luxurians*, colectada en San Felipe Usila, Oaxaca y Balsas (ssp. *parviglumis*) colectadas

en Pueblo Nuevo y Palmar Chico en el estado de México; El Salado, en Guerrero y Huetámo en Michoacán. Estas accesiones no alcanzaron ni el 20% de germinación durante los 11 meses del ensayo. Aún a pesar de que el porcentaje de germinación varió significativamente entre accesiones, se presentó de manera general entre las colectas un descenso en el porcentaje de germinación durante el mes de Noviembre, posiblemente a causa de una disminución en los valores de viabilidad detectada en el análisis de tetrazolio, que fue de hasta 6 % entre los valores inicial y final. La causa puede ser el deterioro natural de la semilla debido a su longevidad, o bien, a la presencia de algún patógeno huésped, sin descartar que este comportamiento de la semilla bien pudo deberse al reconocimiento del cambio estacional.

Los mecanismos internos que interrumpen la latencia después de la maduración siguen siendo una incógnita, pero se han relacionado con cambios en la expresión génica, la actividad enzimática y la actividad hormonal, lo que sugiere que los procesos biológicos como la transcripción y la traducción pueden ocurrir aún en semillas secas (Finch-Savage *et al.*, 2007). Estos cambios fisiológicos pueden promover la germinación o a la inducción de una latencia secundaria, principalmente en las semillas que a lo largo de los ensayos ya habían superado la latencia primaria.

5.2 Nivel de latencia

El nivel de latencia varió respecto al sitio de procedencia de las semillas y entre colectas de una misma raza, la emergencia de las plántulas ocurrió en rangos con diferencia significativa. Al respecto, Fenner y Thompson (2005) proponen que dada la variabilidad genética, fenotípica y/o morfológica entre poblaciones con diferente origen geográfico y ecológico, la respuesta fisiológica, manifiesta el patrón de germinación establecido por lo que se considera un rasgo genéticamente establecido previamente en las semillas. En base al análisis de Componentes Principales y a las interacciones presentadas entre los porcentajes de germinación y las características ambientales, es posible esperar que los valores de germinación encontrados en este estudio en laboratorio se asemejen al comportamiento de la semilla en campo. *Zea perennis* y *Zea diploperennis* fueron clasificadas como semilla sin latencia (nivel 0) y con latencia leve (nivel 1). Este comportamiento puede deberse a que estas

especies de teocintle, producen una menor cantidad de semilla pero con mayor tamaño respecto a las especies anuales (Doebley, 1984). Martínez-Casazolas (1997) señala que las semillas de mayor tamaño se producen en menor número y frecuentemente se diseminan a distancias más cortas, pero cuentan con mayor cantidad de recursos para iniciar su crecimiento y establecerse en lugares con escasez de recursos. Teóricamente, semillas grandes producen plántulas con mayor superficie radical y foliar antes de depender totalmente de los recursos externos, lo que les permite sobrevivir en una gama más amplia de condiciones de baja disponibilidad de energía luminosa y nutrientes, por ejemplo, bajo la sombra de los bosques. Probablemente debido a ello son especies de distribución muy restringida que sólo están presentes en algunos sitios de la Sierra de Manantlán en Jalisco (Sánchez *et al.*, 1998); y en Huajicori, Nayarit (Sánchez, 2011).

Semilla de la raza Nobogame fue clasificada como sin latencia, nivel uno y latencia leve, aunque los porcentajes de germinación no superaron el 90% en todos los ensayos de germinación. Es posible que las condiciones de temperatura (18-22 °C) durante el almacenamiento de la semilla pudieron influir ya que las temperaturas de Nabogame, Chihuahua son mucho más bajas. Otra causa probable fueron las cubiertas ya que en el ensayo de efecto de temperaturas alcanzó una germinación de 100% a 25°C

Las colectas de la raza Chalco, fueron predominantemente accesiones sin latencia (nivel 0) y de latencia leve (nivel 1) ambas representan respectivamente el 43 y 45% del total de las accesiones de ésta raza. Excluyendo 3 casos aislados, 2 con latencia profunda y 1 con latencia muy profunda En general los teocintles de la raza Chalco son considerados materiales muy uniformes (Sánchez *et al.*, 1998).

Respecto a los niveles de latencia presentados por las colectas de la raza Mesa Central, fueron de 0, 1, 2 y 3; no se presentaron colectas de niveles 4 y 5, por lo que todas las colectas de esta raza superaron la latencia durante los 11 meses de duración de los ensayos de germinación. Los sitios de origen de estas colectas presentan un tipo climático predominantemente subtropical semiárido templado, condiciones menos estresantes respecto a otros sitios con mayor humedad y temperatura.

La mayor variabilidad intra-racial del nivel de latencia, se presentó en la raza Balsas, ya que sus accesiones presentaron desde latencia leve (nivel 1) hasta latencia muy profunda (nivel 5). Se encontró una relación entre la geografía y la intensidad de latencia ya que semillas con nivel 1 y 2 fueron clasificadas en su totalidad de las accesiones de Jalisco, Nayarit, Colima y Oaxaca; Olinalá en Guerrero, Taretan y Tzitzio, Michoacán. Mientras que la semilla raza Balsas con niveles 4 y 5 fueron las colectadas en Mazatlán y Huitzucu, Guerrero; Huetamo, Michoacán y Tejupilco- Palmar Chico, México. Las colectas con la mayor intensidad de latencia (profunda y muy profunda) se encontraron en regiones geográficas bien definidas de la Cuenca del Río Balsas y en San Felipe Usila, Oaxaca.

5.3 Eliminación de latencia.

Los resultados obtenidos con los pre-tratamientos de eliminación de latencia, en los cuales la escarificación física, resultó la más eficaz, indicaron que la causa principal de latencia, son las estructuras externas de la semilla. Posteriormente se encontró además que no había un grado de asociación importante entre la presencia de latencia y el grosor de glumas endurecidas, que cumplen la función de capas protectoras externas o pericarpio. Un mayor porcentaje en semillas con latencia de la capa protectora compacta ubicada entre las glumas y el embrión fue de gran importancia, ya que fue posible establecer que esta capa es determinante en la presencia de latencia. Finch-Savage y Leubner-Metzger (2006) señalan al respecto que capas de células en empalizada cubren algunas semillas causan impermeabilidad que controla el movimiento del agua del exterior al interior de la misma. Nikolaeva (1976) y Baskin (2004) clasificaron como latencia física o mecánica, cuando la causa son cubiertas gruesas y ésta desaparece si la cáscara es removida, tal como sucedió al evaluar los ensayos de rompimiento de latencia.

En algunos casos, la cubierta de la semilla es capaz de restringir físicamente el crecimiento del embrión o actuar como una barrera al intercambio de gases y absorción de agua, en algunas semillas se han encontrado la presencia de sustancias como fenoles, ácido

abscísico, cumarina y auxinas en concentraciones altas, las cuales evitan la germinación e incrementan longevidad (Moreno, (1996); Sweeney *et al.*, 2006).

Considerando como la causa de latencia a la impermeabilidad de la capa protectora, es posible suponer que la formación de esta capa puede darse como la respuesta de la semilla a sobrevivir bajo ciertas condiciones que causan deterioro y no solo a la inactivación del metabolismo en espera de que se presenten condiciones adecuadas para el establecimiento de las plantas, por ejemplo, las accesiones de *Zea luxurians*, que presentaron 95% de capa compacta y latencia muy profunda, más aún si consideramos el hecho de que en el sitio de colecta de esta especie es común la práctica de quema, que implica condiciones extremas de estrés.

5.4 Relación entre latencia de semilla y variables agroclimáticas

Tanto el porcentaje de germinación como el porcentaje de presencia de cubierta compacta están correlacionados significativamente con la altitud del sitio de origen, por lo tanto con variables de temperatura. Aunque es difícil establecer con precisión en que momento y como se generan las capas protectoras impermeables en la semilla, Bewley and Black (1983) sugieren que como respuesta a cambios bruscos de temperatura durante la fase de formación de la membrana celular, ocurre un cambio de fase cristalina a fase de gel que a su vez interviene en procesos como el paso de solutos y actividad enzimática, que propician la formación de paredes celulares cutinizadas o suberizadas y la presencia de material semejante al corcho en el tapón estrofiolar.

El nivel de latencia tiende a incrementarse cuando la altitud es menor, Semilla colectada a mayor altitud no presentó latencia o fue superada con mayor rapidez, estos resultados coinciden con los de Mondragón (2005) quien reportó que semillas de teocintle de poblaciones procedentes de altitudes mayores germinan en menor tiempo y a una mayor velocidad. La altitud, es una característica geográfica considerada como indicador de clima, al relacionarse directamente con la presión atmosférica y la temperatura (García, 1988). Lo anterior hace suponer que las poblaciones que habitan en ambientes templados o semi-fríos no

experimentan un estrés ambiental, probablemente debido a que las condiciones de estos sitios establecen una estación de crecimiento reducida por la ocurrencia de temperaturas relativamente bajas obligando a la semilla a estar siempre lista para germinar y aprovechar al máximo esta estación de crecimiento, ya que la latencia, se manifiesta no solo en un sentido, sino en la medida en que la semilla pueda establecer una gama de posibilidades de sobrevivencia, a través de una propia forma de disminuir su metabolismo (Baskin y Baskin, 2004).

La mayor tasa de eliminación de latencia en la semilla, se obtuvo a cinco meses de la cosecha, en el mes de Mayo, presentando los máximos porcentajes de germinación luego de siete meses (Julio), este momento coincide con la temporada de lluvias en la mayoría de las regiones en México; el establecimiento de este periodo de inactividad responde a un patrón estacional que es comúnmente originado por las plantas procedentes de hábitats con variaciones climáticas establecidas (Hilhorst, 2007). Un estímulo percibido por la planta, desencadena varias rutas de señalización que tienen incluso, efectos sinérgicos que pueden influir en los niveles de hormonas que a su vez se relacionan con la presencia de latencia (Finkelstein, *et al.*, 2008).

Algunas accesiones de la raza Chalco provenientes del Estado de México presentaron latencia profunda (nivel 4) proviniendo incluso de sitios en los que al parecer no experimentan estrés por temperatura y con suficiente precipitación; sin embargo, presentan en algún momento del año al menos un promedio de 20 días con temperatura $> 35^{\circ}$ C; este comportamiento coincide con lo señalado por Fenner y Thompson (2005), quienes sugieren que el proceso de latencia no es solo la inactividad de la semilla, sino la capacidad de germinar en el momento oportuno para el establecimiento y desarrollo de la nueva planta; por lo que algunas semillas no germinarán, aún bajo condiciones adecuadas para ello.

Un patrón más observado, fue en semilla que permaneció latente luego de un año después de la colecta procedente de sitios asociados a bajas temperaturas durante el otoño e invierno. Es posible suponer que este comportamiento, es consecuencia de la adaptación de las poblaciones

de teocintle a sitios de mayor altura, evitando temperaturas de congelación, incluso en presencia de buenas condiciones de humedad.

De los factores en estudio, la temperatura y la precipitación fueron los principales reguladores del proceso de germinación en las especies de teocintle. Los valores de germinación se asociaron con la temperatura y precipitación reportadas en los sitios de colecta durante los ciclos estacionales que se presentan en un año. Además de estos factores se encontró un importante grado de asociación entre la presencia de latencia en semilla de teocintle y otros factores ambientales como IH, es decir la relación de P entre ETP. Esta asociación sugiere que la semilla tiende a evitar condiciones IH menores a 1 principalmente en Abril, evadiendo condiciones de mayor evapotranspiración y menor humedad disponible en meses que no coinciden con la estación de crecimiento de la planta ya que éstas condiciones aceleran el proceso de deterioro de la semilla; hay pocos sitios en los que el teocintle germina en esta época.

A pesar de los niveles de asociación entre la presencia de latencia y el gradiente altitudinal, la respuesta a la temperatura y la precipitación no es posible aún afirmar que estos factores son la única causa de presencia de latencia en la semilla, ya que existe una interacción compleja entre características genéticas y el entorno ambiental durante la formación de la semilla y su estancia en el suelo. Un aspecto a ser considerado es si la persistencia se trata primeramente de una característica intrínseca de la semilla o solo se presenta bajo ciertos ambientes. Al respecto, Fenner y Thompson (2005) sugieren que la latencia y viabilidad de las semillas, si bien son características de cada especie, pueden ser modificadas de acuerdo a las condiciones ambientales a las cuales la semilla está expuesta. Poco se sabe acerca de los efectos potenciales de las alteraciones climáticas en los bancos de semillas de especies silvestres, ya que es casi imposible separar los efectos genéticos de los ambientales que se ocasionan sobre las plantas adultas, por lo que se hace necesario realizar estudios en vinculación a este tópico.

5.5 Efecto de la temperatura sobre la germinación

La semilla sometida a 40° C manifestó un deterioro acelerado, ya que a pesar de que en algunas semillas se llevó a cabo la germinación, las plántulas obtenidas no sobrevivieron un

lapso mayor a dos días; en la mayoría de los casos, a pesar de haber imbibición no se concretó el proceso de germinación y la semilla murió. Cada especie tiene sus requerimientos propios durante la germinación, uno de los factores ambientales de mayor relevancia es la temperatura ya que esta afecta directamente la reactivación del metabolismo de la semilla, que consecuentemente será determinante tanto en la capacidad de germinar como en el tiempo de la germinación (Gou y Al-Khatib, 2003).

La respuesta fue positiva cuando la semilla fue expuesta a temperaturas entre 30 y 35° C, ya que tanto en el porcentaje de germinación, como la tasa de desarrollo se obtuvieron los máximos valores, en un menor tiempo. Una posible respuesta a este comportamiento se relaciona con la propuesta de que la velocidad de imbibición está relacionada con altas temperaturas, dentro de los límites de la actividad biológica (Bewley y Black 1982). Es posible considerar de acuerdo a los resultados obtenidos en este estudio, que la temperatura umbral óptima de la semilla de teocintle, está entre el rango de 30 a 35° C; la temperatura cardinal máxima puede estar entre 35 y 40° C. Además, la semilla es capaz de tolerar temperaturas menores a 12° C, que fue la más baja utilizada en este estudio y es posible que la temperatura cardinal base esté alrededor de este valor. Sin embargo, es necesario realizar ensayos que contemplen un rango mayor de temperaturas que el utilizado en este estudio para determinar con exactitud las temperaturas cardinales de cada accesión.

Teniendo en cuenta que se trata de una especie en estado silvestre, es una estrategia la germinación gradual o progresiva, sobre todo a bajas temperaturas que causan estrés; por lo cual puede estimarse que las condiciones extremas de temperatura, son una señal de alerta para la semilla, para una posible inducción de latencia. Aunado a ello, algunos autores asocian las bajas temperaturas a un mayor contenido de Giberelinas, las principales sustancias promotoras de la germinación; así como a una mayor temperatura mayor inducción de la ruta del ácido abscísico (inhibidor de la germinación).

Es evidente, que el efecto de la temperatura está estrechamente relacionado con el material genético con que se está trabajando. La teoría de la interacción entre estímulos ambientales y procesos endógenos de la semilla durante la etapa de desecación y reactivación

sugiere la existencia de una fuerte comunicación entre los diferentes genes que participan en la activación de rutas metabólicas. Al respecto, en estudios de semillas de *Arabidopsis thaliana*, ha sido posible determinar que el proceso de inducción de latencia tiene lugar durante el proceso de maduración de la semilla Cadman *et al.*, (2006) y Lee *et al.*, (2006).

5.6. Relación entre características dimensionales de la semilla y latencia.

No se encontró correlación entre las dimensiones de la semilla y la presencia de latencia, por ejemplo, las semillas de mayor peso y tamaño son de *Zea luxurians* de San Felipe Usila, Oaxaca y de la raza Balsas de Ixcatiopan, Guerrero, presentaron un nivel de latencia 5 y 1 respectivamente; de igual forma se encontró que las semillas más pequeñas fueron de la colecta de El Salado, Guerrero y *Zea mays* subsp. *mexicana* colectada en San José del Tuitán, Durango con un nivel de latencia de 3 y 1 respectivamente. Por otro lado, sí se encontró un alto grado de asociación con el porcentaje de presencia de capa compacta y la presencia de latencia en semilla. Lo cual es comprensible, teniendo en cuenta que las glumas endurecidas del fruto del teocintle que protegen a la cariósida no son completamente compactas ya que presenta dos orificios con pubescencia, por los cuales puede penetrar el agua, por lo que la capa compacta interna se convierte en una protección impermeable que regula la entrada de agua a la cariósida. Por lo anterior, se deduce que la semilla de teocintle presenta un tipo de latencia física exógena impuesta por la cubierta protectora impermeable al agua que limita la imbibición y consecuentemente la germinación; lo anterior se apoya en el planteamiento de que si se conoce el mecanismo de eliminación de latencia es posible establecer el patrón del mecanismo de inducción (Goggin *et al.*, 2008). Fenner y Thompson (2005).

VI CONCLUSIONES

La latencia en semilla de teocintle está presente en el 93% de las poblaciones que crecen en México, con una intensidad o profundidad muy variable; latencia profunda y muy profunda se presenta en la subsp. *parviglumis* (que se encuentra en regiones geográficas bien definidas como la cuenca del río Balsas) y *Zea luxurians* de San Felipe Usila, Oaxaca. Semilla

sin latencia o con bajo nivel crece en las tierras altas de México y corresponden a las razas Chalco, Durango, Mesa Central y la especies *Zea perennis* y *Zea diploperennis*.

La altitud y consecuentemente la temperatura del sitio geográfico de la formación de semilla, juegan un papel determinante durante la germinación y presencia de latencia de la semilla en teocintle. Semilla sin latencia se distribuye principalmente en zonas semifrías y templadas, mientras que semilla con latencia profunda y muy profunda se encuentra en poblaciones de ambientes cálidos a muy cálidos.

Con relación a las temperaturas cardinales de la semilla de teocintle, la temperatura umbral mínima (Tumín) se ubica entre 10 y 12 °C, la temperatura umbral máxima (Tumax) entre 35 y 40 °C y la Temperatura óptima (Top) entre 30 y 35 °C.

El mejor método de rompimiento de latencia en semilla de teocintle es la escarificación física, dado que las capas protectoras de la semilla son las principales barreras que inhiben la germinación, detectándose un tipo de latencia exógena impuesta por la cubierta, que representa una restricción en la absorción de agua.

No es posible establecer aún en que momento se induce la latencia en semilla de teocintle o si se trata exclusivamente de las capas protectoras de la semilla como una característica fijada genéticamente o si se presenta bajo ciertos ambientes ya que 24 de las 40 accesiones representativas de teocintle, presentan esta doble capa en un rango del 3 al 96% de sus semillas.

VII LITERATURA CITADA

Aladro, K., Walton G. I y Walton, L.2001. LEA proteins prevent protein aggregation due to water stress. *Biochemical Journal*. 388: 151–157

Altieri, M y Liebmann, F.1988. *Weed management in Agroecosystems: Ecological Approaches*. CRC

- Ashraf, M., Athar, H. R., Harris, P.J.C. y Kwon, T.R. 2004. Some Prospective Strategies for Improving Crop Salt Tolerance. *Advances in Agronomy*. 97:45-110
- Azcón-Nieto, J. y Talón, M. 2008. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. Mc Graw Hill
ISBN: 978-84-481-5168-3
- Baskin, C.C. 1998. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press. San Diego, California
- Baskin, J. M. y Baskin, C.C. 2001. Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Species Biology*. 15:139-152
- Baskin, J. M. y Baskin, C. C. 2004. A Classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* 14:1-16
- Bell, D. T. 1999. The process of germination in Australian species. *Australian Journal of Botany* 47: 475-517
- Benech-Arnold, R. 2000. Environmental control of dormancy in weed seeds banks in soil
Field crop research. 67:105-122
- Bewley, D. J. 1997. Seed Germination and Dormancy. *The Plant Cell*. 9: 1055-1 066
- Bewley, J.D. y Black, M. 1997. *Seeds Physiology of Development and Germination*. 2nd ed. Plenum Press, N.Y.
- Bewley, J. D., y Black, M. 1982. *Physiology and Biochemistry of Seeds in Relation to Germination, Plant Cell and Environment* 7: 71-74
- Bewley, J. D. y Black, M. 1983. *Physiology and Biochemistry of Seeds in Relation to Germination*. Vol. I. Springer-Verlag, Berlin
- Bradford, K. S., Steiner, J. J. y Trawatha, E. S. 1990. Seed priming influence on germination and emergence of pepper seed lots. *Crop Science*. 30:718-721
- Bradford, K., J. 1986 Manipulation of seed water relations via osmotic priming to improve germination under stress conditions. *Hort Sci*. 21(5):1105-1110
- Bradford, J. K. 2002. Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. *Weed Science*: 50: 248-260
- Bruggink, G. T., Ooms, J.J.J., y Toorn, V. 1999. Induction of longevity in primed seeds *Seed Science Research*. 9:49-53

- Cadman, C.S., Toorop, C., Hilhorst, P.E. Finch-Savage, W. E. 2006. Gene expression profiles of *Arabidopsis Cvi* seeds during dormancy cycling indicate a common underlying dormancy control mechanism. *Plant J* 46: 805–822
- Cai, H.y Morishima, H. 2000. Genomic regions affecting seed shattering and seed dormancy in rice. *Theoretical and Applied Genetics* 100:840–846
- Carcaño, M.M.G., Ferrera-Cerrato, J. Pérez-Moreno, J.D. Molina-Galán y Bashan, Y. 2006. Actividad nitrogenasa, producción de fitohormonas, sideróforos y antibiosis en cepas de *Azospirillum* y *Klebsiella* aisladas de maíz y teocintle. *Terra Latinoamericana*, 24: 493-502
- Casas, S. J. F., Sánchez, G. J. J., Ramírez, D.J.L., Ron, P. J. y Montes, S.H. 2001. Rendimiento y sus componentes en retrocruzas Maíz Teocintle. *Revista Fitotecnia Mexicana* vol 24: 1 17-26
- Caseiro, R.; Bennet, M.A.. y Marcos-Filho, J. 2004. Comparison of three priming techniques for onion seed lots differing in initial quality. *Seed Science. Technology.* 32:365-375
- Copeland, L. y McDonald. M. B. 1985. *Principles of seed science and technology.* 2da. Edition Macmillan Publishing Company. Minneapolis, Minnesota. New Cork, N.Y. p. 63-75
- Copeland, L.O. y McDonald, M.B. 2001. *Principles of Seed Science and Technology*, 4th ed. Kluwer Acad. Press
- Copeland, L.O. y McDonald, M.B. 2004. *Principles of seed science and technology.* 4th edition. Kluwer Academic Publishers. 467 p.
- CONABIO. 2006. *Capital natural y bienestar social.* Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. Consultado Noviembre ,2011 http://www.conabio.gob.mx/2ep/index.php/Capital_natural_y_bienestar_social
- Cunha, R. B. 2006. Physiology of dormancy in seeds. *Scientia Hort.* 97, 219-227
- Degreef, J., Rocha, O., Vanderborght, y Baundoin, J. P. 2002. Soil Seed Bank and Seed Dormancy in Wild Populations of lima bean (*Fabacea*) Considerations for in situ and ex situ conservation. *American Journal of Botany* 89: 1644–1650.
- De la Cruz, L. L., Sánchez, G. J.J., Ron P. J., Santacruz, R. F., Rodríguez, G., Ruíz, C.J.A., Morales, M. M. R. 2008. Probadores de maíz para factores de incompatibilidad gametofítica. *Revista Fitotecnia Mexicana* 31: 341-349.

- Dermastia, M., Kladnik, J.A. Dolenc, y Chourey, P.S. 2009. A cellular study of teosinte *Zea mays* subsp. *parviglumis* (Poaceae) caryopsis development showing several processes conserved in maize. *American Journal of Botany*. 96: 1798-1807
- Doebley, J.F. e Iltis, H.H. 1980. Taxonomy of *Zea* (Gramineae) I. A subgeneric classification with key to taxa. *Am. J. Bot.* 67: 982-993
- Doebley, J.F., M.M. Goodman y Stuber, C.W. 1984. Isozyme variation in *Zea* (Gramineae). *Systematic Botany*. 9: 203-218.
- Doebley, J., Stec, A. y Hubbard, L. 1997. The evolution of apical dominance in maize *Nature*. 386: 28-36
- Doebley, J. F. 2004. The genetics of maize evolution. *Annual Review of Genetics* 38: 37-59
- Eastman, J.R. 2006. IDRISI v 15.1. IDRISI Andes. Guide to GIS and Image Processing Vol. 1. Clark Labs - Clark University. Worcester, Mass. USA. 328
- .Ellis, C. A.E. y Turnery, A. J.G. 2001. The *Arabidopsis* mutant *cevl* has constitutively active jasmonate and ethylene signal pathways and enhanced resistance to pathogens. *Plant Cell* 13:1025–1033
- Farnsworth, E. J. 2000. The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 107-138
- Farrant, J. M., Berjak, P., Cutting, J. G. M., Pammenter, N.W. 1993. The role of plant growth regulators in the development and germination of the desiccation-sensitive (recalcitrant) seeds of *Avicennia marina* *Seed Science Research*. 3. 55-63
- Fenner, M. y Thompson, K. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, Cambridge
- Finch-Savage, B. y Leubner-Metzger, G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist* 171, 501-523
- Finch-Savage W.E., Cadman C.S., Toorop P.E., Lynn JR, y Hilhorst HW. 2007. Seed dormancy release in *Arabidopsis* Cvi by dry after-ripening, low temperature, nitrate and light shows common quantitative patterns of gene expression directed by environmentally specific sensing. *Plant Journal*. 51:60–78
- Finkelstein, R.,W. Reeves, T. Ariizumi, and Steber C. 2008. Molecular Aspects of Seed Dormancy *Annu. Rev. Plant Biol.* 59:387–415
- Flannery, K.V. 1973. The origins of agriculture. *Annual Review Anthropology*. 2:271–310

- Flint-Garcia, S.A., Bodnar, A. L. y Scott, M.P. 2009. Wide variability in kernel composition, seed characteristics, and zein profiles among diverse maize inbreds, landraces, and teosinte. *Theor. Applied Genetic*. 119:1129–1142.
- Foley M.E. 2001 Seed dormancy: an update on terminology, physiological genetics, and quantitative trait loci regulating germinability *Weed Science*, 49:305–317
- Galloway, L. F. 2005. Maternal effects provide phenotypic adaptation to local environmental conditions. *Research Review. New Phytologist* 166: 93–100
- García, E.1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). 4ª. Ed. Offset Larrios. México, D.F. 219 p.
- García, E.2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Serie Libros Num. 6. Instituto de Geografía-UNAM. 5ª. Edición
- Gao, W., Clancy, J. A., Han, F., Prada, D., Kleinhofs, A. y Ullrich, S.E.2003. Molecular dissection of a dormancy QTL region near the chromosome 7 (5H) L telomere in barley. *Theoretical and Applied Genetics*.107:552-559
- Gimenez, B. L., Escudero, A. Pérez, G. F. 2005. Seed germination of high mountain Mediterranean species: altitudinal, interpopulation and interannual variability. *Ecological Research* 20: 433-444.
- Godínez, H. J. J., Sánchez, G. J. J., Ron, P.J. y Santacruz-Ruvalcaba, F. 2009. Estimación de reducciones en tamaño efectivo de población en teocintle del Occidente de México. *Scientia* vol 11 núm 1-2.
- Goggin, D.E., Steadman, K.J. y Powles, S.B. 2008. Green and blue light photoreceptors are involved in maintenance of dormancy in imbibed annual ryegrass (*Lolium rigidum*) seeds. *New Phytologist*. 180:81-89.
- Guenni, O. 1992. Phenotypic variability within *Stylosanthes hamata* in relation to seed dormancy, growth and reproductive behaviour. PhD Tesis. Griffith University. Australia. p. 86-123.
- Guevara, S., Moreno-Casasola P., Sánchez Ríos G. 2005. Soil Seed Banks in the tropical Agricultural Fields of Los Tuxtlas, México. *Tropical Ecology*. 46: 217-225

- Guo, P. y Al-Khatib, K. 2003. Temperature effects on germination and growth of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*), Palmer amaranth (*A. palmeri*), and common waterhemp (*A. rudis*). – Weed Science. 51: 869–875.
- Gutterman, Y. 1992. Maternal effects on seeds during development. En: M. Fenner, ed. Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities. CAB International, Redwood Press, Melksham
- Harper, J. L. 1957. The ecological significance of dormancy and its importance in weed control. Proceedings of the IVth International Congress of Crop Protection 1, 415-420.
- Hilhorst, H.W.M. 2007. Definitions and hypotheses of seed dormancy. In: K.J. Bradford and H. Nonogaki (Eds.) Chapter 4: Seed development, dormancy and germination. Annual Plant Reviews Vol. 27. Blackwell Publishing, Sheffield, UK, pp 50-71.
- Iltis, H. H y Benz, B. F. 2000. *Zea nicaraguensis* (Poaceae), a new teosinte from Pacific Coastal Nicaragua: Novon 10: 382-390.
- ISTA International Seed Testing Association 1997. Internacional Rules for Seed Testing. Seed Sci. Technol. 13: 299-355.
- ISTA. 2007. Chapter 6: Tetrazolium test. In: International Rules for Seed testing. Seed Sci. Technol. 6-10.
- Kermode, A. R. 2005. Role of abscisic acid in seed dormancy. J. Plant Growth Regul. 24:319–44.
- Koning, R. E. 1994. Seeds and Seed Germination. *Plant Physiology Website*. <http://plantphys.info/plants>, html. (11-25-2011)
- Kshamata, G., Walton, J. L. y Tunnacliffe, A. 2005. LEA proteins prevent protein aggregation due to water stress. Biochemical Journal. 388: 151–157.
- Lee CS, Chien CT, Lin CH, Chiu YY, Yang YS .2006 Protein changes between dormant and dormancy-broken seeds of *Prunus campanulata* Maxim. Proteomics 26: 4147–4154
- Lefebvre V, North, H., Frey A., Sotta, B., Seo, M. 2006. Functional analysis of Arabidopsis NCED6 and NCED9 genes indicates that ABA synthesized in the endosperm is involved in the induction of seed dormancy. Plant Journal. 45:309–19

- Leubner-Metzger, G. 2006. Hormonal interactions during seed dormancy release and germination. In: Basra A, ed. Handbook of seed science and technology. Binghamton, NY, USA: The Haworth Press, 303–342
- Lincoln, T y Zeiger E. 2006. Fisiología Vegetal. Castello Publicaciones. Madrid : Ministerio de Trabajo y Asuntos Sociales
- Marín, S. J., Mejía, C., Hernández, L. A., Carballo, A. C., A. Peña L. 2007. Acondicionamiento Osmótico de Semilla de Cebolla (*Allium cepa* L.). Agricultura Técnica en México 33:1-6
- Marion, P. 1997. ABA and seed development. Trends Plant Science 2: 447-448
- Martínez-Casasolas P.M 1995. Vida y Obra de Granos y Semillas. Fondo de cultura Económica- UNAM. México. Pags. 34-57
- Mano, Y., Omori, C.H. Loaisiga, R. y McK-Bird. 2009. QTL mapping of above-ground adventitious 94 roots during flooding in maize x teosinte “*Zea nicaraguensis*” backcross population. Plant Root 3: 3-9
- Matsuoka, Y., Vigouroux, M., Goodman, M. Sánchez, G. J., Buckler, E. y Doebley, J. 2002. A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 99: 6080-6084.
- Medina, G., Ruíz C. J.A. y Martínez P. R.A. 1998. Los climas de México. Una estratificación ambiental basada en el componente climático. Libro Técnico Núm. 1. INIFAP-CIRPAC. Ed. Conexión Gráfica. Guadalajara, Jal., México. 103 p
- Miranda, M. R. 2000. Aspectos etnobotánicos, ecológicos, distribución geográfica y potencial forrajero del teocintle (*Zea mays* ssp. *parviglumis* Iltis y Doebley) en el estado de Jalisco. Tesis doctoral. Universidad de Guadalajara, México
- Mohan, A. 2008 ‘Eleventh International Symposium on Pre-harvest Sprouting in Cereals’, Mendoza, Argentina 5 al 8 de Noviembre de 2007. Current Science. 94, No. 6, 25
- Mohamed-Yanseen, Y., Barringer, S.E. Splittstoe, W.E. y Costanza, S. 1994. The role of seed coats in seed viability. Botanical Review 60: 426-439
- Mondragón, P. y Vibrans, H. 2005. Ethnobotany o the balsas teocinte (*Zea mays* ssp. *Parviglumis*) Maydica 50 :123-128

- Mondrus, E. J. 1981. Tetraploid perennial teosinte seed dormancy and germination. *J. Range Manage.* 34: 59-61.
- Moreno, M. E. 1995. *Análisis Físico y Biológico de Semillas Agrícola*. ISBN 9683657788 . Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)
- Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environment* 25: 239–250.
- Munns, R., Tester, M. 2008. Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology* 59: 651–681
- Naylor, J. M. 1983. Studies on the genetic control of some physiological processes in seeds. *Canadian Journal of Botany* 61, 3561–7.
- Nikolaeva M.G. 1967. Physiology of deep dormancy in seeds. Leningrad, Russia: Izdatel'stvo 'Nauka' (in Russian). Translated from Russian by Z. Shapiro (1969), National Science Foundation, Washington, DC, USA: 219 p
- Obroucheva, N.V. 1999. Seed Germination, a Guide to the Early Stages. *Annals of Botany* 86:1 pg. 206-206
- Passioura, J. 2006. Increasing crop productivity when water is scarce - from breeding to field management. *Agric. Water Manag.* 80:176-196.
- Penfield, S. y King, J. 2009. Towards a Systems Biology Approach to Understanding Seed Dormancy and Germination. *Royal Society Biological Science.* 276(1673).
- Peretti, A. 1994. *Manual Para Análisis De Semillas* Ed. Hemisferio Sur. Buenos Aires. pp. 109-133
- Rodríguez F., J.G., J.J. Sánchez G., B. Baltazar M., L. De la Cruz L., F.Santacruz-Ruvalcaba, J. Ron P., J.B. Schoper. 2006 Characterization of floral morphology and synchrony among *Zea* species in Mexico. *Maydica* 51:383-398.
- Reeves,, R.G. 1950. The use of Teosinte in the improvement of corn inbreds. *Agronomy Journals.* 42:248-251
- Rohde, A., De Rycke, R., Beeckman, T., Engler, G., Van Montagu, M., y Boerjan, W. 2000. *ABI3* affects plastid differentiation in dark-grown *Arabidopsis* seedlings. *Plant Cell* 12: 35–52
- Ruiz C., J.A., I.J. González A., J. Anguiano C., I. Vizcaíno V., D. Ibarra C., J. Alcalá G., S. Espinoza V. y H.E. Flores L. 2003. Estadísticas climatológicas básicas para el estado

- de Jalisco (Período 1961-2000). Libro Técnico Núm. 1. INIFAP-CIRPAC-C.E. Centro de Jalisco. Tlajomulco de Zúñiga, Jalisco. 281 p.
- Ruíz, C. J.A. 2010. Apuntes del curso Agrometeorología. Doctorado BEMARENA. CUCBA Universidad de Guadalajara.
- Ruiz C., J.A.; Medina G., G.; Manríquez O., J.D. y Ramírez D., J.L. 2010. Evaluación de la vulnerabilidad y propuestas de medidas de adaptación a nivel regional de algunos cultivos básicos y frutales ante escenarios de cambio climático. Informe Final Proyecto INIFAP-INE. Guadalajara., Jalisco, México. 108 p
- Sánchez, G. J. J. y Ordaz, S. L.1987. Systematic and Ecogeographic Studies on Crop Genepools: 2 El teocintle en México. Distribución y Situación actual de las poblaciones, IBPGR, Rome 50 p.
- Sánchez G., J.J. y A. Ruiz C. 1997. Teosinte distribution in Mexico. p 18-35 In: J.A. Serratos, M.C. Willcox y F. Castillo G. Gene flow among maize landraces, improved maize varieties, and teosinte: Implications for transgenic maize. México, D.F. CIMMYT.
- Sánchez G., J.J., T.A. Kato Y., M. Aguilar S., J.M. Hernández C., A. López R. y J.A. Ruíz C. 1998. Distribución y caracterización del teocintle. Libro Técnico Núm. 2. Centro de Investigación Regional del Pacífico Centro, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. 150p.
- Sánchez G., J.J., C.W. Stuber and M.M. Goodman 2000. Isozymatic diversity of the races of maize of the Americas. *Maydica* 45: 185-203.
- Sánchez, G.J. J., De la Cruz, L.R., Miranda, M., Ron, P. J., Santana, M. J., Taba, S., Chávez, T. O. H. 2008. Distribución Geográfica del teocintle (*Zea* spp.) en México y situación actual de las poblaciones. Reporte preparado para la comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad en línea www.biodiversidad.gob.mx
- Sánchez, G. J. J., De la Cruz, L. L., Vidal, M. V. A., Ron, P. J., Taba, S., Santacruz-Ruvalcaba, F., Sood, S., Holland, B. J., Ruíz, C. A., Carvajal, S., Aragón, C. F., Chávez, T. V. H., Morales, R. M. M. , y Barba-González, R. 2011 Three new teosintes (*Zea* spp., Poaceae) from México *American Journal of Botany* 98:1537-1548.
- Sánchez, G.J.J. 2011. Diversidad del Maíz y el Teocintle. Informe preparado para el proyecto: “Recopilación, generación, actualización y análisis de información acerca de la

- diversidad genética de maíces y sus parientes silvestres en México". Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- SAS Institute. 2004. SAS/STAT user's guide, Version 8. SAS Inst., Cary, NC.
- Summerfield, R.J., E.H. Roberts and R.J. Lawn. 1989. Photothermal modulation of flowering in grain legumes crops. Proc. Of the Inter. Congress of Plant Physiology and Biochemistry. NewDelhi, India.
- Sweeney, MT, Thomson, MJ, Pfeil, BE, y McCouch, S. (2006). Caught red-handed: Rc encodes a basic helix-loop-helix protein conditioning red pericarp in rice. *Plant Cell* 18:283-294.
- Tabata, S., M. van Ginkel, D. Hoisington, and D. Poland. 2004. Wellhausen-Anderson Plant Genetic Resources Center: Operations Manual, 2004. El Batán, Mexico: CIMMYT.
- Taiz, L. y Zeiger, E. 2010. *Plant Physiology*. 5ª Ed. Sinauer Associates Inc. Sunderland. USA
- Turner, J. E., Greville K; Murphy E.C. y Hooks. 2005. Characterization of Arabidopsis fluoroacetate-resistant mutants reveals the principal mechanism of acetate activation for entry into the glyoxylate cycle. *J Biol Chem* 280(4):2780-7.
- Tweddle, J. C., Dickie, J. B., Baskin, C. C. y Baskin, J. M. 2003. Ecological aspects of seed desiccation sensitivity. *Journal of Ecology* 91: 294–304
- Vázquez, Y. C., y Orozco, S. A.. 1990. "Seed Dormancy in the Tropical Rain Forest", en K. S. Bawa y M. Hadley (compiladores), *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants. Man and the Biosphere Series*, The Parthenon Publishing Group, París, vol. 7, pp. 247-259.
- Vibrans, H., Estrada, F. y Flores, J. G. 1998. Annual teosinte is a common weed in the Valley of Toluca, México *Zea mays* spp. Mexicana (Schrad.) Iltis. *Maydica* .43:45-48
- Vleeshouwers, L. M., Bouwmeester, H. J. and Karssen, C. M. 1995. Redefining Seed Dormancy: An attempt to integrate physiology and ecology. *Journal Ecology* 83: 1031-1037.
- White, C. y Rivi, C. 2000. Gibberellins and seed development in maize. II Gibberellin synthesis inhibition enhances abscisic acid signalin in cultivated embryos. *Plant Physiology* 122:1089-1097.
- Wilkes, H. G., 1967 *Teosinte: the closest relative of maize*. The Bussey Inst. of Harvard Univ. Cambridge.

- Wilkes, H.G. 1977. Hybridization of maize and teosinte, in Mexico and Guatemala and the improvement of maize. *Econ. Bot.* 31: 254-293.
- Wilkes, H.G. 1997. Teosinte in Mexico: Personal Retrospective and Assessment. Pp. 10-17 in: J.A., M.C. Willcox, and F. Castillo-González (eds.). 1997. *Gene Flow Among Maize Landraces, Improved Maize Varieties, and Teosinte: Implications for Transgenic Maize*. Mexico, D.F. CIMMYT.
- Wilkes, G.H. 2004. Corn, Strange and Marvelous: But Is a Definitive Origin Known? Pp.3-63 In: C.W. Smith (Ed) *Corn: Origin, History, Technology, and Production*. John Wiley & Sons.
- Wolkers, W., F., Tetteroo, F. A., Alberda, M. y Hoekstra, F. A. 1999. Changed properties of cytoplasmic matrix associated with desiccation tolerance of dried carrot somatic embryos. An *in situ* Fouriertransforms infrared spectroscopic study. *Plant Physiol.* 120:153-163.
- Zhu, J. K. 2001. Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science* 6:66-71.
- Zandt, P. A., Van- Mopper, S. 2004. The effects of maternal salinity and seed environment on germination and growth in *Iris hexagona*. *Evolutionary Ecology Research* 6: 6 813-832.

APÉNDICE

CuadroA1. Accesiones y sitios de colecta de semilla de teocintle utilizada en el estudio

Obs	CICLO	ACCESIONES	SITIO	RAZA	ESTADO	ALTITUD
1	2003	RMM-9	El Cuyotomate	Balsas	Jalisco	1288
2	2003	RMM-10	Crucero Ejutla-El Grullo	Balsas	Jalisco	1311
3	2003	RMM-11	La Lima	Balsas	Jalisco	1450
4	2003	RMM-12	Piedra Ancha	<i>Zea perennis</i>	Jalisco	2050
5	2003	RMM-13	San Lorenzo	Balsas	Jalisco	982
6	2003	RMM-14	Jirosto (Las Carboneras)	Balsas	Jalisco	426
7	2007	FAC-P-87	Arroyo Tambor	<i>Zea luxurians</i>	Oaxaca	80
8	2007	RMM-FJSM-200	La Labor	Balsas	Jalisco	933
9	2007	RMM-FJSM-201	San Lorenzo	Balsas	Jalisco	1000
10	2007	RMM-FJSM-202	Amacuautilanejo	Balsas	Jalisco	967
11	2007	RMM-203	Amacuautilanejo	Balsas	Jalisco	1007
12	2007	RMM-FJSM-204	El Estanco	Balsas	Jalisco	967
13	2007	RMM-FJSM-205	Los Naranjos de Enmedio	Balsas	Jalisco	939
14	2007	RMM-FJSM-206	Los Naranjos de Enmedio	Balsas	Jalisco	939
15	2007	RMM-FJSM-207	Crucero Ejutla-El Grullo	Balsas	Jalisco	1329
16	2007	RMM-FJSM-208	Km 14 El Grullo-Ejutla	Balsas	Jalisco	1319
17	2007	RMM-FJSM-209	Km 1 Ejutla-Estanco	Balsas	Jalisco	1137
18	2007	RMM-210	El Estanco	Balsas	Jalisco	962
19	2007	RMM-FJSM-211	Mesa de San Nicolás	Balsas	Jalisco	1186
20	2007	RMM-FJSM-212	El Cuyotomate	Balsas	Jalisco	1272
21	2007	RMM-FJSM-214	Km 14 El Grullo-Ejutla	Balsas	Jalisco	1319
22	2007	RMM-215	Km 1 Ejutla-Estanco	Balsas	Jalisco	1137
23	2007	RMM-216	Mesa de San Nicolás	Balsas	Jalisco	1186
24	2007	RMM-217	Mesa de San Nicolás	Balsas	Jalisco	1190
25	2007	RMM-218	El Cuyotomate	Balsas	Jalisco	1272
26	2007	RMM-219	Km 7 Carretera el Grullo - Ejutla	Balsas	Jalisco	1112
27	2007	RMM-220	Km 11-12 El Grullo - Ejutla	Balsas	Jalisco	1242
28	2007	RMM-221	Ejutla - Unión de Tula	Balsas	Jalisco	1344
29	2007	RMM-222	Cerro del Cristo Rey	Balsas	Jalisco	1198
30	2007	RMM-FJSM-VHRO-223	1 Km N Talpita-Potrero La Higuera	Balsas	Jalisco	520
31	2007	RMM-FJSM-VHRO-224	Huista	Balsas	Jalisco	650
32	2007	RMM-FJSM-VHRO-225	Llano del Higo (Predio La Joya)	Balsas	Jalisco	614
33	2007	RMM-FJSM-VHRO-226	Los Cimientos	Balsas	Jalisco	532
34	2007	RMM-227	Km 15.5 Unión de Tula - Ejutla	Balsas	Jalisco	1352
35	2007	RMM-228	Ejutla - Unión de Tula Km18	Balsas	Jalisco	1225
36	2007	RMM-229	Cerro del Cristo Rey	Balsas	Jalisco	1186
37	2007	RMM-FJSM-230	Agua Caliente	Balsas	Jalisco	1000

Continuación Cuadro A1

Obs	CICLO	ACCESIONES	SITIO	RAZA	ESTADO	ALTITUD
38	2007	RMM-FJSM-231	San Pedro Toxín-Pto. De Toxin	Balsas	Jalisco	1300
39	2007	RMM-FJSM-232	El Rodeo-Potrero La Carbonera	Balsas	Jalisco	1462
40	2007	RMM-FJSM-234	El Sauz	Balsas	Colima	959
41	2007	RMM-235	Piedra Ancha	<i>Zea perennis</i>	Jalisco	2057
42	2007	RMM-236	El Cuyotomate	Balsas	Jalisco	1279
43	2007	RMM-VHRO-237	La Mina (3 Km de La Cofradía)	Balsas	Jalisco	672
44	2007	RMM-VHRO-238	Lamborín (5km de La Cofradía)	Balsas	Jalisco	683
45	2007	RMM-VHRO-239	La Calera	Balsas	Jalisco	662
46	2007	RMM-VHRO-240	Huista (Predio El Espadañal)	Balsas	Jalisco	657
47	2007	RMM-VHRO-241	El Tepopote (Huista-La Cofradía)	Balsas	Jalisco	650
48	2004	JSG-ERV-409	Km 3 Ahuatlán-Poncitlán	Mesa Central	Jalisco	1510
49	2004	JSG-MAS-ERV-411	La Providencia 1 Km al N (La Noria)	Mesa Central	Jalisco	1520
50	2003	JSG-421	K10 Guachinango-La Cienega	Balsas	Jalisco	1400
51	2004	JSG-426	Cerro Churintzio	Mesa Central	Michoacán	1940
52	2004	JSG-427	El Salitre	Mesa Central	Michoacán	1574
53	2004	JSG-RMM-438	Changuitiro (1km a Purepero)	Mesa Central	Michoacán	1910
54	2004	JSG-RMM-439	Km 3.2 Churintzio-La Noria	Mesa Central	Michoacán	1791
55	2004	JSG-RMM-440	Penjamillo	Mesa Central	Michoacán	1775
56	2004	JSG-RMM-441	Km 3 Puruándiro-Las Pilas	Mesa Central	Michoacán	1948
57	2004	JSG-RMM-442	Jalapa	Mesa Central	Michoacán	1917
58	2004	JSG-RMM-443	Km 2 Puruándiro-Cuitzeo (Paseo Agua Tibia)	Mesa Central	Michoacán	1941
59	2004	JSG-RMM-444	Batuecas (1 km hacia Cuitzeo)	Mesa Central	Michoacán	2186
60	2004	JSG-RMM-445	Piñícuaro	Mesa Central	Guanajuato	2025
61	2004	JSG-RMM-446	Crucero Cepio (Piñícuaro-Moroleón)	Mesa Central	Guanajuato	1917
62	2005	JSG-RMM-447	Uriangato (salida a Yuriria)	Mesa Central	Guanajuato	1850
63	2004	JSG-RMM-448	2 Km Sur de Cuamio	Mesa Central	Michoacán	1860
64	2004	JSG-RMM-449	Hacienda La Estancia	Mesa Central	Michoacán	1888
65	2004	JSG-RMM-450	San Agustín del Maíz	Mesa Central	Michoacán	1855
66	2004	JSG-RMM-451	Km 267.5 Autopista Guadalajara-Morelia	Mesa Central	Michoacán	2019
67	2004	JSG-RMM-452	Km 351.3 Autopista Guadalajara-Morelia	Mesa Central	Michoacán	1799
68	2003	JSG-RMM-455	El Guayabo (km 132.5 Zitácuaro-Huetamo)	Balsas	Michoacán	555
69	2005	JSG-RMM-455	El Guayabo (km 132.5 Zitácuaro-Huetamo)	Balsas	Michoacán	550
70	2003	JSG-RMM-456	La Crucita (km 135 Zitácuaro-Huetamo)	Balsas	Michoacán	609
71	2005	JSG-RMM-456	La Crucita (km 135 Zitácuaro-Huetamo)	Balsas	Michoacán	608
72	2003	JSG-RMM-457	El Potrero (km 145.5 Zitácuaro-Huetamo)	Balsas	Michoacán	654
73	2003	JSG-RMM-458	Quenchendio (km 151.5 Zitácuaro-Huetamo)	Balsas	Michoacán	635
74	2005	JSG-RMM-458	Quenchendio (km 151.5 Zitácuaro-Huetamo)	Balsas	Michoacán	633
75	2003	JSG-RMM-459	Crucero Puertas de Chiripio	Balsas	Michoacán	653
76	2005	JSG-RMM-460	Cuirindalillo (km 142 Huetamo-Carácuaro)	Balsas	Michoacán	712

Continuación Cuadro A1

Obs	CICLO	ACCESIONES	SITIO	RAZA	ESTADO	ALTITUD
77	2005	JSG-RMM-461	El Zapote (km 124.5 Huetamo-Carácuaro)	Balsas	Michoacán	915
78	2003	JSG-RMM-461	El Zapote (km 122 Huetamo-Caracuaro)	Balsas	Michoacán	901
79	2005	JSG-RMM-463	Opopeo	Mesa Central	Michoacán	2214
80	2004	JSG-465	San Jerónimo (Cerro Grande)	Mesa Central	Jalisco	1597
81	2003	JSG-RMM-LCL-468	Autopista Atlacomulco c. Toluca	Chalco	México	2636
82	2003	JSG-RMM-LCL-469	San Isidro (ca. S.Fco. Tlalcilcalpan)	Chalco	México	2766
83	2003	JSG-RMM-LCL-470	Km1 Cacalomacan-Toluca	Chalco	México	2769
84	2003	JSG-RMM-LCL-471	Chapultepec	Chalco	México	2595
85	2003	JSG-RMM-LCL-473	Ruinas de Malinalco	Balsas	México	1901
86	2003	JSG-RMM-LCL-474	Amatlán (La Puerta)	Balsas	Morelos	1654
87	2003	JSG-RMM-LCL-475	Camino Amatlán-Huilotepec	Balsas	Morelos	1696
88	2003	JSG-RMM-LCL-476	Soyatzingo	Chalco	México	2480
89	2003	JSG-RMM-LCL-479	Amecameca	Chalco	México	2471
90	2003	JSG-RMM-LCL-480	Km 1 Cocotitlán-Juchitepec	Chalco	México	2280
91	2003	JSG-RMM-LCL-481	Km 1 Tenango del Aire-Juchitepec	Chalco	México	2432
92	2003	JSG-RMM-LCL-482	Temamatla	Chalco	México	2295
93	2003	JSG-RMM-LCL-483	San Cristobal Honduras	Balsas	Oaxaca	1272
94	2003	JSG-RMM-LCL-486	El Rodeo	Balsas	Oaxaca	982
95	2005	JSG-RMM-LCL-487	Crucero Lagunitas (Tecoanapa-Saucitos)	Balsas	Guerrero	590
96	2003	JSG-RMM-LCL-487	Crucero Lagunitas (Tecoanapa-Saucitos)	Balsas	Guerrero	603
97	2003	JSG-RMM-LCL-488	Tierra Colorada (Km 60 Chilpancingo-Acapulco)	Balsas	Guerrero	378
98	2005	JSG-RMM-LCL-488	Tierra Colorada (Km 60 Chilpancingo-Acapulco)	Balsas	Guerrero	378
99	2003	JSG-RMM-LCL-489	El Rincón (Rincón de la Vía)	Balsas	Guerrero	744
100	2005	JSG-RMM-LCL-489	El Rincón (Rincón de la Vía)	Balsas	Guerrero	739
101	2003	JSG-RMM-LCL-490	El Ricón-Acahuizotla	Balsas	Guerrero	827
102	2005	JSG-RMM-LCL-491	Acahuizotla-Palo Blanco	Balsas	Guerrero	1016
103	2003	JSG-RMM-LCL-491	Acahuizotla-Palo Blanco	Balsas	Guerrero	1016
104	2003	JSG-RMM-LCL-493	Km 2 S Palo Blanco (km 30 Carr. 95)	Balsas	Guerrero	1167
105	2005	JSG-RMM-LCL-493	Km 2 S Palo Blanco (km 30 Carr. 95)	Balsas	Guerrero	1156
106	2003	JSG-RMM-LCL-494	El Salado (Amate Amarillo)	Balsas	Guerrero	1132
107	2005	JSG-RMM-LCL-494	El Salado (Amate Amarillo)	Balsas	Guerrero	1158
108	2005	JSG-RMM-LCL-495	Ixcateopan (salida a Taxco)	Balsas	Guerrero	1890
109	2003	JSG-RMM-LCL-495	Ixcateopan (salida a Taxco)	Balsas	Guerrero	1895
110	2005	JSG-RMM-LCL-497	Km 3-4 Ixcateopan-Pachivia	Balsas	Guerrero	1735
111	2003	JSG-RMM-LCL-497	Km 3-4 Ixcateopan-Pachivia	Balsas	Guerrero	1726
112	2003	JSG-RMM-LCL-498	Ahuacatlán (km 1.5 del entronque)	Balsas	Guerrero	1528
113	2005	JSG-RMM-LCL-498	Ahuacatlán (km 1.5 del entronque)	Balsas	Guerrero	1522
114	2003	JSG-RMM-LCL-499	Km 1 Alcholoa-Arcelia	Balsas	Guerrero	1506
115	2005	JSG-RMM-LCL-499	Km 72 Iguala-Arcelia (Km 1 Alcholoa-Arcelia)	Balsas	Guerrero	1534
116	2005	JSG-RMM-LCL-500	Zacatlancillo (km 80 cerro El Chivo)	Balsas	Guerrero	1740

Continuación Cuadro A1

Obs	CICLO	ACCESIONES	SITIO	RAZA	ESTADO	ALTITUD
117	2003	JSG-RMM-LCL-500	Zacatlancillo (km 80 cerro El Chivo)	Balsas	Guerrero	1748
118	2003	JSG-RMM-LCL-501	Km 7 Carr. Ixcapuzalco	Balsas	Guerrero	1797
119	2005	JSG-RMM-LCL-502	Km 3.5 Carr. Ixcapuzalco	Balsas	Guerrero	1652
120	2003	JSG-RMM-LCL-502	Km 3.5 Carr. Ixcapuzalco	Balsas	Guerrero	1701
121	2003	JSG-RMM-LCL-503	Plan de los Timbres	Balsas	Guerrero	1215
122	2005	JSG-RMM-LCL-503	Plan de los Timbres	Balsas	Guerrero	1208
123	2003	JSG-RMM-LCL-504	San Miguel de las Palmas	Balsas	Guerrero	1173
124	2005	JSG-RMM-LCL-504	San Miguel de las Palmas	Balsas	Guerrero	1176
125	2003	JSG-RMM-LCL-505	Llano de Villegas	Balsas	Guerrero	1160
126	2005	JSG-RMM-LCL-505	Llano de Villegas	Balsas	Guerrero	1146
127	2003	JSG-RMM-LCL-509	Paso Morelos	Balsas	Guerrero	1092
128	2005	JSG-RMM-LCL-510	Rincón del Sauce	Balsas	Guerrero	1624
129	2003	JSG-RMM-LCL-510	Rincón del Sauce	Balsas	Guerrero	1629
130	2003	JSG-RMM-LCL-511	Crucero Amates Grandes	Balsas	Guerrero	1110
131	2005	JSG-RMM-LCL-511	Crucero Amates Grandes	Balsas	Guerrero	1184
132	2003	JSG-RMM-LCL-512	Km 3 Amates Grandes-Teloloapan	Balsas	Guerrero	1210
133	2005	JSG-RMM-LCL-512	Km 3 Amates Grandes-Teloloapan	Balsas	Guerrero	1225
134	2003	JSG-RMM-LCL-513	Km 1 El Crustel-Teloloapan	Balsas	Guerrero	985
135	2005	JSG-RMM-LCL-513	Km 1 El Crustel-Teloloapan	Balsas	Guerrero	982
136	2003	JSG-RMM-LCL-514	Km 80 Huetamo-Villa Madero	Balsas	Michoacán	832
137	2005	JSG-RMM-LCL-514	Km 80 Huetamo-Villa Madero	Balsas	Michoacán	832
138	2003	JSG-RMM-LCL-515	La Cadena (Km 93 Huetamo-Villa Madero)	Balsas	Michoacán	759
139	2005	JSG-RMM-LCL-515	La Cadena (Km 93 Huetamo-Villa Madero)	Balsas	Michoacán	759
140	2003	JSG-RMM-LCL-516	Puente Petembo (km 99-100 Huetamo-V.Madero)	Balsas	Michoacán	672
141	2005	JSG-RMM-LCL-516	Puente Petembo (km 99-100 Huetamo-V.Madero)	Balsas	Michoacán	661
142	2003	JSG-RMM-LCL-517	Puerto de la Cruz (Km 119 Huetamo-V.Madero)	Balsas	Michoacán	870
143	2005	JSG-RMM-LCL-517	Puerto de la Cruz (Km 119 Huetamo-V.Madero)	Balsas	Michoacán	843
144	2003	JSG-RMM-LCL-518	El Zapote	Balsas	Michoacán	834
145	2003	JSG-RMM-LCL-519	Puerto El Coyote (km 131 Huetamo-V. Madero)	Balsas	Michoacán	727
146	2005	JSG-RMM-LCL-519	Puerto El Coyote (km 131 Huetamo-V. Madero)	Balsas	Michoacán	720
147	2003	JSG-RMM-LCL-520	Km 135-136 Huetamo-Villa Madero	Balsas	Michoacán	677
148	2005	JSG-RMM-LCL-520	Km 137.5 Huet-V Madero (ca. Paso de Núñez)	Balsas	Michoacán	669
149	2003	JSG-RMM-LCL-522	Crucero San Juan Tizapán (Las Anonas)	Balsas	México	808
150	2005	JSG-RMM-LCL-522	Crucero San Juan Tizapán	Balsas	México	795
151	2005	JSG-RMM-LCL-523	(Km 118-119 134 Toluca-Altamirano)	Balsas	México	958
152	2003	JSG-RMM-LCL-523	Salitre-Monte de Dios	Balsas	México	955
153	2005	JSG-RMM-LCL-524	Km 106 Toluca-Altamirano	Balsas	México	1422
154	2003	JSG-RMM-LCL-524	Km 107-108 Toluca-Altamirano	Balsas	México	1424
155	2005	JSG-RMM-LCL-525	Km 109-110 Tejupilco-Altamirano (Cuadrilla de	Balsas	México	1355
156	2003	JSG-RMM-LCL-525	Km 112 Toluca-Altamirano	Balsas	México	1355

Continuación Cuadro A1

Obs	CICLO	ACCESIONES	SITIO	RAZA	ESTADO	ALTITUD
157	2003	JSG-RMM-LCL-526	Km 119 Toluca-Altamirano	Balsas	México	1015
158	2005	JSG-RMM-LCL-526	Km 116 Toluca-Altamirano (Plaza de Gallos-Las	Balsas	México	1018
159	2003	JSG-RMM-LCL-527	Km 132 Toluca-Altamirano	Balsas	México	849
160	2005	JSG-RMM-LCL-527	Km 130 Toluca-Altamirano (ca. Pinzanes)	Balsas	México	849
161	2003	JSG-RMM-LCL-528	Huixtitla (Km 8 Sur de Palmar Chico)	Balsas	México	1008
162	2005	JSG-RMM-LCL-528	Huixtitla (Km 8 Sur de Palmar Chico)	Balsas	México	1002
163	2003	JSG-RMM-LCL-530	Pueblo Nuevo-El Sitio (km 6 a Palmar Chico)	Balsas	México	739
164	2005	JSG-RMM-LCL-530	Pueblo Nuevo-El Sitio (km 6 a Palmar Chico)	Balsas	México	730
165	2003	JSG-RMM-LCL-531	Acatitlán-El Puente	Balsas	México	1075
166	2003	JSG-RMM-LCL-532	K2 Zacazonapan-Luvianos (EL Puente)	Balsas	México	1085
167	2005	JSG-RMM-LCL-533	K2 Zacazonapan-Otzoloapan	Balsas	México	1468
168	2003	JSG-RMM-LCL-533	K2 Zacazonapan-Otzoloapan	Balsas	México	1454
169	2005	JSG-RMM-LCL-534	Km 8 Zuluapan-Tingambato	Balsas	México	1178
170	2003	JSG-RMM-LCL-534	Km 8 Zuluapan-Tingambato	Balsas	México	1174
171	2005	JSG-RMM-LCL-535	Km 2.5 Zuluapan-Tingambato	Balsas	México	1346
172	2003	JSG-RMM-LCL-535	Km 4 Zuluapan-Tingambato	Balsas	México	1340
173	2003	JSG-RMM-LCL-536	Km 3 Cd. Hidalgo-Morelia	Mesa Central	Michoacán	2102
174	2003	JSG-RMM-LCL-537	Km 37 Temascal-Huetamo	Balsas	Michoacán	1030
175	2003	JSG-RMM-LCL-538	Km 33.5 Temascal-Huetamo	Balsas	Michoacán	1100
176	2003	JSG-RMM-LCL-539	Queretanillo	Balsas	Michoacán	1342
177	2003	JSG-JRP-ERG-540	K6.5 San Marcos-Amatlán de Cañas	Balsas	Jalisco	1519
178	2003	JSG-JRP-ERG-541	Puerta del Limón (Pie de la Cuesta-Amatlán)	Balsas	Nayarit	797
179	2003	JSG-JRP-ERG-542	3 km E de Amatlán de Cañas	Balsas	Nayarit	856
180	2003	JSG-JRP-ERG-543	Amatlán de Cañas (Junto al Panteón)	Balsas	Nayarit	880
181	2003	JSG-JRP-ERG-544	El Rodeo (Km 7 Tepuzhuacán-El Tablillo)	Balsas	Jalisco	888
182	2003	JSG-JRP-ERG-545	El Tablillo	Balsas	Jalisco	1123
183	2003	JSG-RMM-LCL-546	Los Cimientos	Balsas	Jalisco	552
184	2003	JSG-RMM-LCL-547	El Tepopote (Huista-La Cofradía)	Balsas	Jalisco	683
185	2003	JSG-RMM-LCL-548	La Cofradía (2km al E)	Balsas	Jalisco	635
186	2003	JSG-RMM-LCL-550	Km 14 El Grullo-Ejutla	Balsas	Jalisco	1325
187	2003	JSG-RMM-LCL-551	Las Joyas (Las Playas)	<i>Z. diploperenni</i>	Jalisco	1870
188	2003	JSG-RMM-LCL-552	Corralitos	<i>Z. diploperenni</i>	Jalisco	1854
189	2003	JSG-LCL-554	El Sauz	Balsas	Colima	1103
190	2003	JSG-RMM-LCL-555	1 Km N Talpitita-Potrero La Higuera	Balsas	Jalisco	526
191	2003	JSG-RMM-LCL-556	El Estanco-Amacautitlanejo	Balsas	Jalisco	1004
192	2003	JSG-RMM-557	Km 100 Autopista Uruapan-L. Cárdenas	Balsas	Michoacán	1256
193	2003	JSG-RMM-558	Taretan (La Perimera)	Balsas	Michoacán	1170
194	2004	JSG-LCL-559	Lázaro Cárdenas	Mesa Central	Michoacán	2410
195	2004	JSG-LCL-562	Km 1 Zináparo-Churintzio	Mesa Central	Michoacán	1905
196	2004	JSG-LCL-564	Chucándiro-El Salitre	Mesa Central	Michoacán	1858
197	2004	JSG-LCL-565	San Cristobal (km 0.5 a Chucándiro)	Mesa Central	Michoacán	1848

Continuación Cuadro A1

Obs	CICLO	ACCESIONES	SITIO	RAZA	ESTADO	ALTITUD
198	2004	JSG-LCL-566	Km 334.5 Autopista Morelia-Guadalajara	Mesa Central	Michoacán	2055
199	2005	JSG-RMM-LCL-568	Km 1 Tierra Colorada-Acapulco	Balsas	Guerrero	300
200	2005	JSG-RMM-LCL-571	Km 1 Ixcateopan-Pachivia	Balsas	Guerrero	1733
201	2005	JSG-RMM-LCL-572	Km 12-13 Carretera a Ixcapuzalco	Balsas	Guerrero	1678
202	2005	JSG-RMM-LCL-573	K2 Llano de la Merced-Ixcapaneca	Balsas	Guerrero	1580
203	2005	JSG-RMM-LCL-578	Crucero Erendira	Balsas	Michoacán	698
204	2005	JSG-RMM-LCL-580	Las Anonas	Balsas	México	729
205	2005	JSG-RMM-LCL-582	Km 3.6 Peña Blanca-Palmar Chico	Balsas	México	812
206	2005	JSG-RMM-LCL-584	Santa María (Km 2 Zacazonapan-Luvianos)	Balsas	México	1210
207	2005	JSG-LCL-JGRF-585	Zapotitos (Km 1 Porullo-El Timbinal)	Mesa Central	Guanajuato	1840
208	2005	JSG-LCL-JGRF-586	El Salteador (Km 9.5 a El Timbinal)	Mesa Central	Guanajuato	2023
209	2005	JSG-LCL-JGRF-587	Tupatarillo (Km 1 hacia Piñicuar)	Mesa Central	Michoacán	1932
210	2005	JSG-LCL-JGRF-590	Patambaro (Km 100 Carr- MICH-27)	Mesa Central	Michoacán	1780
211	2006	LCL-JSG-592	San Antonio de Rivas	Mesa Central	Jalisco	1600
212	2006	JSG-593	Arroyo Tambor	<i>Zea luxurians</i>	Oaxaca	82
213	2007	JSG-SRV-604	Arroyo Tejamanil (ca. La Rinconada)	Nobogame	Chihuahua	1920
214	2007	JSG-SRV-606	Tarahumares	Nobogame	Chihuahua	1951
215	2007	JSG-SRV-607	Arrollo Tarahumares (Casa Blanca-Tarahumares)	Nobogame	Chihuahua	1928
216	2007	JSG-JMHC-608	San Andrés Cuexcontitlán (San Cristobal)	Chalco	México	2596
217	2007	JSG-JMHC-609	San Mateo Oztacatipan	Chalco	México	2597
218	2007	JSG-JMHC-610	Toluca (carretera a Atlacomulco)	Chalco	México	2635
219	2007	JSG-JMHC-611	San Isidro (ca. S.Fco. Tlalcalcalpan)	Chalco	México	2751
220	2007	JSG-JMHC-612	Cacalomacán	Chalco	México	2760
221	2007	JSG-JMHC-613	Desviación MEX-55 a Ocoyoacac	Chalco	México	2579
222	2007	JSG-JMHC-614	El Pedregal	Chalco	México	2592
223	2007	JSG-JMHC-615	Chapultepec	Chalco	México	2602
224	2007	JSG-JMHC-616	Autopista Ixtapan de la Sal (San Andrés Ocotl	Chalco	México	2625
225	2007	JSG-JMHC-617	Santa María Rayón	Chalco	México	2610
226	2007	JSG-JMHC-621	San Nicolás de Los Ranchos (Cañada Grande)	Chalco	Puebla	2455
227	2007	JSG-JMHC-622	Km 18 Cd. Serdán-San Salvador El Seco	Chalco	Puebla	2480
228	2007	JSG-JMHC-623	Km 1 Aljojuca-Santa María Coatepec	Chalco	Puebla	2437
229	2007	JSG-JMHC-624	Km 1 Santa María Coatepec-San Salvador El Sec	Chalco	Puebla	2451
230	2007	JSG-JMHC-625	San Salvador El Seco-San Nicolás Buenos Aires	Chalco	Puebla	2380
231	2007	JSG-JMHC-626	San Nicolás Buenos Aires	Chalco	Puebla	2388
232	2007	JSG-JMHC-627	Tlachichuca-José María Morelos	Chalco	Puebla	2560
233	2007	JSG-JMHC-628	Guadalupe Libertad	Chalco	Puebla	2512
234	2007	JSG-JMHC-629	San Francisco Independencia	Chalco	Puebla	2670
235	2007	JSG-JMHC-630	Ciudad Serdán	Chalco	Puebla	2539
236	2007	JSG-JMHC-631	Tenancingo (km 11 Puebla Tlaxcala)	Chalco	Tlaxcala	2311
237	2007	JSG-JMHC-632	Km 1 Cocotitlán-Juchitepec	Chalco	México	2272

Continuación Cuadro A1

Obs	CICLO	ACCESIONES	SITIO	RAZA	ESTADO	ALTITUD
238	2007	JSG-JMHC-633	Temamatla-Tenango del Aire	Chalco	México	2297
239	2007	JSG-JMHC-634	San Matías Cuijingo	Chalco	México	2485
240	2007	JSG-JMHC-635	San Antonio Zoyatzingo	Chalco	México	2468
241	2007	JSG-JMHC-636	1 km N de Amecameca (prol. F.I. Madero)	Chalco	México	2500
242	2007	JSG-JMHC-637	San Antonio Tlaltecahuacan	Chalco	México	2470
243	2007	JSG-JMHC-638	Miraflores-La Candelaria Tlapala	Chalco	México	2280
244	2007	JSG-JMHC-639	San Martín Netzahualcoyotl (Boyeros)	Chalco	México	2254
245	2007	JSG-JMHC-640	San Felipe (Tocuila)	Chalco	México	2244
246	2007	JLNCM-642	Km 1 Huitzuc-Paso Morelos	Balsas	Guerrero	963
247	2007	JLNCM-643	Plan de los Timbres	Balsas	Guerrero	1183
248	2007	JLNCM-644	Paso Morelos	Balsas	Guerrero	1096
249	2007	JLNCM-645	Llano de Villegas	Balsas	Guerrero	1162
250	2007	JLNCM-646	Vista Hermosa (La Lobera)	Balsas	Guerrero	1580
251	2007	JLNCM-647	Camino Vista Hermosa-Olinálá	Balsas	Guerrero	1497
252	2007	JLNCM-649	Camino Vista Hermosa-Colotlipa (Barranca La C	Balsas	Guerrero	1020
253	2007	JLNCM-650	Camino Vista Hermosa-Colotlipa (Barranca La C	Balsas	Guerrero	940
254	2007	JLNCM-651	Colotlipa	Balsas	Guerrero	815
255	2007	JLNCM-652	Tepechicotlán-Mochitlán	Balsas	Guerrero	1032
256	2007	JLNCM-653	Km 1 Tierra Colorada-Acapulco	Balsas	Guerrero	344
257	2007	JLNCM-654	El Rincón (Rincón de la Vía)	Balsas	Guerrero	740
258	2007	JLNCM-655	Brecha Acahuizotla-Palo Blanco (ca. Posada de	Balsas	Guerrero	932
259	2007	JLNCM-656	Posada de la Paz-Palo Blanco	Balsas	Guerrero	1044
260	2007	JLNCM-657	El Salado (Amate Amarillo)	Balsas	Guerrero	1150
261	2007	JLNCM-658	Ahuehuetzingo	Balsas	Guerrero	1121
262	2007	JLHNM-659	El Cruztel	Balsas	Guerrero	987
263	2007	JLHNM-660	Crucero Amates Grandes	Balsas	Guerrero	1077
264	2007	JLHNM-661	Zacatlancillo (km 80 cerro El Chivo)	Balsas	Guerrero	1746
265	2007	JLHNM-662	Km 72.5 Iguala-Arcelia (Ca. Alcholoa)	Balsas	Guerrero	1560
266	2007	JLHNM-663	Ixcapuzalco (Piedras Anchas)	Balsas	Guerrero	1720
267	2007	JLHNM-664	K2 Llano de la Merced-Ixcapaneca	Balsas	Guerrero	1524
268	2007	JLHNM-665	Km 1 El Pochote-Ixcapuzalco	Balsas	Guerrero	1637
269	2007	JLHNM-666	Ixcateopan (salida a Taxco)	Balsas	Guerrero	1891
270	2007	JLHNM-667	Km 1 Ixcateopan-Pachivía	Balsas	Guerrero	1730
271	2007	JLHNM-668	Km 22 Teloloapan-Apaxtla de Castrejón	Balsas	Guerrero	1088
272	2007	JLHNM-669	Oxtotitlán (Km 30 Teloloapan-Apaxtla de Castr	Balsas	Guerrero	1098
273	2007	JSG-LCL-670	Colonia Moctezuma (km 23 Arcelia-Amatepec)	Balsas	México	870
274	2007	JSG-LCL-671	Santa Ana Zicatecoyan (Col de la Papaya)	Balsas	México	1026
276	2007	JSG-LCL-673	Cuadrilla Nueva (ca. San Pedro Limón)	Balsas	México	651
277	2007	JSG-LCL-674	Huixtitla (Km 8 Sur de Palmar Chico)	Balsas	México	1008
278	2007	JSG-LCL-675	San Nicolás Tolentino	Balsas	México	1402

Continuación Cuadro A1

Obs	CICLO	ACCESIONES	SITIO	RAZA	ESTADO	ALTITUD
279	2007	JSG-LCL-676	Santo Tomás de los Plátanos	Balsas	México	1345
280	2007	JSG-LCL-677	Km 35 Valle de Bravo-Zuluapan (El Llano)	Balsas	México	1240
281	2007	JSG-LCL-678	Salitre del Puente	Balsas	México	1000
282	2007	JSG-LCL-679	Km 109-110 Tejupilco-Altamirano (Cuadrilla de	Balsas	México	1357
283	2007	JSG-LCL-680	Km 116 Toluca-Altamirano (Plaza de Gallos-Las	Balsas	México	1012
284	2007	JSG-LCL-681	Km 6 Pueblo Nuevo-El Sitio (San Lucas Pueblo	Balsas	México	737
285	2007	JSG-LCL-682	Km 130 Toluca-Altamirano (ca. Pinzanes)	Balsas	México	815
286	2007	JSG-LCL-683	El estanco	Balsas	México	1140
287	2007	JSG-LCL-684	Quenchendio (km 151.5 Zitácuaro-Huetamo)	Balsas	Michoacán	631
288	2007	JSG-LCL-685	Extremo Este Cerro Grande (San Jerónimo)	Mesa central	Jalisco	1583
289	2007	JSG-LCL-686	El Gobernador	Mesa central	Jalisco	1540
290	2007	JSG-LCL-687	2 km N de La Providencia	Mesa central	Jalisco	1544
291	2007	JSG-LCL-688	La Providencia 1 Km al N (La Noria)	Mesa central	Jalisco	1542
292	2007	JSG-LCL-689	Km 2 Poncitlán-Ahuatlán	Mesa central	Jalisco	1550
293	2008	JVLJ-691	San Andrés Milpillas-Charco Verde	<i>Zea diploperemis</i>	Nayarit	1401
294	2008	JVLJ-692	San Andrés Milpillas	<i>Zea diploperennis</i>	Nayarit	1400
295	2008	JVLJ-693	San Andrés Milpillas-Arroyo La Mesa	<i>Zea diploperem</i>	Nayarit	1392
296	2008	JSG-LCL-695	Loma de La Mesa	<i>Zea perennis</i>	Jalisco	2174
297	2008	JSG-LCL-JRP-697	K6.5 San Marcos-Amatlán de Cañas	Balsas	Jalisco	1518
298	2008	JSG-LCL-JRP-698	El Rodeo-crucero a Zacatongo	Balsas	Jalisco	890
299	2008	JSG-LCL-JRP-699	0.5Km N El Tablillo	Balsas	Jalisco	1081
300	2008	JSG-LCL-JRP-700	1km El Tablillo-Llano Grande	Balsas	Jalisco	1128
301	2008	JSG-LCL-JRP-701	Potrero El Cuastecomate (ca. Las Carboneras)	Balsas	Jalisco	1188
302	2008	JSG-LCL-JRP-702	Camino Las Carboneras-El Tablillo	Balsas	Jalisco	1153
303	2009	JSG-LCL-703	Km2,3 Guachinango-Ameca	Balsas	Jalisco	1501
304	2009	JSG-LCL-704	Km 8 Gauchinango-La Ciénega	Balsas	Jalisco	1442
305	2009	JJS-SRV-EAM-705	Potrero El Tepalcate al N de San José de Tuitán	Durango	Durango	1347
306	2009	JJS-SRV-EAM-708	Calabacillas-Potrero Michoacanes-Tuitán	Durango	Durango	1349
307	2009	JJS-SRV-EAM-709	Puente Dalila-Rancho Dalila, km 7 Carr. a Zacatecas	Durango	Durango	1332
308	2009	JJS-SRV-EAM-710	Puente Gavilanes, Km 9 Carr. a Zacatecas	Durango	Durango	1333

Cuadro A2. Nivel de latencia presentado en accesiones de teocintle utilizadas en el estudio.

Obs	CICLO	NCOL	RAZA	ESTADO	ALTITUD	Ener	Marzo	Mayo	Julio	Septiembre	Noviembre	Nivel latencia
1	2005	463	Mesa Central	Michoacán	2214	97.5	90	82.5	95	95	92.5	0
2	2003	469	Chalco	México	2766	85	95	100	100	95	92.5	0
3	2007	607	Nobogame	Chihuahua	1928	90	96.67	86.67	70	78.33	68.33	0
4	2007	609	Chalco	México	2597	83.33	85	88.33	76.67	71.67	75	0
5	2007	610	Chalco	México	2635	80	70	70	80	66.67	50	0
6	2007	611	Chalco	México	2751	95	100	93.33	88.33	98.33	80	0
7	2007	613	Chalco	México	2579	91.67	100	88.33	95	91.67	85	0
8	2007	614	Chalco	México	2592	96.67	95	96.67	91.67	93.33	81.67	0
9	2007	622	Chalco	Puebla	2480	86.67	90	60	98.33	83.33	93.33	0
10	2007	623	Chalco	Puebla	2437	93.33	95	96.67	81.67	86.67	85	0
11	2007	624	Chalco	Puebla	2451	90	98.33	95	90	86.67	91.67	0
12	2007	625	Chalco	Puebla	2380	80	85	80	80	75	68.33	0
13	2007	627	Chalco	Puebla	2560	83.33	81.67	83.33	83.33	70	65	0
14	2007	628	Chalco	Puebla	2512	88.33	98.33	96.67	96.67	91.67	85	0
15	2007	630	Chalco	Puebla	2539	81.67	88.33	86.67	95	90	86.67	0
16	2007	631	Chalco	Tlaxcala	2311	93.33	100	98.33	96.67	83.33	90	0
17	2007	635	Chalco	México	2468	80	73.33	96.67	80	56.67	50	0
18	2007	638	Chalco	México	2280	83.33	91.67	86.67	90	85	63.33	0
19	2007	640	Chalco	México	2244	90	95	93.33	100	85	88.33	0
20	2008	692	<i>Zea diploperennis</i>	Nayarit	1400	80	100	98.33	90	98.33	100	0
21	2008	693	<i>Zea diploperenn</i>	Nayarit	1392	90	95	100	93.33	96.67	88.33	0
22	2008	695	<i>Zea perennis</i>	Jalisco	2174	83.33	93.33	70	73.33	86.67	86.67	0
23	2009	709	Durango	Durango	1332	98.33	100	98.33	100	100	98.33	0
24	2003	11	Balsas	Jalisco	1450	0	30	95	80	95	100	1
25	2003	12	<i>Zea perennis</i>	Jalisco	2050	0	92.5	92.5	100	97.5	100	1
26	2007	202	Balsas	Jalisco	967	3.33	55	80	91.67	90	93.33	1
27	2007	206	Balsas	Jalisco	939	0	43.33	86.67	100	100	98.33	1
28	2007	207	Balsas	Jalisco	1329	0	60	91.67	98.33	95	96.67	1
29	2007	208	Balsas	Jalisco	1319	3.33	71.67	93.33	95	98.33	98.33	1
30	2007	209	Balsas	Jalisco	1137	3.33	56.67	90	96.67	100	96.67	1
31	2007	215	Balsas	Jalisco	1137	1.67	61.67	83.33	95	95	95	1
32	2007	216	Balsas	Jalisco	1186	3.33	36.67	86.67	98.33	91.67	98.33	1
33	2007	219	Balsas	Jalisco	1112	1.67	73.33	96.67	80	95	95	1
34	2007	220	Balsas	Jalisco	1242	1.67	66.67	100	98.33	96.67	96.67	1
35	2007	221	Balsas	Jalisco	1344	0	88.33	75	100	95	91.67	1
36	2007	222	Balsas	Jalisco	1198	0	70	90	90	100	96.67	1
37	2007	224	Balsas	Jalisco	650	0	15	80	95	98.33	98.33	1
38	2007	225	Balsas	Jalisco	614	0	38.33	96.67	86.67	98.33	98.33	1
39	2007	227	Balsas	Jalisco	1352	1.67	71.67	95	96.67	100	100	1
40	2007	228	Balsas	Jalisco	1225	1.67	50	81.67	100	100	98.33	1

Continuación cuadro A2

41	2007	229	Balsas	Jalisco	1186	0	68.33	95	96.67	98.33	98.33	1
42	2007	231	Balsas	Jalisco	1300	6.67	75	95	95	96.67	93.33	1
43	2007	232	Balsas	Jalisco	1462	6.67	75	95	88.33	98.33	98.33	1
44	2007	234	Balsas	Colima	959	3.33	46.67	88.33	65	96.67	83.33	1
45	2007	235	<i>Zea perennis</i>	Jalisco	2057	51.67	80	83.33	76.67	76.67	80	1
46	2007	236	Balsas	Jalisco	1279	10	23.33	81.67	95	100	98.33	1
47	2007	240	Balsas	Jalisco	657	0	18.33	86.67	98.33	96.67	95	1
48	2004	409	Mesa Central	Jalisco	1510	5	42.5	97.5	95	80	70	1
49	2003	421	Balsas	Jalisco	1400	0	45	95	92.5	95	100	1
50	2004	426	Mesa Central	Michoacán	1940	0	57.5	92.5	95	95	70	1
51	2004	439	Mesa Central	Michoacán	1791	0	45	92.5	97.5	100	62.5	1
52	2004	441	Mesa Central	Michoacán	1948	2.5	40	87.5	97.5	95	95	1
53	2004	442	Mesa Central	Michoacán	1917	0	10	80	92.5	97.5	60	1
54	2004	443	Mesa Central	Michoacán	1941	0	62.5	85	100	95	97.5	1
55	2004	444	Mesa Central	Michoacán	2186	2.5	72.5	95	100	100	97.5	1
56	2004	445	Mesa Central	Guanajuato	2025	0	20	80	95	97.5	92.5	1
57	2005	447	Mesa Central	Guanajuato	1850	2.5	32.5	90	87.5	77.5	85	1
58	2004	448	Mesa Central	Michoacán	1860	2.5	27.5	82.5	97.5	97.5	87.5	1
59	2004	450	Mesa Central	Michoacán	1855	5	30	87.5	92.5	92.5	97.5	1
60	2004	451	Mesa Central	Michoacán	2019	0	47.5	95	97.5	97.5	87.5	1
61	2004	452	Mesa Central	Michoacán	1799	0	17.5	97.5	100	97.5	72.5	1
62	2003	468	Chalco	México	2636	12.5	60	87.5	90	80	100	1
63	2003	470	Chalco	México	2769	75	85	97.5	92.5	90	100	1
64	2003	471	Chalco	México	2595	55	82.5	97.5	80	70	100	1
65	2003	473	Balsas	México	1901	0	45	82.5	82.5	95	100	1
66	2003	474	Balsas	Morelos	1654	2.5	40	87.5	100	92.5	100	1
67	2003	475	Balsas	Morelos	1696	2.5	72.5	97.5	95	97.5	100	1
68	2003	476	Chalco	México	2480	15	60	97.5	72.5	72.5	100	1
69	2003	479	Chalco	México	2471	12.5	55	95	85	82.5	100	1
70	2003	480	Chalco	México	2280	15	65	100	92.5	87.5	100	1
71	2003	481	Chalco	México	2432	2.5	62.5	92.5	95	92.5	100	1
72	2003	482	Chalco	México	2295	2.5	65	97.5	82.5	85	100	1
73	2003	483	Balsas	Oaxaca	1272	5	50	90	100	97.5	100	1
74	2003	486	Balsas	Oaxaca	982	0	40	100	97.5	92.5	100	1
75	2005	495	Balsas	Guerrero	1890	2.5	30	85	92.5	97.5	87.5	1
76	2005	497	Balsas	Guerrero	1735	0	25	90	95	97.5	92.5	1
77	2005	500	Balsas	Guerrero	1740	0	17.5	85	100	87.5	85	1
78	2003	501	Balsas	Guerrero	1797	0	17.5	82.5	92.5	95	100	1
79	2005	510	Balsas	Guerrero	1624	0	20	82.5	100	85	82.5	1
80	2005	524	Balsas	México	1422	0	20	90	95	92.5	75	1
81	2005	533	Balsas	México	1468	2.5	12.5	82.5	95	87.5	60	1
82	2005	535	Balsas	México	1346	0	7.5	80	92.5	90	85	1

Continuación cuadro A2

83	2003	536	Mesa Central	Michoacán	2102	45	95	97.5	92.5	95	100	1
84	2003	551	<i>Z. diploperennis</i>	Jalisco	1870	0	100	97.5	82.5	87.5	100	1
85	2003	552	<i>Z. diploperennis</i>	Jalisco	1854	0	82.5	92.5	92.5	92.5	87.5	1
86	2003	557	Balsas	Michoacán	1256	0	30	95	97.5	100	100	1
87	2004	559	Mesa Central	Michoacán	2410	57.5	95	100	90	95	80	1
88	2004	562	Mesa Central	Michoacán	1905	5	45	90	92.5	97.5	100	1
89	2004	564	Mesa Central	Michoacán	1858	0	42.5	90	95	97.5	92.5	1
90	2004	565	Mesa Central	Michoacán	1848	0	27.5	87.5	92.5	90	95	1
91	2004	566	Mesa Central	Michoacán	2055	0	17.5	87.5	92.5	90	82.5	1
92	2005	571	Balsas	Guerrero	1733	5	25	92.5	97.5	90	85	1
93	2005	572	Balsas	Guerrero	1678	5	30	92.5	100	92.5	85	1
94	2005	586	Mesa Central	Guanajuato	2023	5	62.5	92.5	87.5	95	90	1
95	2005	587	Mesa Central	Michoacán	1932	27.5	90	95	92.5	95	100	1
96	2005	590	Mesa Central	Michoacán	1780	5	30	82.5	95	92.5	82.5	1
97	2006	592	Mesa Central	Jalisco	1600	15	87.5	97.5	100	100	100	1
98	2007	604	Nobogame	Chihuahua	1920	66.67	83.33	88.33	73.33	75	60	1
99	2007	606	Nobogame	Chihuahua	1951	66.67	80	90	85	80	66.67	1
100	2007	612	Chalco	México	2760	75	83.33	86.67	91.67	78.33	75	1
101	2007	615	Chalco	México	2602	75	86.67	83.33	83.33	75	53.33	1
102	2007	617	Chalco	México	2610	71.67	90	78.33	81.67	75	50	1
103	2007	621	Chalco	Puebla	2455	75	81.67	81.67	93.33	88.33	58.33	1
104	2007	626	Chalco	Puebla	2388	75	75	88.33	86.67	63.33	53.33	1
105	2007	632	Chalco	México	2272	68.33	90	91.67	88.33	71.67	63.33	1
106	2007	633	Chalco	México	2297	51.67	78.33	80	83.33	55	56.67	1
107	2007	634	Chalco	México	2485	46.67	90	88.33	81.67	61.67	50	1
108	2007	636	Chalco	México	2500	66.67	83.33	93.33	90	68.33	51.67	1
109	2007	639	Chalco	México	2254	70	86.67	91.67	83.33	80	76.67	1
110	2007	646	Balsas	Guerrero	1580	11.67	78.33	96.67	91.67	90	98.33	1
111	2007	647	Balsas	Guerrero	1497	8.33	53.33	88.33	86.67	86.67	96.67	1
112	2007	661	Balsas	Guerrero	1746	5	70	90	100	96.67	98.33	1
113	2007	662	Balsas	Guerrero	1560	1.67	58.33	91.67	81.67	91.67	93.33	1
114	2007	663	Balsas	Guerrero	1720	3.33	73.33	100	98.33	98.33	98.33	1
115	2007	665	Balsas	Guerrero	1637	1.67	56.67	91.67	100	91.67	93.33	1
116	2007	666	Balsas	Guerrero	1891	5	73.33	100	96.67	85	90	1
117	2007	667	Balsas	Guerrero	1730	0	46.67	88.33	100	93.33	91.67	1
118	2007	676	Balsas	México	1345	3.33	65	88.33	88.33	95	68.33	1
119	2007	686	Mesa central	Jalisco	1540	5	45	80	100	85	50	1
120	2007	687	Mesa central	Jalisco	1544	23.33	61.67	93.33	83.33	73.33	50	1
121	2007	689	Mesa central	Jalisco	1550	30	78.33	83.33	88.33	81.67	60	1
122	2008	691	<i>Z. diploperennis</i>	Nayarit	1401	78.33	95	100	93.33	100	100	1
123	2008	697	Balsas	Jalisco	1518	11.67	81.67	96.67	98.33	100	100	1
124	2008	698	Balsas	Jalisco	890	6.67	45	91.67	98.33	100	85	1

Continuación cuadro A2

126	2008	700	Balsas	Jalisco	1128	23.33	90	98.33	96.67	100	98.33	1
127	2008	701	Balsas	Jalisco	1188	11.67	90	96.67	100	100	98.33	1
128	2008	702	Balsas	Jalisco	1153	28.33	80	100	91.67	100	95	1
129	2009	703	Balsas	Jalisco	1501	41.67	96.67	95	100	100	93.33	1
130	2009	704	Balsas	Jalisco	1442	38.33	85	91.67	100	100	91.67	1
131	2009	705	Durango	Durango	1347	65	65	90	98.33	100	100	1
132	2009	708	Durango	Durango	1349	51.67	51.67	96.67	100	100	98.33	1
133	2009	710	Durango	Durango	1333	30	30	91.67	100	100	100	1
134	2003	9	Balsas	Jalisco	1288	0	0	25	87.5	100	100	2
135	2003	10	Balsas	Jalisco	1311	0	2.5	50	92.5	100	100	2
136	2003	13	Balsas	Jalisco	982	0	0	47.5	75	82.5	100	2
137	2003	14	Balsas	Jalisco	426	0	0	10	90	87.5	100	2
138	2007	200	Balsas	Jalisco	933	0	28.33	73.33	83.33	91.67	90	2
139	2007	201	Balsas	Jalisco	1000	1.67	26.67	71.67	86.67	76.67	61.67	2
140	2007	203	Balsas	Jalisco	1007	1.67	23.33	78.33	95	88.33	95	2
141	2007	204	Balsas	Jalisco	967	0	35	58.33	98.33	96.67	98.33	2
142	2007	205	Balsas	Jalisco	939	1.67	30	71.67	96.67	91.67	98.33	2
143	2007	210	Balsas	Jalisco	962	0	28.33	75	93.33	100	95	2
144	2007	211	Balsas	Jalisco	1186	0	33.33	73.33	96.67	100	98.33	2
145	2007	212	Balsas	Jalisco	1272	0	13.33	75	96.67	93.33	91.67	2
146	2007	217	Balsas	Jalisco	1190	0	26.67	71.67	95	91.67	95	2
147	2007	218	Balsas	Jalisco	1272	0	28.33	58.33	85	93.33	98.33	2
148	2007	223	Balsas	Jalisco	520	0	1.67	0	85	100	100	2
149	2007	226	Balsas	Jalisco	532	0	6.67	55	80	98.33	98.33	2
150	2007	230	Balsas	Jalisco	1000	0	20	10	91.67	98.33	93.33	2
151	2007	237	Balsas	Jalisco	672	0	18.33	68.33	93.33	98.33	98.33	2
152	2007	238	Balsas	Jalisco	683	0	10	71.67	88.33	91.67	98.33	2
153	2007	239	Balsas	Jalisco	662	0	6.67	78.33	83.33	85	93.33	2
154	2007	241	Balsas	Jalisco	650	0	3.33	58.33	95	96.67	91.67	2
155	2004	411	Mesa Central	Jalisco	1520	7.5	30	70	87.5	92.5	57.5	2
156	2004	427	Mesa Central	Michoacán	1574	0	2.5	17.5	75	82.5	57.5	2
157	2004	438	Mesa Central	Michoacán	1910	0	10	75	82.5	85	67.5	2
158	2004	440	Mesa Central	Michoacán	1775	0	5	47.5	95	80	72.5	2
159	2004	446	Mesa Central	Guanajuato	1917	0	12.5	37.5	85	75	85	2
160	2004	449	Mesa Central	Michoacán	1888	0	15	65	87.5	90	95	2
161	2005	460	Balsas	Michoacán	712	0	0	2.5	80	52.5	42.5	2
162	2005	461	Balsas	Michoacán	915	0	5	50	97.5	80	75	2
163	2003	461	Balsas	Michoacán	901	0	0	15	65	95	100	2
164	2005	487	Balsas	Guerrero	590	0	20	75	85	82.5	60	2
165	2003	487	Balsas	Guerrero	603	0	0	32.5	77.5	92.5	100	2
166	2003	490	Balsas	Guerrero	827	0	0	7.5	52.5	80	90	2
167	2005	491	Balsas	Guerrero	1016	0	5	45	80	75	80	2

Continuación cuadro A2

168	2003	491	Balsas	Guerrero	1016	0	2.5	12.5	55	82.5	97.5	2
169	2003	494	Balsas	Guerrero	1132	0	0	15	37.5	85	92.5	2
170	2003	495	Balsas	Guerrero	1895	0	12.5	65	92.5	97.5	100	2
171	2003	497	Balsas	Guerrero	1726	0	0	50	87.5	100	97.5	2
172	2003	498	Balsas	Guerrero	1528	0	2.5	5	57.5	82.5	100	2
173	2005	498	Balsas	Guerrero	1522	0	0	5	52.5	87.5	62.5	2
174	2003	499	Balsas	Guerrero	1506	0	10	65	95	97.5	100	2
175	2005	499	Balsas	Guerrero	1534	0	7.5	75	90	90	60	2
176	2003	500	Balsas	Guerrero	1748	0	0	52.5	87.5	95	100	2
177	2005	502	Balsas	Guerrero	1652	0	7.5	60	97.5	85	80	2
178	2003	502	Balsas	Guerrero	1701	0	5	65	92.5	100	100	2
179	2003	510	Balsas	Guerrero	1629	0	0	42.5	92.5	92.5	100	2
180	2003	511	Balsas	Guerrero	1110	2.5	0	12.5	82.5	90	100	2
181	2005	511	Balsas	Guerrero	1184	0	0	35	77.5	90	70	2
182	2003	512	Balsas	Guerrero	1210	0	2.5	17.5	82.5	97.5	100	2
183	2005	512	Balsas	Guerrero	1225	0	2.5	20	80	80	65	2
184	2003	513	Balsas	Guerrero	985	0	0	10	92.5	100	100	2
185	2005	513	Balsas	Guerrero	982	0	0	17.5	82.5	75	67.5	2
186	2003	514	Balsas	Michoacán	832	0	0	10	70	90	100	2
187	2005	514	Balsas	Michoacán	832	0	0	12.5	87.5	90	60	2
188	2003	515	Balsas	Michoacán	759	0	2.5	10	77.5	90	100	2
189	2005	515	Balsas	Michoacán	759	0	2.5	15	75	92.5	57.5	2
190	2003	516	Balsas	Michoacán	672	0	0	2.5	35	87.5	100	2
191	2003	517	Balsas	Michoacán	870	0	0	5	55	85	100	2
192	2005	517	Balsas	Michoacán	843	0	0	40	92.5	92.5	85	2
193	2003	518	Balsas	Michoacán	834	0	2.5	5	50	97.5	100	2
194	2003	519	Balsas	Michoacán	727	0	2.5	5	47.5	92.5	100	2
195	2005	519	Balsas	Michoacán	720	0	2.5	22.5	90	55	40	2
196	2005	523	Balsas	México	958	0	0	22.5	87.5	70	45	2
197	2003	524	Balsas	México	1424	0	7.5	60	95	100	100	2
198	2005	525	Balsas	México	1355	0	10	52.5	97.5	90	82.5	2
199	2003	525	Balsas	México	1355	0	5	27.5	85	100	100	2
200	2003	526	Balsas	México	1015	0	0	0	52.5	87.5	97.5	2
201	2005	526	Balsas	México	1018	0	0	50	85	80	50	2
202	2003	531	Balsas	México	1075	0	2.5	5	70	97.5	100	2
203	2003	532	Balsas	México	1085	0	5	0	55	87.5	100	2
204	2003	533	Balsas	México	1454	0	2.5	35	95	95	100	2
205	2005	534	Balsas	México	1178	2.5	5	77.5	80	97.5	90	2
206	2003	534	Balsas	México	1174	0	0	17.5	77.5	82.5	100	2
207	2003	535	Balsas	México	1340	0	5	35	92.5	95	100	2
208	2003	537	Balsas	Michoacán	1030	0	0	7.5	57.5	87.5	100	2
209	2003	538	Balsas	Michoacán	1100	0	7.5	37.5	92.5	97.5	100	2

Continuación cuadro A2

210	2003	539	Balsas	Michoacán	1342	0	5	35	95	97.5	100	2
211	2003	540	Balsas	Jalisco	1519	0	5	35	92.5	97.5	100	2
212	2003	541	Balsas	Nayarit	797	0	20	70	82.5	97.5	85	2
213	2003	542	Balsas	Nayarit	856	0	5	47.5	92.5	95	100	2
214	2003	543	Balsas	Nayarit	880	0	0	42.5	92.5	95	100	2
215	2003	544	Balsas	Jalisco	888	0	0	17.5	77.5	90	100	2
216	2003	545	Balsas	Jalisco	1123	2.5	25	75	87.5	92.5	100	2
217	2003	546	Balsas	Jalisco	552	0	2.5	2.5	92.5	95	100	2
218	2003	547	Balsas	Jalisco	683	0	0	40	90	92.5	100	2
219	2003	548	Balsas	Jalisco	635	0	0	20	85	87.5	100	2
220	2003	550	Balsas	Jalisco	1325	0	12.5	67.5	97.5	97.5	100	2
221	2003	554	Balsas	Colima	1103	0	2.5	50	82.5	80	100	2
222	2003	555	Balsas	Jalisco	526	0	0	12.5	100	95	100	2
223	2003	556	Balsas	Jalisco	1004	0	2.5	50	92.5	92.5	100	2
224	2003	558	Balsas	Michoacán	1170	0	2.5	42.5	97.5	97.5	97.5	2
225	2005	568	Balsas	Guerrero	300	0	0	55	82.5	42.5	30	2
226	2005	573	Balsas	Guerrero	1580	0	7.5	57.5	95	87.5	80	2
227	2005	584	Balsas	México	1210	0	12.5	75	90	82.5	90	2
228	2005	585	Mesa Central	Guanajuato	1840	5	12.5	67.5	90	77.5	70	2
229	2007	650	Balsas	Guerrero	940	0	5	31.67	76.67	83.33	83.33	2
230	2007	651	Balsas	Guerrero	815	0	8.33	20	80	95	86.67	2
231	2007	654	Balsas	Guerrero	740	0	0	13.33	71.67	88.33	63.33	2
232	2007	658	Balsas	Guerrero	1121	0	11.67	48.33	65	95	90	2
233	2007	659	Balsas	Guerrero	987	0	26.67	66.67	93.33	91.67	95	2
234	2007	660	Balsas	Guerrero	1077	0	23.33	73.33	100	98.33	96.67	2
235	2007	669	Balsas	Guerrero	1098	0	6.67	51.67	86.67	85	23.33	2
236	2007	670	Balsas	México	870	0	6.67	33.33	88.33	93.33	30	2
237	2007	675	Balsas	México	1402	0	61.67	73.33	100	95	81.67	2
238	2007	677	Balsas	México	1240	0	26.67	75	96.67	91.67	60	2
239	2007	678	Balsas	México	1000	0	10	33.33	76.67	90	31.67	2
240	2007	679	Balsas	México	1357	0	21.67	76.67	91.67	93.33	56.67	2
241	2007	680	Balsas	México	1012	0	5	30	13.33	83.33	10	2
242	2007	682	Balsas	México	815	0	0	20	73.33	85	11.67	2
243	2007	685	Mesa central	Jalisco	1583	3.33	16.67	78.33	91.67	56.67	65	2
244	2007	688	Mesa central	Jalisco	1542	3.33	33.33	71.67	93.33	73.33	46.67	2
245	2003	455	Balsas	Michoacán	555	0	0	2.5	12.5	52.5	97.5	3
246	2003	456	Balsas	Michoacán	609	0	0	0	5	40	85	3
247	2003	457	Balsas	Michoacán	654	0	2.5	2.5	25	52.5	92.5	3
248	2004	465	Mesa Central	Jalisco	1597	0	0	10	65	75	85	3
249	2003	488	Balsas	Guerrero	378	0	0	0	12.5	52.5	82.5	3
250	2003	489	Balsas	Guerrero	744	0	2.5	2.5	10	40	90	3
251	2003	493	Balsas	Guerrero	1167	0	0	0	7.5	67.5	90	3

Continuación cuadro A2

251	2003	493	Balsas	Guerrero	1167	0	0	0	7.5	67.5	90	3
252	2003	503	Balsas	Guerrero	1215	0	0	5	42.5	77.5	95	3
253	2003	505	Balsas	Guerrero	1160	0	0	2.5	17.5	57.5	80	3
254	2003	509	Balsas	Guerrero	1092	0	2.5	2.5	30	65	87.5	3
255	2003	520	Balsas	Michoacán	677	0	0	5	45	77.5	97.5	3
256	2003	522	Balsas	México	808	0	0	0	12.5	55	90	3
257	2003	523	Balsas	México	955	0	0	2.5	62.5	70	100	3
258	2003	527	Balsas	México	849	0	0	2.5	42.5	77.5	90	3
259	2007	214	Balsas	Jalisco	1319	5	63.33	63.33	63.33	68.33	58.33	4
260	2005	456	Balsas	Michoacán	608	0	0	2.5	27.5	57.5	25	4
261	2003	458	Balsas	Michoacán	635	0	0	2.5	2.5	47.5	75	4
262	2003	459	Balsas	Michoacán	653	0	0	0	0	15	75	4
263	2005	488	Balsas	Guerrero	378	2.5	0	0	52.5	67.5	55	4
264	2005	493	Balsas	Guerrero	1156	0	0	2.5	25	67.5	35	4
265	2005	503	Balsas	Guerrero	1208	0	0	7.5	75	60	50	4
266	2003	504	Balsas	Guerrero	1173	0	0	2.5	10	32.5	60	4
267	2005	504	Balsas	Guerrero	1176	0	0	15	70	70	60	4
268	2005	516	Balsas	Michoacán	661	0	0	5	65	72.5	45	4
269	2005	520	Balsas	Michoacán	669	0	0	7.5	65	57.5	50	4
270	2005	527	Balsas	México	849	0	0	5	77.5	60	42.5	4
271	2003	528	Balsas	México	1008	0	0	0	5	20	57.5	4
272	2007	608	Chalco	México	2596	55	56.67	63.33	61.67	60	45	4
273	2007	616	Chalco	México	2625	63.33	68.33	68.33	60	43.33	36.67	4
274	2007	629	Chalco	Puebla	2670	65	56.67	53.33	76.67	61.67	45	4
275	2007	643	Balsas	Guerrero	1183	0	8.33	28.33	45	70	63.33	4
276	2007	644	Balsas	Guerrero	1096	0	3.33	23.33	43.33	78.33	70	4
277	2007	649	Balsas	Guerrero	1020	0	3.33	16.67	66.67	73.33	78.33	4
278	2007	652	Balsas	Guerrero	1032	0	1.67	10	43.33	55	66.67	4
279	2007	664	Balsas	Guerrero	1524	0	0	45	75	75	65	4
280	2007	683	Balsas	México	1140	0	0	21.67	58.33	68.33	3.33	4
281	2007	87	<i>Zea luxurians</i>	Oaxaca	80	0	0	0	1.67	5	13.33	5
282	2005	455	Balsas	Michoacán	550	0	0	0	52.5	47.5	22.5	5
283	2005	458	Balsas	Michoacán	633	0	0	0	22.5	20	25	5
284	2005	489	Balsas	Guerrero	739	0	0	2.5	37.5	57.5	30	5
285	2005	494	Balsas	Guerrero	1158	0	2.5	2.5	22.5	40	20	5
286	2005	505	Balsas	Guerrero	1146	0	0	12.5	47.5	50	42.5	5
287	2005	522	Balsas	México	795	0	0	5	42.5	32.5	27.5	5
288	2005	528	Balsas	México	1002	0	0	0	15	17.5	12.5	5
289	2003	530	Balsas	México	739	0	2.5	0	0	20	50	5
290	2005	530	Balsas	México	730	0	0	0	25	27.5	30	5
291	2005	578	Balsas	Michoacán	698	0	0	0	20	35	40	5
292	2005	580	Balsas	México	729	0	0	2.5	35	45	32.5	5

Continuación cuadro A2

293	2005	582	Balsas	México	812	0	0	0	10	2.5	2.5	5
294	2006	593	<i>Zea luxurians</i>	Oaxaca	82	0	2.5	15	0	0	0	5
295	2007	637	Chalco	México	2470	31.67	23.33	58.33	43.33	16.67	25	5
296	2007	642	Balsas	Guerrero	963	0	5	3.33	40	45	46.67	5
297	2007	645	Balsas	Guerrero	1162	0	0	5	30	33.33	18.33	5
298	2007	653	Balsas	Guerrero	344	0	0	6.67	35	58.33	41.67	5
299	2007	655	Balsas	Guerrero	932	0	0	1.67	21.67	28.33	16.67	5
300	2007	656	Balsas	Guerrero	1044	0	0	3.33	16.67	40	31.67	5
301	2007	657	Balsas	Guerrero	1150	0	0	3.33	5	35	26.67	5
302	2007	668	Balsas	Guerrero	1088	0	0	1.67	36.67	50	6.67	5
303	2007	671	Balsas	México	1026	0	0	11.67	48.33	76.67	5	5
304	2007	672	Balsas	México	834	0	1.67	16.67	26.67	48.33	23.33	5
305	2007	673	Balsas	México	651	0	0	3.33	3.33	15	5	5
306	2007	674	Balsas	México	1008	0	0	0	15	26.67	10	5
307	2007	681	Balsas	México	737	0	0	0	5	13.33	0	5
308	2007	684	Balsas	Michoacán	631	0	0	1.67	16.67	36.67	20	5

Cuadro A3 Tasa de desarrollo (1/d) en tratamientos de temperatura, 40 accesiones de teocintle representativas de la variabilidad en México.

Colecta	Estado	Raza	Latencia	12 °C	15 °C	20 °C	25 °C	30 °C	35 °C	40 °C
607	Chihuahua	Nobogame	0	0.08	0.1	0.12	0.25	1.07	1.2	0
623	Puebla	Chalco	0	0.04	0.08	0.17	0.16	0.78	1.67	0
635	México	Chalco	0	0.04	0.08	0.1	0.23	0.87	0.86	0
638	México	Chalco	0	0.05	0.12	0.17	0.21	1.38	0.8	0
692	Nayarit	<i>Zea diploperennis</i>	0	0.17	0.19	0.19	0.5	1.2	1.43	0.5
694	Jalisco	<i>Zea perennis</i>	0	0.17	0.25	0.25	0.5	1	1.2	1
232	Jalisco	Balsas	1	0.06	0.1	0.19	0.33	1.08	1.48	0
426	Michoacán	Mesa Central	1	0.14	0.2	0.25	0.33	1.14	1.72	0
447	Guanajuato	Mesa Central	1	0.11	0.23	0.38	0.5	1.03	1.5	0.16
450	Michoacán	Mesa Central	1	0.05	0.1	0.13	0.38	1.23	0.86	0.75
474	Morelos	Balsas	1	0.02	0.05	0.07	0.33	0.62	1	0
483	Oaxaca	Balsas	1	0.14	0.3	0.5	1	1.3	0.86	0
551	Jalisco	<i>Zea diploperennis</i>	1	0.18	0.25	0.5	1	1.33	1.09	0
615	México	Chalco	1	0.06	0.11	0.17	0.25	0.68	1.2	0
626	Puebla	Chalco	1	0.05	0.07	0.14	0.2	0.76	1.95	0
646	Guerrero	Balsas	1	0.08	0.15	0.2	0.25	1.01	1.4	0
661	Guerrero	Balsas	1	0.07	0.14	0.17	0.27	1	1.66	0
666	Guerrero	Balsas	1	0.11	0.19	0.2	0.27	1.14	0.96	0
667	Guerrero	Balsas	1	0.09	0.12	0.14	0.23	1.13	1.27	0
702	Jalisco	Balsas	1	0.14	0.17	0.33	0.43	1	1.5	0.17
705	Durango	Durango	1	0.29	0.43	0.6	0.75	1.21	0.8	0.6
710	Durango	Durango	1	0.22	0.5	0.38	1	1.23	1.72	0
201	Jalisco	Balsas	2	0.1	0.21	0.33	0.5	1.26	1.72	0
241	Jalisco	Balsas	2	0.12	0.17	0.38	0.38	1.33	0.95	0
487	Guerrero	Balsas	2	0.18	0.2	0.3	0.5	0.89	1.5	0.5
517	Michoacán	Balsas	2	0.07	0.12	0.33	0.25	1.2	2	0.21
650	Guerrero	Balsas	2	0.08	0.16	0.19	0.25	1.33	1.72	0.25
654	Guerrero	Balsas	2	0.07	0.13	0.25	0.33	1.17	1.69	0.15
669	Guerrero	Balsas	2	0.08	0.14	0.13	0.18	1.12	1.55	0
679	México	Balsas	2	0.13	0.21	0.43	0.3	1.51	1.18	0
685	Jalisco	Mesa Central	2	0.04	0.1	0.21	0.5	1.42	1.11	0.33
643	Guerrero	Balsas	4	0.06	0.15	0.21	0.2	1.2	1.2	0.16
664	Guerrero	Balsas	4	0.04	0.1	0.13	0.2	1.23	1.72	0
87	Oaxaca	<i>Zea luxurians</i>	5	0.02	0.04	0.08	0.23	0.97	1.04	0.21
578	Michoacán	Balsas	5	0.02	0.04	0.07	0.27	0.53	1.72	0.23
645	Guerrero	Balsas	5	0.06	0.13	0.14	0.19	1.14	1.5	0.16
657	Guerrero	Balsas	5	0.08	0.14	0.2	0.33	1.2	2	0.27
674	México	Balsas	5	0.03	0.07	0.21	0.33	1.36	1.7	0.38
681	México	Balsas	5	0.02	0.06	0.09	0.17	1.19	1.49	0.18
684	Michoacán	Balsas	5	0.03	0.08	0.16	0.23	1.35	1.54	0.23

Cuadro A4 Clasificación climática de los sitios de colecta de semilla de teocintle utilizados en la presente investigación

NCOL	SITIO	RAZA	ESTADO	ALTITUD	Nivel latencia	TIPO CLIMATICO
463	Opopeo	Mesa Central	Michoacán	2214	0	Subtrópico subhúmedo semicálido
469	San Isidro (ca. S.Fco. Tlalcilalcalpan)	Chalco	México	2766	0	Subtrópico subhúmedo templado
607	Arrollo Tarahumares (Casa Blanca-Tarahumares)	Nobogame	Chihuahua	1928	0	Subtrópico semiárido templado
609	San Mateo Oztacatipan	Chalco	México	2597	0	Subtrópico subhúmedo templado
610	Toluca (carretera a Atlacomulco)	Chalco	México	2635	0	Subtrópico subhúmedo templado
611	San Isidro (ca. S.Fco. Tlalcilalcalpan)	Chalco	México	2751	0	Subtrópico subhúmedo templado
613	Desviación MEX-55 a Ocoyoacac	Chalco	México	2579	0	Subtrópico subhúmedo templado
614	El Pedregal	Chalco	México	2592	0	Subtrópico subhúmedo templado
622	Km 18 Cd. Serdán-San Salvador El Seco	Chalco	Puebla	2480	0	Subtrópico árido templado
623	Km 1 Aljojuca-Santa María Coatepec	Chalco	Puebla	2437	0	Subtrópico árido templado
624	Km 1 Santa María Coatepec-San Salvador El Seco	Chalco	Puebla	2451	0	Subtrópico árido templado
625	San Salvador El Seco-San Nicolás Buenos Aires	Chalco	Puebla	2380	0	Subtrópico árido templado
627	Tlachichuca-José María Morelos	Chalco	Puebla	2560	0	Subtrópico semiárido templado
628	Guadalupe Libertad	Chalco	Puebla	2512	0	Subtrópico semiárido templado
630	Ciudad Serdán	Chalco	Puebla	2539	0	Subtrópico semiárido templado
631	Tenancingo (km 11 Puebla Tlaxcala)	Chalco	Tlaxcala	2311	0	Subtrópico subhúmedo templado
635	San Antonio Zoyatzingo	Chalco	México	2468	0	Subtrópico subhúmedo templado
638	Miraflores-La Candelaria Tlapala	Chalco	México	2280	0	Subtrópico subhúmedo templado
640	San Felipe (Tocuila)	Chalco	México	2244	0	Subtrópico semiárido templado
692	San Andrés Milpillas	<i>Zea diploperenn</i>	Nayarit	1400	0	Subtrópico subhúmedo semicálido
693	San Andrés Milpillas-Arroyo La Mesa	<i>Zea diploperenn</i>	Nayarit	1392	0	Subtrópico subhúmedo semicálido
695	Loma de La Mesa	<i>Zea perennis</i>	Jalisco	2174	0	Subtrópico subhúmedo semicálido
709	Puente Dalila-Rancho Dalila, km 7 Carr. a Zacatecas	<i>Zea mays ssp. mexicana</i>	Durango	1332	0	Subtrópico semiárido templado
11	La Lima	Balsas	Jalisco	1450	1	Subtrópico subhúmedo semicálido
12	Piedra Ancha	<i>Zea perennis</i>	Jalisco	2050	1	Subtrópico subhúmedo templado

202	Amacauatlanejo	Balsas	Jalisco	967	1	Trópico subhúmedo cálido
206	Los Naranjos de Enmedio	Balsas	Jalisco	939	1	Trópico subhúmedo cálido
207	Crucero Ejutla-El Grullo	Balsas	Jalisco	1329	1	Subtrópico subhúmedo semicálido
208	Km 14 El Grullo-Ejutla	Balsas	Jalisco	1319	1	Subtrópico subhúmedo semicálido
209	Km 1 Ejutla-Estanco	Balsas	Jalisco	1137	1	Trópico subhúmedo semicálido
215	Km 1 Ejutla-Estanco	Balsas	Jalisco	1137	1	Trópico subhúmedo semicálido
216	Mesa de San Nicolás	Balsas	Jalisco	1186	1	Trópico subhúmedo semicálido
219	Km 7 Carretera el Grullo - Ejutla	Balsas	Jalisco	1112	1	Trópico subhúmedo cálido
220	Km 1 1-12 El Grullo - Ejutla	Balsas	Jalisco	1242	1	Subtrópico subhúmedo semicálido
221	Ejutla - Unión de Tula	Balsas	Jalisco	1344	1	Subtrópico subhúmedo semicálido
222	Cerro del Cristo Rey	Balsas	Jalisco	1198	1	Trópico subhúmedo cálido
224	Huista	Balsas	Jalisco	650	1	Subtrópico subhúmedo semicálido
225	Llano del Higo (Predio La Joya)	Balsas	Jalisco	614	1	Trópico subhúmedo cálido
227	Km 15.5 Unión de Tula - Ejutla	Balsas	Jalisco	1352	1	Subtrópico subhúmedo semicálido
228	Ejutla - Unión de Tula Km18	Balsas	Jalisco	1225	1	Subtrópico subhúmedo semicálido
229	Cerro del Cristo Rey	Balsas	Jalisco	1186	1	Trópico subhúmedo cálido
231	San Pedro Toxín-Pto. De Toxín	Balsas	Jalisco	1300	1	Trópico subhúmedo semicálido
232	El Rodeo-Potrero La Carbonera	Balsas	Jalisco	1462	1	Subtrópico subhúmedo semicálido
234	El Sauz	Balsas	Colima	959	1	Trópico subhúmedo cálido
235	Piedra Ancha	<i>Zea perennis</i>	Jalisco	2057	1	Subtrópico subhúmedo templado
236	El Cuyotomate	Balsas	Jalisco	1279	1	Trópico subhúmedo semicálido
240	Huista (Predio El Espadañal)	Balsas	Jalisco	657	1	Trópico subhúmedo cálido
409	Km 3 Ahuatlán-Ponciltán	Mesa Central	Jalisco	1510	1	Subtrópico subhúmedo semicálido
421	K10 Guachinango-La Cienega	Balsas	Jalisco	1400	1	Subtrópico subhúmedo semicálido
426	Cerro Churintzio	Mesa Central	Michoacán	1940	1	Subtrópico semiárido templado
439	Km 3.2 Churintzio-La Noria	Mesa Central	Michoacán	1791	1	Subtrópico semiárido templado
441	Km 3 Puruándiro-Las Pilas	Mesa Central	Michoacán	1948	1	Subtrópico semi árido semicálido
442	Jalapa	Mesa Central	Michoacán	1917	1	Subtrópico semiárido templado
443	Km 2 Puruándiro-Cuitzeo (Paseo Agua Tibia)	Mesa Central	Michoacán	1941	1	Subtrópico semiárido templado

444	Bateacas (1 km hacia Cuitzeo)	Mesa Central	Michoacán	2186	1	Subtrópico semiárido templado
445	Piñicuaro	Mesa Central	Guanajuato	2025	1	Subtrópico semiárido templado
447	Uriangato (salida a Yuriria)	Mesa Central	Guanajuato	1850	1	Subtrópico semiárido templado
450	San Agustín del Maíz	Mesa Central	Michoacán	1855	1	Subtrópico subhúmedo templado
451	Km 267.5 Autopista Guadalajara-Morelia	Mesa Central	Michoacán	2019	1	Subtrópico subhúmedo semicálido
452	Km 351.3 Autopista Guadalajara-Morelia	Mesa Central	Michoacán	1799	1	Trópico subhúmedo muy cálido
468	Autopista Atlacomulco c. Toluca	Chalco	México	2636	1	Subtrópico subhúmedo templado
470	Km1 Cacalomacan-Toluca	Chalco	México	2769	1	Subtrópico subhúmedo templado
471	Chapultepec	Chalco	México	2595	1	Subtrópico subhúmedo templado
473	Ruinas de Malinalco	Balsas	México	1901	1	Subtrópico subhúmedo semicálido
474	Amatlán (La Puerta)	Balsas	Morelos	1654	1	Subtrópico subhúmedo semicálido
475	Camino Amatlán-Huilotepic	Balsas	Morelos	1696	1	Subtrópico subhúmedo templado
476	Soyatzingo	Chalco	México	2480	1	Subtrópico subhúmedo templado
479	Amecameca	Chalco	México	2471	1	Subtrópico subhúmedo templado
480	Km 1 Cocotitlán-Juchitepec	Chalco	México	2280	1	Subtrópico subhúmedo templado
481	Km 1 Tenango del Aire-Juchitepec	Chalco	México	2432	1	Trópico subhúmedo semicálido
482	Temamatla	Chalco	México	2295	1	Subtrópico semiárido templado
483	San Cristobal Honduras	Balsas	Oaxaca	1272	1	Trópico subhúmedo cálido
486	El Rodeo	Balsas	Oaxaca	982	1	Trópico subhúmedo cálido
495	Ixcateopan (salida a Taxco)	Balsas	Guerrero	1890	1	Trópico subhúmedo semicálido
497	Km 3-4 Ixcateopan-Pachivia	Balsas	Guerrero	1735	1	Trópico subhúmedo semicálido
500	Zacatlancillo (km 80 cerro El Chivo)	Balsas	Guerrero	1740	1	Trópico subhúmedo semicálido
501	Km 7 Carr. Ixcapuzalco	Balsas	Guerrero	1797	1	Trópico subhúmedo semicálido
510	Rincón del Sauce	Balsas	Guerrero	1624	1	Trópico subhúmedo muy cálido
524	Km 106 Toluca-Altamirano	Balsas	México	1422	1	Trópico subhúmedo semicálido
533	K2 Zacazonapan-Otzoloapan	Balsas	México	1468	1	Trópico subhúmedo semicálido
535	Km 2.5 Zuluapan-Tingambato	Balsas	México	1346	1	Trópico subhúmedo cálido
536	Km 3 Cd. Hidalgo-Morelia	Mesa Central	Michoacán	2102	1	Subtrópico subhúmedo templado
551	Las Joyas (Las Playas)	Z. <i>diploperenni</i>	Jalisco	1870	1	Subtrópico subhúmedo semicálido

552	Corralitos	<i>Z. diploperenni</i>	Jalisco	1854	1	Subtrópico subhúmedo semicálido
557	Km 100 Autopista Uruapan-L. Cárdenas	Balsas	Michoacán	1256	1	Trópico subhúmedo semicálido
559	Lázaro Cárdenas	Mesa Central	Michoacán	2410	1	Subtrópico subhúmedo templado
565	San Cristóbal (km 0.5 a Chucándiro)	Mesa Central	Michoacán	1848	1	Subtrópico semiárido templado
566	Km 334.5 Autopista Morelia-Guadalajara	Mesa Central	Michoacán	2055	1	Subtrópico subhúmedo templado
571	Km 1 Ixcateopan-Pachivia	Balsas	Guerrero	1733	1	Trópico subhúmedo semicálido
572	Km 12-13 Carretera a Ixcapuzalco	Balsas	Guerrero	1678	1	Trópico subhúmedo semicálido
586	El Salteador (Km 9.5 a El Timbinal)	Mesa Central	Guanajuato	2023	1	Subtrópico semiárido templado
587	Tupatarillo (Km 1 hacia Piñicuaro)	Mesa Central	Michoacán	1932	1	Subtrópico semiárido templado
590	Patambaro (Km 100 Carr- MICH-27)	Mesa Central	Michoacán	1780	1	Subtrópico semi árido semicálido
592	San Antonio de Rivas	Mesa Central	Jalisco	1600	1	Subtrópico semi árido semicálido
604	Arroyo Tejamamil (ca. La Rinconada)	Nobogame	Chihuahua	1920	1	Subtrópico semiárido templado
606	Tarahumares	Nobogame	Chihuahua	1951	1	Subtrópico semiárido templado
612	Cacalomacán	Chalco	México	2760	1	Subtrópico subhúmedo templado
615	Chapultepec	Chalco	México	2602	1	Subtrópico subhúmedo templado
617	Santa María Rayón	Chalco	México	2610	1	Subtrópico subhúmedo templado
621	San Nicolás de Los Ranchos (Cañada Grande)	Chalco	Puebla	2455	1	Subtrópico subhúmedo templado
626	San Nicolás Buenos Aires	Chalco	Puebla	2388	1	Subtrópico árido templado
632	Km 1 Cocotitlán-Juchitepec	Chalco	México	2272	1	Subtrópico subhúmedo templado
633	Temamatla-Tenango del Aire	Chalco	México	2297	1	Subtrópico subhúmedo templado
634	San Matías Cuijingo	Chalco	México	2485	1	Subtrópico subhúmedo templado
636	1 km N de Amecameca (prol. F.I. Madero)	Chalco	México	2500	1	Subtrópico subhúmedo templado
639	San Martín Netzahualcoyotl (Boyeros)	Chalco	México	2254	1	Subtrópico semiárido templado
646	Vista Hermosa (La Lobera)	Balsas	Guerrero	1580	1	Trópico subhúmedo semicálido
647	Camino Vista Hermosa-Olinalá	Balsas	Guerrero	1497	1	Trópico subhúmedo semicálido
661	Zacatlancillo (km 80 cerro El Chivo)	Balsas	Guerrero	1746	1	Trópico subhúmedo semicálido
662	Km 72.5 Iguala-Arcelia (Ca. Alcholoa)	Balsas	Guerrero	1560	1	Trópico subhúmedo semicálido
663	Ixcapuzalco (Piedras Anchas)	Balsas	Guerrero	1720	1	Trópico subhúmedo semicálido
665	Km 1 El Pochote-Ixcapuzalco	Balsas	Guerrero	1637	1	Trópico subhúmedo semicálido

666	Ixcateopan (salida a Taxco)	Balsas	Guerrero	1891	1	Trópico subhúmedo semicálido
667	Km 1 Ixcateopan-Pachivia	Balsas	Guerrero	1730	1	Trópico subhúmedo semicálido
686	El Gobernador	Mesa central	Jalisco	1540	1	Subtrópico semiárido semicálido
687	2 km N de La Providencia	Mesa central	Jalisco	1544	1	Subtrópico semiárido semicálido
691	San Andrés Milpillas-Charco Verde	<i>Zea diploperenn</i>	Nayarit	1401	1	Subtrópico subhúmedo semicálido
697	K6.5 San Marcos-Amatlán de Cañas	Balsas	Jalisco	1518	1	Subtrópico subhúmedo semicálido
698	El Rodeo-crucero a Zacatongo	Balsas	Jalisco	890	1	Trópico subhúmedo cálido
699	0.5Km N El Tablillo	Balsas	Jalisco	1081	1	Trópico subhúmedo cálido
700	1km El Tablillo-Llano Grande	Balsas	Jalisco	1128	1	Trópico subhúmedo cálido
701	Potrero El Cuastecomate (ca. Las Carboneras)	Balsas	Jalisco	1188	1	Trópico subhúmedo cálido
702	Camino Las Carboneras-El Tablillo	Balsas	Jalisco	1153	1	Trópico subhúmedo cálido
703	Km2.3 Guachinango-Ameca	Balsas	Jalisco	1501	1	Subtrópico subhúmedo semicálido
704	Km 8 Gauchinango-La Ciénega	Balsas	Jalisco	1442	1	Subtrópico subhúmedo semicálido
705	Potrero El Tepalcate al N de San José de Tuitán	Durango	Durango	1347	1	Subtrópico semiárido templado
708	Catabacillas-Potrero Michoacanes-Tuitán	Durango	Durango	1349	1	Subtrópico semiárido templado
710	Puente Gavilanes, Km 9 Carr. a Zacatecas	Durango	Durango	1333	1	Subtrópico semiárido templado
9	El Cuyotomate	Balsas	Jalisco	1288	2	Trópico subhúmedo cálido
10	Crucero Ejutla-El Grullo	Balsas	Jalisco	1311	2	Subtrópico subhúmedo semicálido
13	San Lorenzo	Balsas	Jalisco	982	2	Trópico subhúmedo cálido
14	Jirosto (Las Carboneras)	Balsas	Jalisco	426	2	Trópico subhúmedo cálido
200	La Labor	Balsas	Jalisco	933	2	Trópico subhúmedo cálido
201	San Lorenzo	Balsas	Jalisco	1000	2	Trópico subhúmedo semicálido
203	Amacuautilanejo	Balsas	Jalisco	1007	2	Trópico subhúmedo cálido
204	El Estanco	Balsas	Jalisco	967	2	Trópico subhúmedo cálido
205	Los Naranjos de Enmedio	Balsas	Jalisco	939	2	Trópico subhúmedo cálido
210	El Estanco	Balsas	Jalisco	962	2	Trópico subhúmedo cálido
211	Mesa de San Nicolás	Balsas	Jalisco	1186	2	Trópico subhúmedo cálido
212	El Cuyotomate	Balsas	Jalisco	1272	2	Trópico subhúmedo cálido
217	Mesa de San Nicolás	Balsas	Jalisco	1190	2	Trópico subhúmedo semicálido

223	1 Km N Talpitita-Potrero La Higuera	Balsas	Jalisco	520	2	Trópico subhúmedo cálido
226	Los Cimientos	Balsas	Jalisco	532	2	Trópico subhúmedo cálido
230	Agua Caliente	Balsas	Jalisco	1000	2	Trópico subhúmedo cálido
238	Lamborín (5km de La Cofradía)	Balsas	Jalisco	683	2	Trópico subhúmedo cálido
239	La Calera	Balsas	Jalisco	662	2	Trópico subhúmedo cálido
241	El Tepopote (Huista-La Cofradía)	Balsas	Jalisco	650	2	Trópico subhúmedo cálido
411	La Providencia 1 Km al N (La Noria)	Mesa Central	Jalisco	1520	2	Subtrópico semi árido semicálido
427	El Salitre	Mesa Central	Michoacán	1574	2	Subtrópico subhúmedo semicálido
438	Changuitiro (1km a Purepero)	Mesa Central	Michoacán	1910	2	Subtrópico subhúmedo templado
440	Penjamillo	Mesa Central	Michoacán	1775	2	Subtrópico semi árido semicálido
446	Crucero Cepio (Piñuquero-Moroleón)	Mesa Central	Guanajuato	1917	2	Subtrópico semi árido semicálido
449	Hacienda La Estancia	Mesa Central	Michoacán	1888	2	Subtrópico semiárido templado
460	Cuirindaillo (km 142 Huetamo-Carácuaro)	Balsas	Michoacán	712	2	Trópico subhúmedo cálido
461	El Zapote (km 124.5 Huetamo-Carácuaro)	Balsas	Michoacán	915	2	Subtrópico subhúmedo templado
461	El Zapote (km 122 Huetamo-Caracuaro)	Balsas	Michoacán	901	2	Trópico subhúmedo cálido
487	Crucero Lagunitas (Tecoanapa-Saucitos)	Balsas	Guerrero	590	2	Trópico subhúmedo muy cálido
487	Crucero Lagunitas (Tecoanapa-Saucitos)	Balsas	Guerrero	603	2	Trópico subhúmedo muy cálido
490	El Ricón-Acahuizotla	Balsas	Guerrero	827	2	Trópico subhúmedo cálido
491	Acahuizotla-Palo Blanco	Balsas	Guerrero	1016	2	Trópico subhúmedo cálido
491	Acahuizotla-Palo Blanco	Balsas	Guerrero	1016	2	Trópico subhúmedo cálido
494	El Salado (Amate Amarillo)	Balsas	Guerrero	1132	2	Trópico subhúmedo cálido
495	Ixcateopan (salida a Taxco)	Balsas	Guerrero	1895	2	Trópico subhúmedo semicálido
497	Km 3-4 Ixcateopan-Pachivia	Balsas	Guerrero	1726	2	Trópico subhúmedo semicálido
498	Ahuacatlán (km 1.5 del entronque)	Balsas	Guerrero	1528	2	Trópico subhúmedo cálido
498	Ahuacatlán (km 1.5 del entronque)	Balsas	Guerrero	1522	2	Trópico subhúmedo cálido
499	Km 1 Alcholoa-Arcelia	Balsas	Guerrero	1506	2	Trópico subhúmedo cálido
499	Km 72 Iguala-Arcelia (Km 1 Alcholoa-Arcelia)	Balsas	Guerrero	1534	2	Trópico subhúmedo cálido
500	Zacatlancillo (km 80 cerro El Chivo)	Balsas	Guerrero	1748	2	Trópico subhúmedo semicálido
502	Km 3.5 Carr. Ixcapuzalco	Balsas	Guerrero	1701	2	Trópico subhúmedo semicálido

510	Rincón del Sauce	Balsas	Guerrero	1629	2	Trópico subhúmedo muy cálido
511	Crucero Amates Grandes	Balsas	Guerrero	1110	2	Trópico subhúmedo cálido
511	Crucero Amates Grandes	Balsas	Guerrero	1184	2	Trópico subhúmedo cálido
512	Km 3 Amates Grandes-Teloloapan	Balsas	Guerrero	1210	2	Trópico subhúmedo cálido
513	Km 1 El Crustel-Teloloapan	Balsas	Guerrero	985	2	Trópico subhúmedo cálido
513	Km 1 El Crustel-Teloloapan	Balsas	Guerrero	982	2	Trópico subhúmedo cálido
514	Km 80 Huetamo-Villa Madero	Balsas	Michoacán	832	2	Trópico subhúmedo cálido
514	Km 80 Huetamo-Villa Madero	Balsas	Michoacán	832	2	Trópico subhúmedo cálido
515	La Cadena (Km 93 Huetamo-Villa Madero)	Balsas	Michoacán	759	2	Trópico subhúmedo cálido
515	La Cadena (Km 93 Huetamo-Villa Madero)	Balsas	Michoacán	759	2	Trópico subhúmedo cálido
516	Puente Petembo (km 99-100 Huetamo-V.Madero)	Balsas	Michoacán	672	2	Trópico subhúmedo cálido
517	Puerto de la Cruz (Km 119 Huetamo-V.Madero)	Balsas	Michoacán	870	2	Trópico subhúmedo cálido
517	Puerto de la Cruz (Km 119 Huetamo-V.Madero)	Balsas	Michoacán	843	2	Trópico subhúmedo cálido
518	El Zapote	Balsas	Michoacán	834	2	Trópico subhúmedo cálido
519	Puerto El Coyote (km 131 Huetamo-V. Madero)	Balsas	Michoacán	727	2	Trópico subhúmedo muy cálido
519	Puerto El Coyote (km 131 Huetamo-V. Madero)	Balsas	Michoacán	720	2	Trópico subhúmedo muy cálido
523	(Km 118-119 134 Toluca-Altamirano)	Balsas	México	958	2	Trópico subhúmedo cálido
524	Km 107-108 Toluca-Altamirano	Balsas	México	1424	2	Trópico subhúmedo semicálido
525	Km 109-110 Tejupilco-Altamirano (Cuadrilla de	Balsas	México	1355	2	Trópico subhúmedo semicálido
525	Km 112 Toluca-Altamirano	Balsas	México	1355	2	Trópico subhúmedo semicálido
526	Km 119 Toluca-Altamirano	Balsas	México	1015	2	Trópico subhúmedo cálido
526	Km 116 Toluca-Altamirano (Plaza de Gallos-Las	Balsas	México	1018	2	Trópico subhúmedo cálido
531	Acatitlán-El Puente	Balsas	México	1075	2	Trópico subhúmedo cálido
532	K22 Zacazonapan-Luvianos (EL Puente)	Balsas	México	1085	2	Trópico subhúmedo cálido
533	K2 Zacazonapan-Otzoloapan	Balsas	México	1454	2	Trópico subhúmedo semicálido
534	Km 8 Zuluapan-Tingambato	Balsas	México	1178	2	Trópico subhúmedo cálido
534	Km 8 Zuluapan-Tingambato	Balsas	México	1174	2	Trópico subhúmedo cálido
537	Km 37 Temascal-Huetamo	Balsas	Michoacán	1030	2	Trópico subhúmedo cálido
538	Km 33.5 Temascal-Huetamo	Balsas	Michoacán	1100	2	Trópico subhúmedo cálido

539	Queretamillo	Balsas	Michoacán	1342	2	Subtrópico subhúmedo semicálido
540	K6.5 San Marcos-Amatlán de Cañas	Balsas	Jalisco	1519	2	Subtrópico subhúmedo semicálido
541	Puerta del Limón (Pie de la Cuesta-Amatlán)	Balsas	Nayarit	797	2	Trópico subhúmedo cálido
542	3 km E de Amatlán de Cañas	Balsas	Nayarit	856	2	Trópico subhúmedo cálido
543	Amatlán de Cañas (Junto al Panteón)	Balsas	Nayarit	880	2	Trópico subhúmedo cálido
545	El Tablillo	Balsas	Jalisco	1123	2	Trópico subhúmedo cálido
546	Los Cimientos	Balsas	Jalisco	552	2	Trópico subhúmedo cálido
547	El Tepopote (Huista-La Cofradía)	Balsas	Jalisco	683	2	Trópico subhúmedo cálido
548	La Cofradía (2km al E)	Balsas	Jalisco	635	2	Trópico subhúmedo cálido
550	Km 14 El Grullo-Ejutla	Balsas	Jalisco	1325	2	Subtrópico subhúmedo semicálido
554	El Sauz	Balsas	Colima	1103	2	Trópico subhúmedo cálido
555	1 Km N Talpitita-Potrero La Higuera	Balsas	Jalisco	526	2	Trópico subhúmedo cálido
556	El Estanco-Amacuautilanejo	Balsas	Jalisco	1004	2	Trópico subhúmedo cálido
558	Taretan (La Perimera)	Balsas	Michoacán	1170	2	Trópico subhúmedo cálido
568	Km 1 Tierra Colorada-Acapulco	Balsas	Guerrero	300	2	Trópico subhúmedo muy cálido
573	K2 Llano de la Merced-Ixcapaneca	Balsas	Guerrero	1580	2	Trópico subhúmedo cálido
584	Santa María (Km 2 Zacazonapan-Luvianos)	Balsas	México	1210	2	Trópico subhúmedo semicálido
585	Zapotitos (Km 1 Porullo-El Timbinal)	Mesa Central	Guanajuato	1840	2	Subtrópico semi árido semicálido
650	Camino Vista Hermosa-Colotlipa (Barranca La C	Balsas	Guerrero	940	2	Trópico subhúmedo cálido
651	Colotlipa	Balsas	Guerrero	815	2	Trópico subhúmedo cálido
654	El Rincón (Rincón de la Vía)	Balsas	Guerrero	740	2	Trópico subhúmedo cálido
658	Ahuehuetzingo	Balsas	Guerrero	1121	2	Trópico subhúmedo cálido
659	El Cruztel	Balsas	Guerrero	987	2	Trópico subhúmedo cálido
660	Crucero Amates Grandes	Balsas	Guerrero	1077	2	Trópico subhúmedo cálido
669	Oxtotitlán (Km 30 Teloapan-Apaxtla de Castr	Balsas	Guerrero	1098	2	Trópico subhúmedo cálido
670	Colonia Moctezuma (km 23 Arcelia-Amatepec)	Balsas	México	870	2	Trópico subhúmedo cálido
675	San Nicolás Tolentino	Balsas	México	1402	2	Trópico subhúmedo semicálido
677	Km 35 Valle de Bravo-Zuluapan (El Llano)	Balsas	México	1240	2	Trópico subhúmedo cálido
679	Km 109-110 Tejupilco-Altamirano (Cuadrilla de	Balsas	México	1357	2	Trópico subhúmedo semicálido

680	Km 1 16 Toluca-Altamirano (Plaza de Gallos-Las Balsas	México	1012	2	Trópico subhúmedo cálido
682	Km 130 Toluca-Altamirano (ca. Pinzanes) Balsas	México	815	2	Trópico subhúmedo cálido
685	Extremo Este Cerro Grande (San Jerónimo) Mesa central	Jalisco	1583	2	Subtrópico semiárido semicálido
688	La Providencia 1 Km al N (La Noria) Mesa central	Jalisco	1542	2	Subtrópico semiárido semicálido
455	El Guayabo (km 132.5 Zitácuaro-Huetamo) Balsas	Michoacán	555	3	Trópico subhúmedo muy cálido
456	La Crucita (km 135 Zitácuaro-Huetamo) Balsas	Michoacán	609	3	Trópico subhúmedo muy cálido
488	Tierra Colorada (Km 60 Chilpancingo-Acapulco) Balsas	Guerrero	378	3	Trópico subhúmedo muy cálido
489	El Rincón (Rincón de la Vía) Balsas	Guerrero	744	3	Trópico subhúmedo cálido
493	Km 2 S Palo Blanco (km 30 Carr. 95) Balsas	Guerrero	1167	3	Trópico subhúmedo cálido
503	Plan de los Timbres Balsas	Guerrero	1215	3	Trópico subhúmedo cálido
505	Llano de Villegas Balsas	Guerrero	1160	3	Trópico subhúmedo cálido
509	Paso Morelos Balsas	Guerrero	1092	3	Trópico subhúmedo cálido
520	Km 135-136 Huetamo-Villa Madero Balsas	Michoacán	677	3	Trópico subhúmedo muy cálido
522	Cruceiro San Juan Tizapán (Las Anonas) Balsas	México	808	3	Trópico subhúmedo cálido
523	Salitre-Monte de Dios Balsas	México	955	3	Trópico subhúmedo cálido
527	Km 132 Toluca-Altamirano Balsas	México	849	3	Trópico subhúmedo cálido
214	Km 14 El Grullo-Ejutla Balsas	Jalisco	1319	4	Subtrópico subhúmedo semicálido
456	La Crucita (km 135 Zitácuaro-Huetamo) Balsas	Michoacán	608	4	Trópico semi árido muy cálido
458	Quenchendio (km 151.5 Zitácuaro-Huetamo) Balsas	Michoacán	635	4	Trópico semiárido muy cálido
459	Cruceiro Puertas de Chiripio Balsas	Michoacán	653	4	Trópico subhúmedo muy cálido
488	Tierra Colorada (Km 60 Chilpancingo-Acapulco) Balsas	Guerrero	378	4	Trópico subhúmedo muy cálido
493	Km 2 S Palo Blanco (km 30 Carr. 95) Balsas	Guerrero	1156	4	Trópico subhúmedo cálido
503	Plan de los Timbres Balsas	Guerrero	1208	4	Trópico subhúmedo cálido
504	San Miguel de las Palmas Balsas	Guerrero	1173	4	Trópico subhúmedo cálido
504	San Miguel de las Palmas Balsas	Guerrero	1176	4	Trópico subhúmedo cálido
516	Puente Petembo (km 99-100 Huetamo-V.Madero) Balsas	Michoacán	661	4	Trópico subhúmedo cálido
520	Km 137.5 Huet-V Madero (ca. Paso de Núñez) Balsas	Michoacán	669	4	Trópico subhúmedo muy cálido
527	Km 130 Toluca-Altamirano (ca. Pinzanes) Balsas	México	849	4	Trópico subhúmedo cálido
528	Huixtitla (Km 8 Sur de Palmar Chico) Balsas	México	1008	4	Trópico subhúmedo cálido

608	San Andrés Cuexcontitlán (San Cristobal)	Chalco	México	2596	4	Subtrópico subhúmedo templado
616	Autopista Ixtapan de la Sal (San Andrés Ocotl)	Chalco	México	2625	4	Subtrópico subhúmedo templado
629	San Francisco Independencia	Chalco	Puebla	2670	4	Subtrópico semiárido templado
643	Plan de los Timbres	Balsas	Guerrero	1183	4	Trópico subhúmedo cálido
644	Paso Morelos	Balsas	Guerrero	1096	4	Trópico subhúmedo cálido
649	Camino Vista Hermosa-Colotipa (Barranca La C	Balsas	Guerrero	1020	4	Trópico subhúmedo cálido
652	Tepechicotlán-Mochitlán	Balsas	Guerrero	1032	4	Trópico subhúmedo cálido
683	El estanco	Balsas	México	1140	4	Trópico subhúmedo cálido
87	Arroyo Tambor	<i>Zea luxurians</i>	Oaxaca	80	5	Trópico húmedo cálido
455	El Guayabo (km 132.5 Zitácuaro-Huetamo)	Balsas	Michoacán	550	5	Trópico subhúmedo muy cálido
458	Quenchendio (km 151.5 Zitácuaro-Huetamo)	Balsas	Michoacán	633	5	Trópico semiárido muy cálido
489	El Rincón (Rincón de la Vía)	Balsas	Guerrero	739	5	Trópico subhúmedo cálido
494	El Salado (Amate Amarillo)	Balsas	Guerrero	1158	5	Trópico subhúmedo cálido
505	Llano de Villegas	Balsas	Guerrero	1146	5	Trópico subhúmedo cálido
522	Crucero San Juan Tizapán	Balsas	México	795	5	Trópico subhúmedo cálido
528	Huixtilla (Km 8 Sur de Palmar Chico)	Balsas	México	1002	5	Trópico subhúmedo cálido
530	Pueblo Nuevo-El Sitio (km 6 a Palmar Chico)	Balsas	México	739	5	Trópico subhúmedo muy cálido
530	Pueblo Nuevo-El Sitio (km 6 a Palmar Chico)	Balsas	México	730	5	Trópico subhúmedo muy cálido
578	Crucero Erendira	Balsas	Michoacán	698	5	Trópico semi árido muy cálido
580	Las Anonas	Balsas	México	729	5	Trópico subhúmedo muy cálido
582	Km 3.6 Peña Blanca-Palmar Chico	Balsas	México	812	5	Trópico subhúmedo cálido
593	Arroyo Tambor	<i>Zea luxurians</i>	Oaxaca	82	5	Trópico húmedo cálido
637	San Antonio Tlaltecahuacan	Chalco	México	2470	5	Subtrópico subhúmedo templado
642	Km 1 Huitzuco-Paso Morelos	Balsas	Guerrero	963	5	Trópico subhúmedo cálido
645	Llano de Villegas	Balsas	Guerrero	1162	5	Trópico subhúmedo cálido
653	Km 1 Tierra Colorada-Acapulco	Balsas	Guerrero	344	5	Trópico subhúmedo muy cálido
655	Brecha Acahuizotla-Palo Blanco (ca. Posada de	Balsas	Guerrero	932	5	Trópico subhúmedo cálido
656	Posada de la Paz-Palo Blanco	Balsas	Guerrero	1044	5	Trópico subhúmedo cálido
657	El Salado (Amate Amarillo)	Balsas	Guerrero	1150	5	Trópico subhúmedo cálido

668	Km 22 Teloloapan-Apaxtla de Castrejón	Balsas	Guerrero	1088	5	Trópico subhúmedo cálido
671	Santa Ana Zicatecoyan (Col de la Papaya)	Balsas	México	1026	5	Trópico subhúmedo cálido
672	Las Parotas-San Francisco de Asís	Balsas	México	834	5	Trópico subhúmedo cálido
673	Cuadrilla Nueva (ca. San Pedro Limón)	Balsas	México	651	5	Trópico subhúmedo muy cálido
674	Huixtilla (Km 8 Sur de Palmar Chico)	Balsas	México	1008	5	Trópico subhúmedo cálido
681	Km 6 Pueblo Nuevo-El Sitio (San Lucas Pueblo)	Balsas	México	737	5	Trópico subhúmedo muy cálido
684	Quenchendio (km 151.5 Zitácuaro-Huetamo)	Balsas	Michoacán	631	5	Trópico semiárido muy cálido

Seed Dormancy in Mexican Teosinte

Adriana Natividad Avendaño López,* José de Jesús Sánchez González, José Ariel Ruíz Corral, Lino De La Cruz Larios, Fernando Santacruz-Ruvalcaba, Carla Vanessa Sánchez Hernández, and James B. Holland

ABSTRACT

Seed dormancy in wild *Zea* species may affect fitness and relate to ecological adaptation. The primary objective of this study was to characterize the variation in seed germination of the wild species of the genus *Zea* that currently grow in México and to relate this variation to their ecological zones of adaptation. In addition, we compared methods to break dormancy and measured the germination responses of seeds to environment factors that are related to seasonal changes. Teosinte populations representing all the taxonomic and racial groups known in México were collected during the period 2003 to 2008 in twelve states of México. Seed dormancy was classified according to the rate of its loss (depth of dormancy). Results indicated that more than 90% of populations studied had some degree of seed dormancy. Nondormant populations are distributed predominantly in semicold areas, while deep and very deep seed dormancy was found in populations distributed in hot and very hot environments in well defined geographic regions of the Balsas River Basin and in San Felipe Usila, Oaxaca. Mechanical seed scarification was the best method to break dormancy.

A.N.A. López, J.J.S. González, L.C. Larios, F. Santacruz-Ruvalcaba, and C.V.S. Hernández, Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Zapopan 45110, Jalisco, México; J.A.R. Corral, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias Parque Los Colomos S/N 2da. Sección, Col. Providencia, Guadalajara 44660, Jalisco, México; J.B. Holland, USDA-ARS, Plant Science Research Unit, Dep. of Crop Science, Box 7620, North Carolina State Univ., Raleigh, NC 27695. Received 21 Sept. 2010. *Corresponding author (aavedan2010@hotmail.com).

Abbreviations: NEIS, National Environmental Information System; PC, principal component; PG, percentage of germination; TZ, tetrazolium chloride.

MÉXICO is the center of origin and diversity of numerous cultivated plants that have acquired considerable importance on a global scale, including maize (*Zea mays* L.), beans (*Phaseolus vulgaris* L.), and squash (*Cucurbita* spp.). Twelve percent of the total world biodiversity is located in México, to which 12% of the genera and 50 to 60% of plant species are endemic (CONABIO, 2006). Similarly, most of the diversity of the wild relatives of maize, collectively known as teosinte (*Zea* spp.), is in México.

Maize domestication occurred in México approximately 10,000 yr ago from the tropical annual teosinte *Zea mays* subsp. *parviglumis* H. H. Iltis & Doebley (Matsuoka et al., 2002; Doebley, 2004). Teosinte species are represented by annual and perennial diploid species ($2n = 20$) along with tetraploid species ($2n = 40$). The genus *Zea* (tribe Maydeae) is composed of two sections: Section *Luxuriantes* (Doebley and Iltis) includes the perennials *Zea diploperennis* and *Zea perennis* (Hitchc.) Reeves & Mangelsd. and the annuals *Zea luxurians* (Durieu & Asch.) R. M. Bird and *Zea nicaraguensis* H. H. Iltis & B. F. Benz. Section *Zea* includes the annual *Zea mays* L., which

Published in Crop Sci. 51:2056–2066 (2011).

doi: 10.2135/cropsci2010.09.0538

Published online 21 June 2011.

© Crop Science Society of America | 5585 Guilford Rd., Madison, WI 53711 USA

All rights reserved. No part of this periodical may be reproduced or transmitted in any form or by any means, electronic or mechanical, including photocopying, recording, or any information storage and retrieval system, without permission in writing from the publisher. Permission for printing and for reprinting the material contained herein has been obtained by the publisher.

has been divided into subspecies: *Zea mays* subsp. *mexicana* (Schrad.) H. H. Iltis (races Chalco, Central Plateau, and Nobogame), *Zea mays* subsp. *parviglumis* (race Balsas), *Zea mays* subsp. *huehuetenangensis* (H. H. Iltis & Doebley) Doebley (race Huehuetenango), and *Zea mays* subsp. *mays* for cultivated maize. The distribution of teosinte is restricted to tropical and subtropical areas of México, Guatemala, Honduras, and Nicaragua, with isolated populations limited to areas varying in size from one hectare to several square kilometers (Sánchez et al., 1998; Iltis and Benz, 2000).

Teosinte plants are so similar to maize in outward appearance (stalk, leaves, and terminal tassel) that the casual observer might mistake them for corn (Wilkes, 2004). Teosinte nevertheless exhibits several characteristic differences in adult morphological traits, most importantly the architecture of their female inflorescences, the structure of their caryopses, and the presence in teosinte of lateral branches. Teosinte ears bear only about 10 kernels, enclosed in rough cellulose-lignin structures known as fruitcases; in contrast, maize ears can bear 500 or more uncovered kernels attached to the central axis of the ear. At maturity, the teosinte ear disarticulates such that the individual fruitcases become the dispersal units. Protected within its casing, the teosinte kernel can survive the digestive tracts of birds and grazing mammals, enabling the seed to be easily dispersed (Wilkes, 1997). Moreover, teosinte kernels vary considerably in size, shape, colors, longevity, and levels of dormancy.

Seed dormancy is regarded as the failure of an intact viable seed to complete germination under favorable conditions (Bewley, 1997), regulated by an inhibitor–promoter balance (Finch-Savage et al., 2007). Dormancy plays a major role in the ecological adaptation of wild plant species. It is common in wild plants, in which it may ensure the ability of a species to survive natural catastrophes, decrease competition between individuals of the same species, or prevent germination out of season (Finkelstein et al., 2008). Seed dormancy is determined by both genetics and the environment and is conferred by morphological and physiological factors including seed coats, substances contained in seed that protect and covering (flavonoids, mucilage, and lipid polyester derivatives), and plant hormones balance (abscisic acid and gibberellins) (North et al., 2010).

Numerous studies on teosinte diversity focused on variation of morphological traits and biochemical and DNA markers (Doebley et al., 1984; Sánchez et al., 1998; Matsuoka et al., 2002; Doebley, 2004; Rodríguez et al., 2006; Dermastia et al., 2009; Flint-Garcia et al., 2009). In contrast, the ecological and physiological factors related to geographic distribution and adaptation of teosinte populations have not been well characterized. Seed dormancy in teosinte has not been thoroughly investigated; the few publications trace back to the Teosinte Mutation Hunt in the Balsas River Basin lead by G.W. Beadle during 1971 and 1972 (Flannery, 1973; Wilkes, 1977). A second study was

reported by Mondrus (1981) for *Zea perennis*. Consequently, little is known about the presence and intensity of seed dormancy in teosinte in its natural range of distribution. Further, to date, comparisons of techniques to overcome dormancy and promote germination of teosinte seeds have not been published. Our limited understandings of the variation in dormancy in teosinte and of methods to break seed dormancy hinder the use of teosinte in conservation studies and plant breeding efforts. Thus, a more comprehensive survey of the genus *Zea* would allow a better understanding of adaptive germination patterns, local adaptations, and risk of extinction of teosinte populations. Therefore, the objectives of this research were to (i) characterize the variation in seed germination, viability, and rate of dormancy loss of the wild species of the genus *Zea* that currently grow in México, (ii) determine an effective method to break dormancy in teosinte seeds, and (iii) identify environmental factors that influence teosinte seed dormancy.

MATERIALS AND METHODS

Plant Materials

Teosinte seeds were collected directly from natural populations during October to December of years 2003 to 2008. A total of 304 seed samples were collected in twelve states (Chihuahua, Colima, Guanajuato, Jalisco, Guerrero, Oaxaca, México, Morelos, Puebla, Tlaxcala, Michoacán, and Nayarit). These samples represent all the racial groups known in México (*Zea mays* subsp. *mexicana*, races Chalco, Central Plateau, and Nobogame; *Zea mays* subsp. *parviglumis*, race Balsas; *Zea diploperennis*; *Zea perennis*; and *Zea luxurians*). Races and species were determined according to Wilkes (2004) and Doebley and Iltis (1980); the numbers of samples per race included Balsas (212), Chalco (39), Central Plateau (40), Nobogame (3), *Zea perennis* (3), *Zea diploperennis* (5), and *Zea luxurians* (2). Mature seeds from no less than 100 plants of each population were harvested and pooled as a single sample. Impurities were removed and seeds were dried at 25°C at least 30 d and stored in paper bags at room temperature (18–22°C and relative humidity 35–40%) until use. Seeds used for germination and viability tests were selected using a pneumatic separator to eliminate empty seeds.

Germination Assay

Seed germination and rate of dormancy loss were studied for each of the 304 samples at 2-mo intervals from 15 January (4 to 8 wk after the field collections) to 15 November. The standard germination percentage was analyzed using 60 seeds per sample, distributed into three replicates of 20 seeds each one. Seeds were placed in double-layer towels of paper, saturated with 60 mL of sterile deionized water, and incubated in the dark at 25°C (ISTA, 1996) in a germination chamber for 15 d, after which the number of germinated seeds in each sample was recorded. Germination tests for each date were conducted as a randomized complete block design (germination chambers were considered blocks) with three replicates of each population. The period of incubation time was chosen from previous assays of wild and weedy teosinte populations To determine seed viability of each seed lot at the beginning and at the end of the germination tests,

two replicates of 20 seeds per sample were tested for viability using the tetrazolium chloride (TZ) staining technique (ISTA, 2007). Samples were manually scarified to remove the seed-covering tissues. After removing off the hard glumes, seeds were bisected longitudinally with diagonal pliers to expose the main structures of the embryo. Half of each caryopsis was placed in a 20-mL petri dish and stained with TZ solution (1 g kg⁻¹) for 4 h at 25°C. Following staining, the embryo was examined under stereo microscope. A seed is considered viable when the embryo structures turn a strong red color during the test.

Strength of Seed Dormancy

Strength of seed dormancy for each sample was determined by the length of time from harvest until the seeds achieved a non-dormant state (>80% percent germination). Based on the percentage of germination (PG) six levels were defined:

Level 0: No dormancy. Seeds germinate immediately after the drying process (PG > 80% at the first test).

Level 1: Weak dormancy. Percentage of germination first reaches 80% or more during the tests of March or May (4 to 6 mo after harvesting).

Level 2: Moderate dormancy. Percentage of germination first reaches 80% or more during the tests of July or September (8 to 10 mo after harvesting).

Level 3: Strong dormancy. Percentage of germination first reaches 80% or more after 1 yr.

Level 4: Deep dormancy. Percentage of germination between 50 and 80% 1 yr after harvesting.

Level 5: Very deep dormancy. Percentage of germination 50% or less 1 yr after harvesting.

Environmental Data

The National Environmental Information System (NEIS) of the Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (Ruiz et al., 2003) was used to characterize the environmental conditions of the collecting sites. The NEIS is composed of 180 m-resolution raster images and is compiled in the IDRISI system (Eastman, 2006). Climatic information is based on normal statistics calculated from 1961 to 2003 data series.

Statistical Analysis

To determine the effects of factors related to the collections on seed germination rates, mixed models analyses were conducted using ASREML version 2.0 (Gilmour et al., 2005). The effects of three factors on seed dormancy were tested: (i) the taxonomic grouping of the collections, with seven levels representing three species (*Zea diploperennis*, *Zea perennis*, and *Zea luxurians*) and four races, one of *Zea mays* subsp. *parviglumis* (Balsas) and three of *Zea mays* subsp. *mexicana*, (Chalco, Nobogame, and Central Plateau), (ii) the geographical regions of the collections, with 24 levels representing the geographical distribution of the teosinte collections in México, and (iii) the altitude (as linear and quadratic covariates) from which the populations were collected. Three models were fitted first, each separately testing one of the three factors listed above. Each model included fixed effect sources of variation due to date of germination test, one or more of the three factors listed above, and the interactions of testing

date and other fixed factors included in the model. Random model terms included replication within date of germination test, teosinte population (nested within race or region if those terms were also in the model), and the interactions between testing date and teosinte population. Heterogeneous residual variances were modeled for each testing date. Altitudes of each population were standardized before computing linear and quadratic covariates, but results are reported in original units.

Next, a model including both taxonomic group and geographic region simultaneously was tested (model 4). Geographic region was fit as a nested effect within taxonomic group because each taxonomic group was associated with a nonoverlapping subset of regions. Region within group had to be fit as a random effect to obtain estimable group effects. Model 4 was used to test the null hypothesis that regions within taxonomic groups had no significant effect on germination.

Finally, linear and quadratic altitude covariates were tested in combination with geographic regions (model 5). This model was used to test the null hypothesis that geographic regions had no significant effects after accounting for altitude (and vice versa). We did not include taxonomic group in this model because geographic region fit in the absence of taxonomic group incorporates the effects of differences among taxonomic groups.

The matrix of mean percent germination for each collection at each of the six testing dates was subjected to principal component (PC) analysis by using the PRINCOMP procedures of the Statistical Analysis System (SAS Institute, 1999).

Breaking Dormancy Treatments

Three months after harvesting, seeds of seven teosinte populations (five classified previously as having very deep dormancy, one with moderate dormancy, and one with weak dormancy) were subjected to the following treatments: (i) mechanical removal of seed-covering tissues using diagonal cutter pliers, (ii) 24 h of soaking in 10 atmospheres polyethylene glycol (PEG-8000; Parchem Fine & Specialty Chemical, New Rochelle, NY) (Baskin and Baskin 2004, Marín et al., 2007), (iii) 24 h of soaking in 1000 mg L⁻¹ gibberellic acid (GA₃; Bayer de México, México City, México) (Copeland and McDonald, 2001), (iv) 24 h of soaking in 2% potassium nitrate (KNO₃; Sigma-Aldrich Química S. A., Toluca, México) (ISTA, 1996), (v) 24 h of soaking in 2% sodium hydroxide (NaOH; Sigma) (ISTA, 1996, Caseiro et al., 2004), (vi) 24 h of soaking in 11% hydrogen peroxide (H₂O₂; Hysel de México, S.A. de C.V., México City, México), and (vii) 24 h of soaking in 20% H₂O₂ (Taba et al., 2004). For all cases three replications of 20 seeds each were tested independently.

RESULTS AND DISCUSSION

Date of germination test had a significant ($p < 0.001$) and large effect on germination percentage in all models tested (Table 1). Mean germination percentage increased from 19.1% at the first germination test date to 62.7% at the third date and then reached a plateau between 76 and 79% at the last three dates (Table 2). When taxonomic group, geographic region, or altitude was tested alone (models 1–3 in Table 1), each was associated with significant effects on germination percentage. Taxonomic group and geographic region within taxonomic group

Table 1. Five mixed models used to test the effects of taxonomic group, geographic group, altitude, date of test, and accession within taxonomic or geographic group on percent seed germination. Degrees of freedom (df), *F*-values, and *p*-values are reported for each fixed effect. Variance component estimates and Wald's Z-value (ratio of the variance component estimate to its standard error) are reported for each random effect. Heterogeneous error variances for each of the six germination test dates were fit for each model.

Source	DF	Variance component estimate	<i>F</i> value (fixed effects) or Wald's Z-value (random effects)	<i>p</i> -value
<i>Model 1: Taxonomic groups</i>				
<i>Fixed effects</i>				
Date of germination test	5		366.06	<0.001
Taxonomic group	6		21.20	<0.001
Date × taxonomy	30		24.69	<0.001
<i>Random effects</i>				
Replicates (date)		2.89	2.08	
Accessions (taxonomic group)		271.70	9.64	
Date × accessions (taxonomic group)		250.69	22.31	
Residual (date 1)		25.70		
Residual (date 2)		59.74		
Residual (date 3)		123.36		
Residual (date 4)		93.57		
Residual (date 5)		69.69		
Residual (date 6)		193.01		
<i>Model 2: Altitude covariates</i>				
<i>Fixed effects</i>				
Date of germination test	5		351.93	<.001
Altitude linear	1		195.23	<.001
Altitude quadratic	1		8.29	0.005
Date × altitude linear	5		43.01	<.001
Date × altitude quadratic	5		51.21	<.001
<i>Random effects</i>				
Replicates (date)		2.99	2.09	
Accessions		209.26	10.82	
Date × accessions		263.60	22.62	
Residual (date 1)		25.70		
Residual (date 2)		59.99		
Residual (date 3)		121.11		
Residual (date 4)		94.61		
Residual (date 5)		69.85		
Residual (date 6)		193.82		
<i>Model 3: Geographical groups</i>				
<i>Fixed effects</i>				
Date of germination test	5		413.59	<0.001
Geographic region	23		24.67	<0.001
Date × region	115		13.48	<0.001
<i>Random effects</i>				
Replicates (date)		3.03	20.9	
Accession (region)		116.73	8.40	
Date × accession (region)		175.76	20.46	
Residual (date 1)		25.61		
Residual (date 2)		60.89		
Residual (date 3)		123.18		
Residual (date 4)		92.83		
Residual (date 5)		69.62		
Residual (date 6)		195.67		
<i>Model 4: Taxonomic and geographical groups</i>				
<i>Fixed effects</i>				
Date of germination test	5		82.66	<0.001

(cont'd)

Table 1. Continued.

Source	DF	Variance component estimate	F value (fixed effects) or Wald's Z-value (random effects)	p-value
Taxonomic group	6		4.02	0.009
Date × group	30		5.51	<0.001
<i>Random effects</i>				
Replicates (date)		3.06	2.09	
Geographic region (taxonomic group)		226.31	2.42	
Date × region (group)		113.922	4.97	
Accession (region × group)		116.65	8.39	
Date × accession (region × group)		176.73	20.45	
Residual (date 1)		25.62		
Residual (date 2)		60.86		
Residual (date 3)		123.38		
Residual (date 4)		92.80		
Residual (date 5)		69.58		
Residual (date 6)		195.33		
<i>Model 5: Geographical groups and altitude covariates</i>				
<i>Fixed effects</i>				
Date of germination test	5		415.82	<.0001
Altitude linear	1		43.27	<.0001
Altitude quadratic	1		1.60	0.208
Geographic region	23		13.46	<.0001
Date × altitude linear	5		6.80	<.0001
Date × altitude quadratic	5		2.21	0.056
Date × geographic region	115		6.27	<.0001
<i>Random effects</i>				
Replicates (date)		3.09	2.09	
Accessions (region)		88.47	7.85	
Date × accessions (region)		168.08	20.19	
Residual (date 1)		25.59		
Residual (date 2)		61.05		
Residual (date 3)		122.96		
Residual (date 4)		93.50		
Residual (date 5)		69.71		
Residual (date 6)		196.29		

Table 2. Number of accessions tested and mean percentages of seed germination for each taxonomic group at each of six germination test dates and averaged over germination test dates.

Taxonomic group	No. of accessions	Percentage of germination at test date						Mean
		January	March	May	July	September	November	
Balsas	212	1.7	21.4	48.4	74.4	80.9	78.4	50.9
Chalco	39	65.8	80.3	86.6	85.0	75.6	72.9	77.8
Central Plateau	40	9.5	41.2	80.4	91.9	87.1	79.1	64.9
Nobogame	3	74.4	86.6	88.3	76.1	77.8	65.0	78.1
<i>Zea luxurians</i> (Durieu & Asch.) R. M. Bird	2	0.0	1.4	7.4	0.9	1.5	6.8	3.0
<i>Zea perennis</i> (Hitcch.) Reeves & Mangelsd.	3	45.2	88.7	81.8	83.1	86.1	88.4	78.9
<i>Zea diploperennis</i> H. H. Iltis et al.	5	49.9	94.5	97.6	90.2	94.1	94.7	86.8
Mean		19.0	42.5	62.7	76.5	79.0	79.0	62.9
LSD (0.05)		28.8	29.2	29.8	29.6	29.4	30.6	22.3

were fit simultaneously in model 4, revealing that both factors were significant ($p < 0.009$) when fit simultaneously. This indicates that germination responses varied significantly both among taxonomic groups (species or races) and among geographic groups within taxonomic

groups. Similarly, geographic regions and the linear effect of altitude were both significant when fit simultaneously in model 5, indicating that they are not completely confounded variables. The quadratic altitude covariate, how-

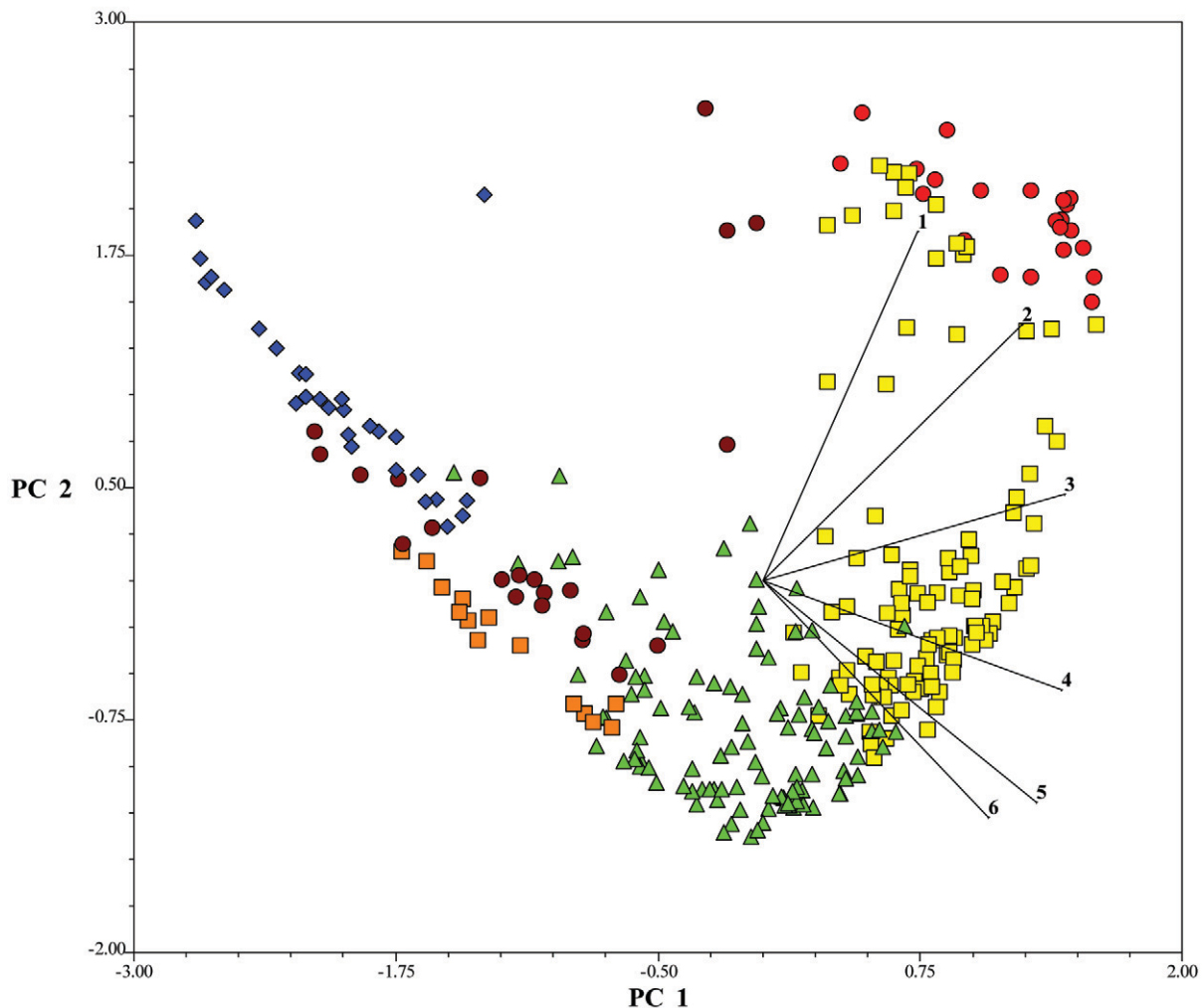


Figure 1. Teosinte collections plotted by their scores on the first two principal components from the analysis of seed germination at each of six dates. Samples were categorized into six groups based on the time required to achieve 80% or greater germination percentage: no dormancy (red circle), weak dormancy (yellow square), moderate dormancy (green triangle), strong dormancy (orange square), deep dormancy (cardinal circle), and very deep dormancy (blue rhombus).

ever, was not significant when fitted simultaneously with geographic region.

The first PC from the analysis of the original germination percentage data from each of six testing dates accounted for 57%, the second PC for 26%, and the third PC for 8% of the total variation in germination patterns (Fig. 1). The first PC clearly separates populations with deep and very deep dormancy from the remaining populations whereas the second PC primarily separates nondormant populations and populations with a weak level of seed dormancy; the principal component analysis did not clearly separate populations classified as having moderate and strong dormancy.

Mean germination across tests (from January to November) was considerably lower in the wild-type teosintes growing in the River Balsas Basin, although several of the weedy populations of race Central Plateau also exhibited moderate dormancy (Table 3). Compared with subsp. *parviglumis* and *Zea luxurians*, subsp. *mexicana* and the perennials *Zea perennis* and *Zea diploperennis* had

greater germination percentages at all tests dates and less variability within regions. Most nondormant and weakly dormant genotypes were identified in these teosintes. Viability mean across samples, based on the tetrazolium test, was 99% for the first test after harvesting (January) and 97% at the end of the study (December).

Despite the significant interracial variability for germination that was observed, deep and very deep dormancy were found in teosintes from well defined geographic regions of the River Balsas Basin and in San Felipe Usila, Oaxaca. In the Mazatlán region of southern Guerrero, a two-cycle cropping rotation (maize and pasture grazing and maize) is common. Increased seed dormancy would provide a selective advantage to teosinte of this area, by circumventing the predation of the plant by grazing animals and helping to maintain the teosinte life cycle in phase with the alternate year planting of maize. This adaptation appears to have been an evolutionary change in recent historic times; the town of Mazatlán was founded in 1910–1911 and the present land management is

Table 3. Number of accessions and mean percentages of seed germination at six test dates in populations of teosinte from different regions in México.

Race and region	No. of accessions	Percentage of germination at test date					
		January	March	May	July	September	November
		%					
Balsas (subsp. <i>parviglumis</i>)		1.7	20.3	46.4	72.9	81.1	77.3
1. Southern Jalisco and Colima	37	1.7	42.8	76.2	91.3	94.3	94.2
2. Villa Purificación, Jal.	15	0.9	15.8	56.1	90.8	95.1	97.8
3. Eastern Jalisco and Nayarit	14	14.6	53.1	78.7	93.9	97.9	96
4. Mazatlán, Guerrero†	24	0.1	2.7	16.7	46.9	65.9	63.1
5. Central Guerrero	35	1	21.6	60.9	88.1	89.6	83.4
6. Huitzuco, Guerrero†	11	0	2.1	10.6	40.8	57.9	59.4
7. Olinalá, Guerrero	2	10	65.8	92.5	89.2	88.3	97.5
8. Tejupilco-Palmar Chico, México†	41	0.2	8.2	30.3	59.4	69.3	52.2
9. Huetamo, Michoacán†	10	0	0.2	1.2	18.3	40.2	54
10. Carácuaro, Michoacán	16	0	1.1	13.3	68.6	81.7	78.3
11. Tzitzio, Michoacán	3	0	4.2	26.7	81.7	94.2	100
12. Taretan, Michoacán	2	0	16.3	68.8	97.5	98.8	98.8
13. San Cristóbal Honduras, Oaxaca	2	2.5	45	95	98.8	95	100
Chalco (subsp. <i>mexicana</i>)		68.9	81.4	86.1	85.1	76.2	72
14. Valle de Toluca	12	75	85.2	86.3	85.6	79.2	72.5
15. Chalco-Amecameca	16	55	75.4	87.8	82.1	71.4	69.8
16. Cd. Serdán, Puebla-Tlaxcala	11	82.9	86.4	83.6	88.9	80	74.7
Central Plateau (subsp. <i>mexicana</i>)		5.9	39.5	80.2	91.8	88.2	79.4
17. Malinalco, México and Morelos	3	1.7	52.5	89.2	92.5	95	100
18. Cuitzeo-Puruandiro-Guanajuato	18	6.1	43.1	83.4	93.1	91.7	91.7
19. Churintzio-La Barca	19	6.3	35	76.6	90.7	84.7	67.3
Nabogame (subsp. <i>mexicana</i>)							
20. Nabogame, Chihuahua	3	74.4	86.7	88.3	76.1	77.8	65
<i>Zea diploperennis</i> H. H. Iltis et al.		57.3	95	98.1	90.8	95.8	95.4
21. Cuautitlán, Jalisco	2	0	91.3	95	87.5	90	93.8
22. Huajicori, Nayarit	3	82.8	96.7	99.4	92.2	98.3	96.1
<i>Zea luxurians</i> (Durieu & Asch.) R. M. Bird							
23. San Felipe Usila, Oaxaca†	2	0	1	6	1	3	8
<i>Zea perennis</i> (Hitchc.) Reeves & Mangelsd.							
24. Piedra Ancha, Jalisco	3	50.6	88.1	80.6	81.3	85.6	87.5

†Regions where deep and very deep dormancy has been found.

thought by the oldest men in the town to have begun in the 1920s (Wilkes, 1977). In contrast, seeds of some nondormant populations of the Chalco race found in the region around México City seem to enter a state of late dormancy about a year after harvesting (Table 2). This response seems to be associated with low temperatures during autumn and winter seasons. A possible adaptive explanation for this pattern is the avoidance of freezing temperatures.

Based on the data presented here, deep dormancy is complete in several regions in México. In addition, late dormancy expressed during the winter time seems to be important in the highlands of central México (Table 3).

With the exception of few populations, the rate of seed dormancy loss in laboratory conditions increases during May and germination is almost complete by July (Table 2). In such cases, dormancy generally is eliminated after a period of time of conditions favorable for plant establishment or as a consequence of a storage period (Baskin and Baskin, 2004; Finkelstein et al., 2008; Fenner

and Thompson, 2005). The mechanisms underlying dormancy breaking by after-ripening remain elusive but have been correlated with changes in gene expression, enzyme activity, and hormone accumulation, suggesting that biological processes such as transcription and translation occur in dry seeds (Finch-Savage et al., 2007; North et al., 2010). Results obtained in this research suggest that teosinte populations vary for genetic potential for dormancy.

Since a clear relationship was observed between germination percentage and seed collection sites altitude (Fig. 2), teosinte seed dormancy could be connected to temperature or relative humidity conditions. The presence as well as the duration of dormancy increase in lower altitudes, representing hotter and generally drier (lower relative humidity) environments. Furthermore, a general correspondence between the intensity of dormancy and thermal zones of México was observed, wherein greater dormancy is associated with hotter environments (Fig. 3 and 4). Nondormant populations are distributed

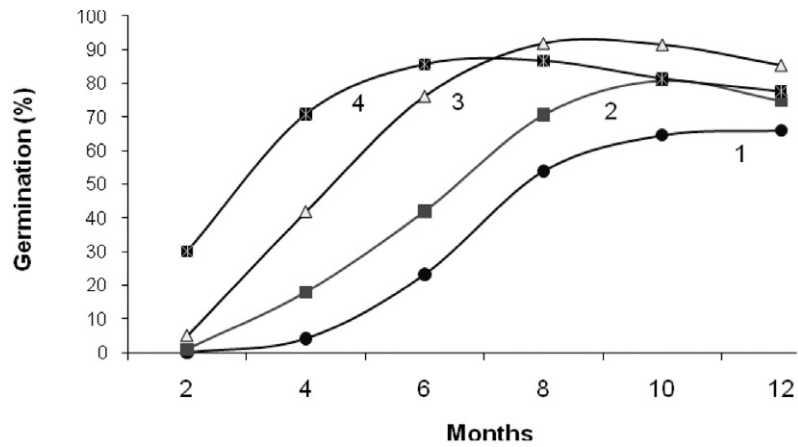


Figure 2. Relationship between seed germination in teosinte and altitude of the site of collection. Altitude range (meters above sea level): 1 is 80 to 800, 2 is >800 to <1300; 3 is 1300 to <1800, and 4 is >1800.

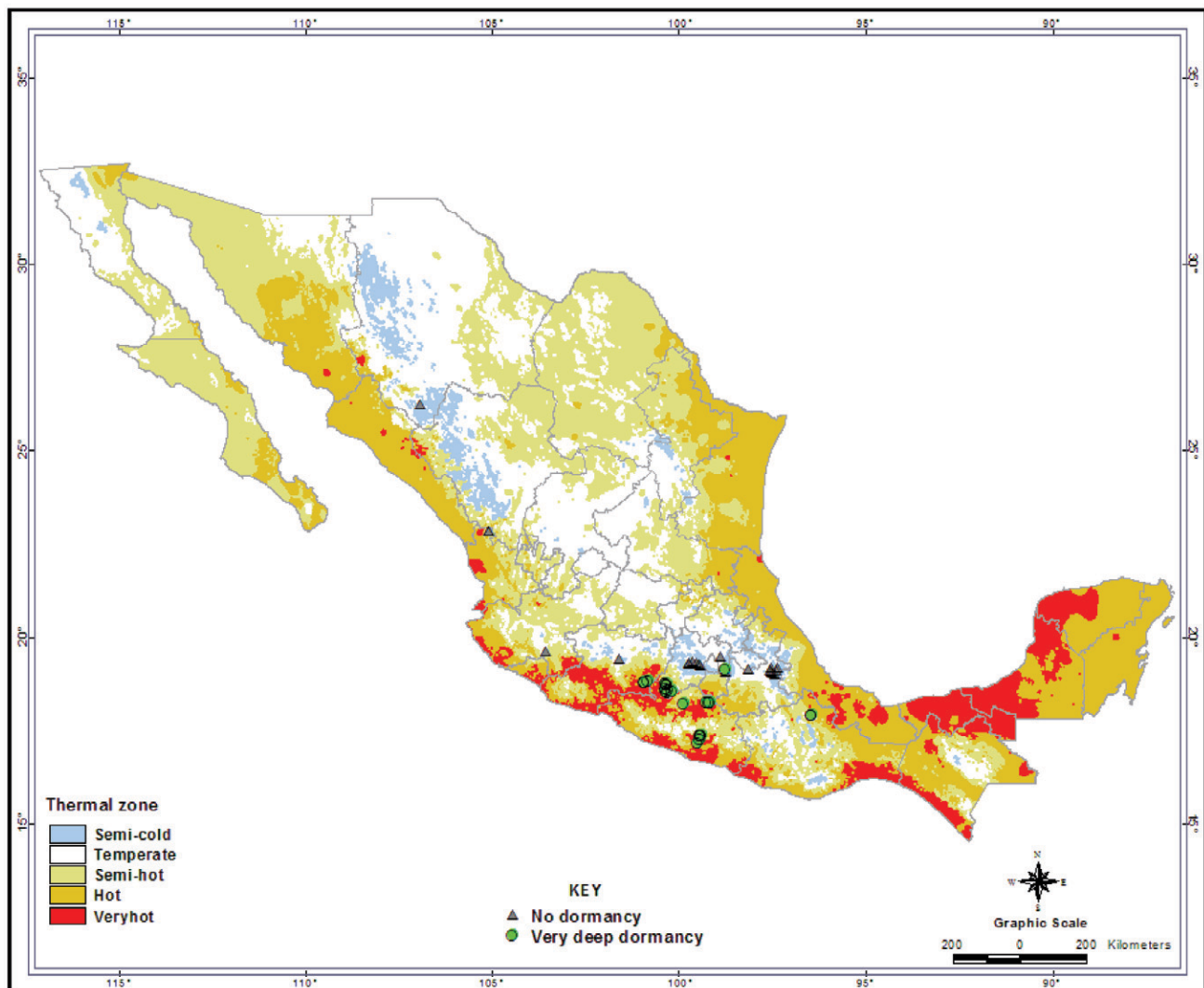


Figure 3. Geographical distribution of nondormant teosinte populations and populations having very deep dormancy.

predominantly in semicold areas (with a mean annual temperature between 5 and 12°C (García, 2004), with a summer to autumn season generally not imposing heat or cold stress to plants. Weak dormancy is mostly located in

temperate areas characterized by a mean annual temperature between 12 and 18°C (Medina et al., 1998), representing a growing season with mild temperatures; some

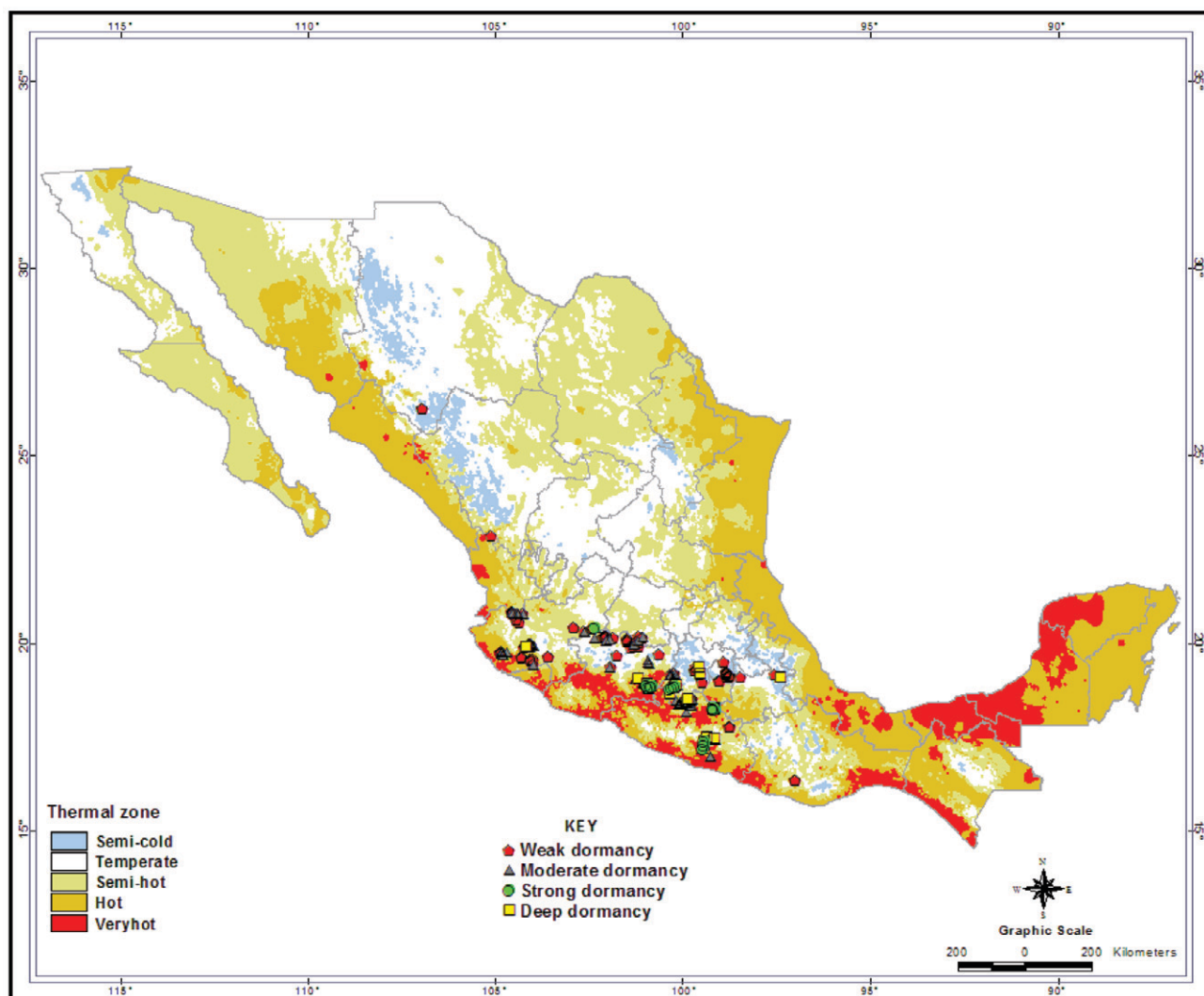


Figure 4. Geographical distribution of teosinte populations having weak, moderate, strong, and deep seed dormancy.

Table 4. Ranges of annual temperature and rainfall in locations of teosinte populations with different levels of seed dormancy.

Dormancy level	Annual temperature (°C)			Annual rainfall (mm)		
	Maximum	Minimum	Mean	Maximum	Minimum	Mean
No dormancy (0)	20.6–27.4	4.6–12.3	12.6–19.8	1496	612	1054
Weak (1)	20.7–31.8	4.6–16.7	12.6–24.2	1498	613	1056
Moderate (2)	25.7–33.4	9.4–19.3	17.5–26.3	1492	679	1085
Strong (3)	28.0–33.6	11.6–19.0	18.8–26.3	1429	809	1119
Deep (4)	21.5–33.8	7.6–19.0	14.5–26.4	1429	850	1139
Very deep (5)	24.0–33.7	7.6–19.6	15.8–26.6	3525	850	2188

populations from this class are also present in semicold zones.

In general, dormancy intensified as temperature and rainfall increase (Table 4). Moderate dormancy was found under temperate to semihot conditions (Fig. 4) ranging from 12 to 22°C of annual mean temperature (García, 2004) and with a relatively hot growing season. Moreover, strong dormancy (Fig. 4) is mostly distributed under semihot to hot environments (18 to 26°C), which correspond to subtropical and tropical conditions with a hot growing season (Ruiz et al., 2003). Deep and very deep seed dormancy were found

in populations distributed in hot (22 to 26°C) and very hot environments (26 to 30°C). Deep seed dormancy likely has adaptive value under hot environments by helping to maintain seed viability under varying environmental conditions and to inhibit germination under unfavorable environmental conditions during the dry summer months (Bradford, 2002). These seeds tend to remain dormant until some factor(s) render the covering layer(s) permeable to water; in nature, these factors include high temperatures, widely fluctuating temperatures, fire, drying, freezing and thawing, and passage through the digestive tracts of animals (Baskin and Baskin,

Table 5. Mean percentages of seed germination for dormancy-breaking treatments for seven teosinte accessions.

Treatments	Accession code [†]						
	645	667	674	681	684	685	P87
	%						
Mechanical scarification	90	100	95	90	95	100	100
Polyethylene glycol 10 atmospheres	0	50	0	0	0	70	0
KNO ₃ 2%	15	75	10	0	5	70	0
Ag ³ 1%	20	85	15	5	10	85	0
NaOH 2%	15	80	0	10	5	75	0
H ₂ O ₂ 20%	10	70	20	0	0	55	0
H ₂ O ₂ 11%	35	85	30	10	15	80	0
Prechilling (10°C for 48 H)	0	65	0	0	0	55	0
Control	0	80	0	0	5	75	0
Viability (tetrazolium chloride)	95	100	95	90	100	100	100

[†]645 (Balsas, Huitzoco, Guerrero), 667 (Balsas, Ixcateopan, Guerrero), 674 (Balsas, Huixtla, México), 681 (Balsas, Pueblo Nuevo, México), 684 (Balsas, Huetamo, Michoacán), 685 (San Jerónimo, Jalisco), P87 (*Zea luxurians* (Durieu & Asch.) R. M. Bird, San Felipe Usila, Oaxaca).

2000). Mechanical or chemical scarification can also break dormancy (Baskin and Baskin, 2004).

A complete understanding of the potential adaptive significance of deep dormancy is not currently possible due to the lack of information on dormancy elimination mechanisms. Goggin et al. (2008) reported that conditions that promote the elimination of dormancy may be different than those required for seed germination. Fenner and Thompson (2005) indicated that dormancy is more than germination absence, since it establishes restrictions for the seed metabolism reactivation even under optimum conditions. The coating tissues have been hypothesized to serve as a physical barrier to germination of dormant seeds of teosinte as they may contain germination inhibitors. Exposure to pure oxygen or an oxidizing agent such as 20% hydrogen peroxide (H₂O₂) and gibberellic acid have been suggested as treatments to break dormancy in teosinte (Wilkes, 1977; Mondrus, 1981; Taba et al., 2004); however, none of the chemical treatments used here was effective at breaking dormancy (Table 5). It was interesting that without the removal of the rachis tissue and the lemma and palea chaff, the seeds of several populations of the River Balsas Basin and San Felipe Usila (Table 3) did not germinate at an appreciable rate until 8 to 20 mo of dormancy had past. Mechanical scarification was the most effective in breaking dormancy in all teosinte taxa (Table 5), implying that germination inhibitors located in the seed-coating tissues were removed. Inhibitors of germination in coating tissues in several plant species include phenol compounds that create impermeability to water or gases, reducing the oxygen availability and thus impeding the embryo respiration (Copeland and McDonald, 2001). Germination may also be inhibited by physical dormancy, caused by one or more water-impermeable layers of palisade cells in the seed or fruit coat.

CONCLUSIONS

Seed dormancy is present in more than 90% of Mexican teosinte populations. Dormancy intensity varies widely among the different types of teosinte. Deep and very deep dormancy was found in subsp. *parviglumis* (located in well defined geographic regions of the River Balsas Basin) and *Zea luxurians* from San Felipe Usila, Oaxaca. Nondormant and weakly dormant populations are distributed in the highlands of México in subsp. *mexicana*, *Zea perennis*, and *Zea diploperennis*. Nondormant populations are distributed predominantly in semicold areas, while deep and very deep seed dormancy was found in populations distributed in hot and very hot environments.

Seed-covering tissues are the most important barriers to germination. Without removal of the rachis tissue and the lemma and palea chaff, for several populations of the River Balsas Basin and San Felipe Usila, Oaxaca, the seed will germinate only after 8 to 20 mo of dormancy. The best method of breaking teosinte seed dormancy is by mechanical scarification, suggesting that germination inhibitors are contained in the seed-covering tissues. However, it is unknown if germination inhibitors in teosinte are part of the seed-covering tissues or they are partly released from the endosperm or embryo.

References

- Baskin, J.M., and C.C. Baskin. 2000. Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Species Biol.* 15:139–152. doi:10.1046/j.1442-1984.2000.00034.x
- Baskin, J.M., and C.C. Baskin. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Sci. Res.* 14:1–16.
- Bewley, J.D. 1997. Seed germination and dormancy. *Plant Cell* 9:1055–1066. doi:10.1105/tpc.9.7.1055
- Bradford, J.K. 2002. Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. *Weed Sci.* 50:248–260. doi:10.1614/0043-1745(2002)050[0248:AOHTTQ]2.0.CO;2
- Caseiro, R., M.A. Bennet, and J. Marcos-Filho. 2004. Comparison of three priming techniques for onion seed lots differing in initial quality. *Seed Sci. Technol.* 32:365–375.

- Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2006. Capital natural y bienestar social. (In Spanish.) Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Mexico City, México.
- Copeland, L.O., and M.B. McDonald. 2001. Principles of seed science and technology, 4th ed. Kluwer Academic Press, New York, NY.
- Dermastia, M., A. Kladnik, J. Dolenc, and P.S. Chourey. 2009. A cellular study of teosinte *Zea mays* subsp. *parviglumis* (Poaceae) caryopsis development showing several processes conserved in maize. *Am. J. Bot.* 96:1798–1807. doi:10.3732/ajb.0900059
- Doebley, J.F. 2004. The genetics of maize evolution. *Annu. Rev. Genet.* 38:37–59. doi:10.1146/annurev.genet.38.072902.092425
- Doebley, J.F., M.M. Goodman, and C.W. Stuber. 1984. Isozyme variation in *Zea* (Gramineae). *Syst. Bot.* 9:203–218. doi:10.2307/2418824
- Doebley, J.F., and H.H. Iltis. 1980. Taxonomy of *Zea* (Gramineae) I. A subgeneric classification with key to taxa. *Am. J. Bot.* 67:982–993. doi:10.2307/2442441
- Eastman, J.R. 2006. IDRISI v 15.1. IDRISI Andes. Guide to GIS and image processing Vol. 1. Clark Labs- Clark University, Worcester, MA.
- Fenner, M., and K. Thompson. 2005. The ecology of seeds. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Finch-Savage, W.E., C.S. Cadman, P.E. Toorop, J.R. Lynn, and H.W. Hilhorst. 2007. Seed dormancy release in *Arabidopsis* Cvi by dry after-ripening, low temperature, nitrate and light shows common quantitative patterns of gene expression directed by environmentally specific sensing. *Plant J.* 51:60–78. doi:10.1111/j.1365-313X.2007.03118.x
- Finkelstein, R., W. Reeves, T. Ariizumi, and C. Steber. 2008. Molecular aspects of seed dormancy. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59:387–415. doi:10.1146/annurev.arplant.59.032607.092740
- Flannery, K.V. 1973. The origins of agriculture. *Annu. Rev. Anthropol.* 2:271–310. doi:10.1146/annurev.an.02.100173.001415
- Flint-Garcia, S.A., A.L. Bodnar, and M.P. Scott. 2009. Wide variability in kernel composition, seed characteristics, and zein profiles among diverse maize inbreds, landraces, and teosinte. *Theor. Appl. Genet.* 119:1129–1142. doi:10.1007/s00122-009-1115-1
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. (In Spanish.) Instituto de Geografía, UNAM, Mexico City, México.
- Gilmour, A.R., B. Cullis, B. Gogel, S.J. Welham, and R. Thompson. 2005. ASReml user's guide. Release 2.0. VSN International, Hemel Hempstead, UK.
- Goggin, D.E., K.J. Steadman, and S.B. Powles. 2008. Green and blue light photoreceptors are involved in maintenance of dormancy in imbibed annual ryegrass (*Lolium rigidum*) seeds. *New Phytol.* 180:81–89. doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02570.x
- Iltis, H.H., and B.F. Benz. 2000. *Zea nicaraguensis* (Poaceae), a new teosinte from Pacific Coastal Nicaragua. *Novon* 10:382–390. doi:10.2307/3392992
- International Seed Testing Association (ISTA). 1996. International rules for seed testing. *Rules 1996. Seed Sci. Technol.* 13:299–355.
- International Seed Testing Association (ISTA). 2007. Chapter 6: Tetrazolium test. *In* International rules for seed testing. *Seed Sci. Technol.* 6–10.
- Marín, S.J., J. Mejía C., L.A. Hernández, A. Carballo C., and A. Peña L. 2007. Acondicionamiento osmótico de semilla de cebolla (*Allium cepa* L.). (In Spanish, with English abstract.) *Agric. Tec. Méx.* 33:1–6.
- Matsuoka, Y., Y. Vigouroux, M.M. Goodman, J. Sanchez G., E. Buckler, and J. Doebley. 2002. A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99:6080–6084. doi:10.1073/pnas.052125199
- Medina, G.G., J.A. Ruiz C., and R.A. Martínez P. 1998. Los climas de México: Una estratificación ambiental basada en el componente climático. Libro Técnico núm. 1. INIFAP-CIRPAC. ed. (In Spanish.) Conexión Gráfica Guadalajara, Jalisco, México.
- Mondrus, E.J. 1981. Tetraploid perennial teosinte seed dormancy and germination. *J. Range Manage.* 34:59–61. doi:10.2307/3898455
- North, H., S. Baud, I. Debeaujon, C. Dubos, B. Dubreucq, P. Grappin, M. Jullien, L. Lepiniec, A. Marion-Poll, M. Miquel, L. Rajjou, J.M. Routabou, and M. Michel Caboche. 2010. Arabidopsis seed secrets unravelled after a decade of genetic and omics-driven research. *Plant J.* 61:971–981. doi:10.1111/j.1365-313X.2009.04095.x
- Rodríguez, F., J.J. Sánchez G., B. Baltazar M., L. De la Cruz L., F. Santacruz-Ruvalcaba, J. Ron, and J.B. Schoper. 2006. Characterization of floral morphology and synchrony among *Zea* species in México. *Maydica* 51:383–398.
- Ruiz, C., I.J. González A., J.R. Regalado R., J. Anguiano C., I. Vizcaíno V., and D.R. González E. 2003. Recursos edafoclimáticos para la planeación del sector productivo en el Estado de Jalisco. Libro Técnico Núm. 2. INIFAP-CIRPAC. ed. (In Spanish.) Conexión Gráfica. Jalisco, México.
- Sánchez, G., T.A. Kato Y., M. Aguilar S., J.M. Hernández C., A. López R., and J.A. Ruíz C. 1998. Distribución y caracterización del teocintle. Libro Técnico Núm. 2. (In Spanish.) Centro de Investigación Regional del Pacífico Centro, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Guadalajara, Jalisco, México.
- SAS Institute. 1999. SAS/STAT user's guide, Version 8. SAS Inst., Cary, NC.
- Tabá, S., M. van Ginkel, D. Hoisington, and D. Poland. 2004. Wellhausen-Anderson plant genetic resources center: Operations manual, 2004. CIMMYT, El Batán, México.
- Wilkes, H.G. 1977. Hybridization of maize and teosinte, in México and Guatemala and the improvement of maize. *Econ. Bot.* 31:254–293. doi:10.1007/BF02866877
- Wilkes, H.G. 1997. Teosinte in México: Personal retrospective and assessment. p. 10–17. *In* J.A., M.C. Willcox, and F. Castillo-González (ed.) 1997. Gene flow among maize landraces, improved maize varieties, and teosinte: Implications for transgenic maize. CIMMYT, México, D.F., Mexico.
- Wilkes, G.H. 2004. Corn, strange and marvelous: But is a definitive origin known? p. 3–63. *In* C.W. Smith (ed.) *Corn: Origin, history, technology, and production.* John Wiley & Sons, Hoboken, NJ.