

**UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA**  
**CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y**  
**AGROPECUARIAS**  
**DIVISIÓN DE CIENCIAS AGRONÓMICAS**  
**COORDINACIÓN DE POSGRADO**



**SISTEMAS DE INCOMPATIBILIDAD GENÉTICA EN MAÍZ Y TEOCINTLE**  
**(Zea spp.) EN MÉXICO**

**TESIS**

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL**  
**GRADO DE:**

**DOCTOR EN CIENCIAS AGRÍCOLAS Y FORESTALES**

**LINO DE LA CRUZ LARIOS**

**ZAPOCAN, JALISCO. 30 ENERO 2007.**

# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y  
Agropecuarias

Programa de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Forestales

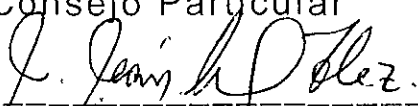


La tesis "**Sistemas de incompatibilidad genética en maíz y teocintle (*Zea spp.*) en México**" de Lino de la Cruz Larios, se realizó bajo la dirección del Consejo Particular que se indica, fue aprobada por el mismo y se aceptó como requisito parcial para la obtención del grado de:

## DOCTOR EN CIENCIAS AGRÍCOLAS Y FORESTALES

Consejo Particular


Tutor:

  
-----  
Dr. José de Jesús Sánchez González

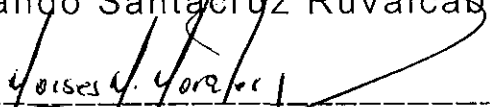
Asesor:

  
-----  
Dr. José Ron Parra

Asesor:

  
-----  
Dr. Fernando Santacruz Ruvalcaba

Asesor:

  
-----  
Dr. Moisés Martín Morales Rivera

Asesor:

  
-----  
Dr. José Ariel Ruiz Corral

LAS AGUJAS, ZAPOPAN, JAL., ENERO 2007

BIBLIOTECA CUCBA

## DEDICATORIAS

**A mis padres:**

**Isaura Larios Berben y Lino De La Cruz Oseguera, por el amor y cariño brindado para realizarme como persona y el apoyo dado para la realización de mis estudios.**

**A mis hermanos:**

**Héctor, Rene, Delia, Heriberto, Ernestina, Horacio, Fernando y Leticia, así como a sus respectivas familias, por su cariño, amistad y apoyo.**

**A mis tíos:**

**Consuelo y Ivan por el cariño, apoyo y que siempre están al pendiente de mí.**

**A mi esposa:**

**Olivia Hernández Castillo, por el amor cariño y la confianza brindada ya que ha sido la inspiración en mi superación personal y profesional.**

**A mis hijos:**

**YAIR y LINO, que son y serán lo más importante en mi vida.**

## AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de Guadalajara y en especial al Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias por la formación académica recibida.

A los Drs. J. Kermicle, M. M. Goodman, S. Taba, Juan Manuel Hernández C. y José Luis Ramírez Díaz por haber proporcionado parte del material genético usado en este estudio.

A Pioneer Hi-Bred International. por el financiamiento parcial a través del proyecto “Maize and teosinte biodiversity studies in México” y por las facilidades para el incremento de algunos materiales en la estación experimental de Tapachula, Nayarit.

A la Fundación TELMEX. por el apoyo de beca y equipo de computo facilitado que fue de gran ayuda y estímulo para lograr esta investigación y con ello obtener el grado.

Al Dr. J. Jesús Sánchez González, Por el apoyo para entrar al programa de Posgrado, la dirección de la investigación, las facilidades para culminar con el trabajo, así como por su ayuda y conocimientos prestados para mi formación académica y personal, gracias.

Al Dr. José Ron Parra, Por su apoyo en la investigación, sugerencias y correcciones en la realización de artículos y tesis, así como, por la confianza otorgada día a día.

A mis asesores: Dr. Fernando Santa Cruz Ruvalcaba, Dr. Moisés Martín Morales Rivera y Dr. José Ariel Ruiz Corral, Por su apoyo en la realización de artículos y tesis, por la confianza otorgada en la realización de exámenes y formación personal.

Al Dr. Baltazar Baltazar Montes, por su apoyo en la investigación, las sugerencias oportunamente realizadas y por su amistad.

Al Dr. Roberto Miranda Medrano, por su amistad y el apoyo en las colectas de teocintle.

Al Dr. Eduardo Rodríguez Guzmán por su apoyo en el incremento de materiales en los invernaderos del CUCBA y su apoyo en la escritura del artículo de probadores.

A la M.C. Martha Isabel Torres Moran, Por su apoyo, amistad y conocimientos otorgados en mi formación académica.

A los Maestros del programa de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Pecuarias que son parte fundamental en la formación de profesionistas de calidad y comprometidos con la Universidad de Guadalajara.

Al M.C. Salvador Antonio Hurtado de la Peña, por las facilidades y apoyo como autoridad otorgadas para la realización de mis estudios.

A todos los maestros de la división de agronomía que de alguna forma me apoyaron y motivaron para culminar con mis estudios.

## RESUMEN

Los objetivos del presente estudio fueron: evaluar el comportamiento de líneas de maíz con diferente origen y sus cruzas, como probadores en el estudio de sistemas de incompatibilidad de los *loci gal* y *tcb1* y caracterizar la composición gametofítica de las especies silvestres de *Zea*, razas e híbridos comerciales de maíz del sector público y privado de México en cuanto a los sistemas de incompatibilidad genética. Los probadores se integraron y evaluaron en tres ambientes de Jalisco, durante 2003 a 2006; en esta parte del trabajo se usaron líneas de la Universidad de Guadalajara (UDG), tres accesiones de maíz con composición alélica conocida y cinco híbridos comerciales de empresas privadas. Adicionalmente, se usaron dos líneas de la Universidad de Carolina del Norte, y nueve líneas de la Universidad de Wisconsin. Los materiales genéticos utilizados para estimar floraciones y llevar a cabo pruebas de incompatibilidad fueron 158 colectas de teocintle, 71 muestras representativas de las razas de maíz de México, 80 híbridos comerciales de maíz y cuatro variedades de polinización libre de los sectores público y privados. Se identificaron los probadores para el *locus gal*. Se caracterizaron 84 híbridos de maíz comercializados en áreas subtropicales, tropicales y de valles altos de México así como 71 accesiones representativas de razas de maíz de México y 88 accesiones de teocintle. Las diferencias para la variable llenado de mazorca entre accesiones y grupos de accesiones fueron determinadas con base en los procedimientos GLM y MIXED del Sistema de Análisis Estadístico (SAS). De los 243 materiales probados, el 35% fueron *Gal-m/Gal-m*, 26% *gal/gal*, 14% *Gal-S/Gal-S*, 16% heterocigotos (5% *Gal-S/gal*, 11% *Gal-m/gal*) y 9% fueron clasificados de manera preliminar (*Gal/-*). El alelo *Gal-S*, responsable de la incompatibilidad no fue detectado en los híbridos comerciales, mientras que estuvo presente en el 23% de las accesiones de las razas de maíz y el 33% de las de teocintle; por su parte el alelo *Gal-m*, compatible con cualquier otro genotipo del *locus gal*, se presentó en 75% de los híbridos comerciales, 54% en las razas de maíz y únicamente en 15% de las accesiones de teocintle que fueron clasificadas con suficiente información. El conocimiento de la constitución alélica de especies silvestres, razas y los híbridos comerciales de maíz permitirá planear la siembra de los maíces híbridos para evitar flujo genético no deseado tanto a los maíces nativos como a las especies silvestres. En áreas de México donde se distribuyen las especies silvestres y variedades nativas de usos especiales debería programarse la siembra de híbridos comerciales, usando exclusivamente los recesivos para el *locus gal*.

## ÍNDICE

RESUMEN	<i>i</i>
ÍNDICE	<i>ii</i>
LISTA DE CUADROS	<i>iv</i>
LISTA DE CUADROS DEL APÉNDICE	<i>v</i>
LISTA DE FIGURAS	<i>vi</i>
<b>I INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
1.1 Objetivos	3
1.2 H.ipótesis	3
<b>II REVISIÓN DE LITERATURA</b>	<b>4</b>
2.1 Formación de gametos en las plantas	4
2.2 Mecanismos que regulan la interacción polen-pistilo en plantas	5
2.3 La incompatibilidad en plantas	6
2.4 Sistemas de incompatibilidad esporofítico y gametofítico	8
2.5 Las bases genéticas y moleculares de la incompatibilidad	11
2.5.1 Auto-incompatibilidad	11
2.5.2 Incompatibilidad cruzada (Cross-incompatibility)	12
2.6 Los sistemas de incompatibilidad en maíz y teocintle	13
2.6.1 Los factores gametofíticos ( <i>ga</i> )	13
2.6.2 El Complejo de Incompatibilidad del Teocintle (TIC)	15
2.6.3 Competencia del polen	16
2.7 Origen y taxonomía del teocintle	17
2.8 Distribución del teocintle	18
2.9 Distribución de las razas de maíz por zonas ecológicas	20
<b>III MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>22</b>
3.1 Los sitios de estudio	22
3.2 Material genético	22
3.3 Estimaciones de sincronía floral	23
3.4 Identificación de probadores	25
3.5 Caracterización de la constitución genotípica	26
3.6 Evaluación del llenado de grano en maíz	27
3.7 Análisis estadístico	27
3.8 Determinación del genotipo de las razas e híbridos de maíz	28
3.9 Estimación del llenado de grano y determinación del genotipo en teocintle	29
3.10 Distribución geográfica de los alelos del <i>locus gal</i>	30
<b>IV RESULTADOS</b>	<b>32</b>
4.1 Probadores	32
4.2 Híbridos comerciales de maíz	37
4.2.1 Constitución alélica de los híbridos	43
4.2.2 Diferencias entre instituciones	43
4.3 Razas de maíz de México	45
4.3.1 Constitución alélica de las razas	48
4.3.2 Diferencias entre grupos raciales	48

4.4 Estimación de llenado de grano en teocintle	51
4.4.1 Caracterización con base en probadores <i>Gal-S</i>	53
4.4.2 Diferencias entre regiones	54
4.5 Distribución geográfica en México de los alelos del locus <i>gal</i>	59
<b>V DISCUSIÓN</b>	<b>61</b>
5.1 Probadores	61
5.2 Distribución de los alelos de <i>gal</i> en las especies y poblaciones de <i>Zea</i>	62
5.3 Aspectos evolutivos	64
5.4 Los sistemas de incompatibilidad y su importancia en la producción de maíz y en la conservación de recursos fitogenéticos	65
<b>VI CONCLUSIONES</b>	<b>66</b>
<b>VII BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>68</b>
<b>VIII APÉNDICE</b>	<b>73</b>

## LISTA DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Taxonomía de <i>Zea</i> de acuerdo a Wilkes (1967 y 2004), Iltis y Doebley (1980), Doebley (1990b) e Iltis y Benz (2000).	19
<b>Cuadro 2.</b> Materiales utilizados para la identificación de probadores de incompatibilidad, incluyendo su procedencia y <i>loci</i> estudiados.	24
<b>Cuadro 3.</b> Análisis de varianza para los experimentos de probadores de incompatibilidad.	34
<b>Cuadro 4.</b> Medias de llenado de grano (%) para las cruzas simples hembras con genotipo <i>Gal-S/Gal-S</i> , probadas con líneas, razas y un híbrido (machos) con diferentes alelos conocidos (Experimento 1).	35
<b>Cuadro 5.</b> Medias de llenado de grano (%) para las cruzas simples hembra con genotipo <i>Gal-S/Gal-S</i> probadas con varias fuentes de alelos como macho (Experimento 1).	35
<b>Cuadro 6.</b> Medias de llenado de grano (%) para líneas y cruzas simples hembra con genotipo <i>Gal-S/Gal-S</i> y P-3394 como macho con genotipo recesivo <i>gal/gal</i> para probar las líneas adaptadas de la Universidad de Guadalajara. (Experimento 2).	37
<b>Cuadro 7.</b> Medias de llenado de grano (%) para las cruzas simples con alelo <i>Tcb1-S</i> a probar con híbridos comerciales como macho con genotipo recesivo <i>gal/gal</i> (Experimento 3).	38
<b>Cuadro 8.</b> Análisis de varianza y valores de Dunnett (5%) para llenado de grano (%) de los híbridos comerciales con los probadores macho P-3394 y hembra NC-354 x W22-P4830 y NC-354 x W22-P5270.	38
<b>Cuadro 9.</b> Porcentajes de llenado de grano de los híbridos comerciales con los probadores macho (P-3394) <i>gal/gal</i> y hembra (NC-354 x W22-P4830 y NC-354 x W22-P5270) <i>Gal-S/Gal-S</i> y su constitución alélica propuesta.	40
<b>Cuadro 10.</b> Análisis de varianza jerárquico para el llenado de grano (%) en razas e híbridos comerciales de maíz con los probadores macho (P-3394) y hembra (NC354 x W22-P4830 y NC354 x W22-P5270).	43
<b>Cuadro 11.</b> Medias de llenado de grano (%) por institución y número de híbridos y razas de maíz agrupados por constitución alélica con base en probadores macho <i>gal/gal</i> (P-3394) y hembra <i>Gal-S/Gal-S</i> (NC354 x W22-P4830 y NC354 x W22-P5270).	44
<b>Cuadro 12.</b> Análisis de varianza y valores de Dunnett (5%) para llenado de	



grano (%) de razas de maíz con los probadores macho P-3394 y hembra NC-354 x W22-P4830 y NC-354 x W22-P5270.	45
<b>Cuadro 13.</b> Porcentajes de llenado de grano de las razas con los probadores macho (P-3394) <i>gal/gal</i> y hembra (NC-354 x W22-P4830 y NC-354 x W22-P5270) <i>Gal-S/Gal-S</i> y su constitución alélica propuesta.	46
<b>Cuadro 14.</b> Cuadrados medios del análisis de varianza para grupos raciales de maíz.	50
<b>Cuadro 15.</b> Medias de llenado de grano (%) por grupo racial con probadores macho <i>gal/gal</i> (P-3394) y hembra <i>Gal-S/Gal-S</i> (NC354 x W22-P4830 y NC354 x W22-P5270).	50
<b>Cuadro 16.</b> Estimación de llenado de grano en teocintle. Tapachula, Nayarit. 2004.	51
<b>Cuadro 17.</b> Análisis de varianza y valores de Dunnett (5%) para llenado de grano (%) de teocintle con los probadores hembra NC-354 x W22-P4830 y NC-354 x W22-P5270.	54
<b>Cuadro 18.</b> Porcentajes de llenado de grano de teocintle con los probadores macho (P-3394) <i>gal/gal</i> y hembra (NC-354 x W22-P4830 y NC-354 x W22-P5270) <i>Gal-S/Gal-S</i> y su constitución alélica propuesta	55
<b>Cuadro 19.</b> Cuadrados medios del análisis de varianza para regiones de teocintle.	58
<b>Cuadro 20.</b> Medias de llenado de grano (%) por regiones con probadores hembra <i>Gal-S/Gal-S</i> (NC354 x W22-P4830 y NC354 x W22-P5270).	58

#### LISTA DE CUADROS DEL APÉNDICE

<b>Cuadro A1.</b> Acciones de razas de maíz y teocintle de México usadas en este trabajo.	74
<b>Cuadro A2.</b> Claves para regiones y grupos raciales del Cuadro A1.	81

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Sistemas de incompatibilidad esporofítico (A) y gametofítico (B). 10
- Figura 2.** Distribución del teocintle en México. ▲ *Zea perennis* y *Zea diploperennis*; *Z. mays* ssp. *mexicana* (Razas Mesa Central, Nobogame y Chalco); *Z. mays* ssp. *parviglumis* (Raza Balsas), ⊕ *Zea luxurians*. 21
- Figura 3.** Fila superior de izquierda a derecha: P-3394, LUG-14, LUG-03, LUG-282 (polinizados por W22 *gal/gal*); fila central NC-348 *Gal-S/Gal-S* (polinizada por W22, LUG-14, LUG-03, LUG-282); fila inferior NC-354 *Gal-S/Gal-S* (polinizada por W22, LUG-14, LUG-03, LUG-282). 33
- Figura 4.** Ilustraciones de la constitución alélica de algunos híbridos comerciales y razas de maíz. (A) y (B) *gal/gal*, (C) y (D) *Gal-m/Gal-m*, (E) *Gal-S/Gal-S*, (F) *Gal-S/Gal-m*. 49
- Figura 5.** Lote de desespigamiento para estimación de llenado de grano en teocintle. 52
- Figura 6.** Regresión lineal del porcentaje de semillas negra y el índice peso/volumen de grano. 53
- Figura 7.** Distribución geográfica de los alelos del locus *gal*. Teocintle: gal, ■ *Gal-m*, ■ *Gal-S*, ■ *Gal/-*; Maíz: gal, ⊕ *Gal-m*, ● *Gal-S*. 60

## I INTRODUCCIÓN

Durante la última década ha existido un interés creciente para entender los diferentes factores involucrados en el flujo genético entre especies y poblaciones de plantas. Hay al menos tres aspectos que han motivado el interés en los estudios del flujo genético en México: (i) la posible incorporación del maíz transgénico a la producción agrícola nacional, lo que ha generado múltiples preguntas referentes al posible impacto del flujo genético hacia variedades nativas y especies silvestres emparentadas, (ii) el mantenimiento de la pureza varietal en la producción de semilla para siembra, y (iii) la producción comercial de variedades de maíz de usos especiales libres de contaminación por variedades diferentes.

El maíz (*Zea mays* L.) y su pariente más cercano, el Teocintle (*Zea* spp.), son especies de polinización cruzada y producen por lo general híbridos fértiles entre sí. La ocurrencia de híbridos entre el maíz y el teocintle está bien documentada y hay evidencias directas en los registros arqueológicos de que el maíz y el teocintle han estado intercambiando genes por mucho tiempo. Sin embargo, varios investigadores han indicado que el flujo genético entre maíz y teocintle es un evento más raro de lo que podría esperarse, y que esto es debido a los mecanismos de incompatibilidad. Por otra parte, los agricultores que producen maíces de usos especiales como maíz dulce, maíz palomero, maíz de alta lisina y variedades para consumo como elote, requieren de un mecanismo para prevenir la hibridación indiscriminada del maíz comercial común de las siembras adyacentes.

El flujo genético entre especies y variedades en la naturaleza y en los campos de los agricultores depende de varios mecanismos de aislamiento, incluyendo barreras geográficas y distancia, sincronía en floración y sistemas de incompatibilidad. La incompatibilidad entre especies o variedades es uno de los mecanismos más efectivos que limitan o evitan el flujo genético. Para algunas especies, hay una relación entre la distancia geográfica y la fuerza de las barreras de incompatibilidad; las poblaciones más cercanas tienen las barreras más fuertes. Como resultado de varias décadas de estudios de genética, fisiología y aspectos moleculares, se ha logrado un buen entendimiento de los sistemas de auto-incompatibilidad (self-incompatibility) en varias especies de plantas. En contraste, las bases científicas de la incompatibilidad entre plantas de polinización cruzada (cross-incompatibility) están en un nivel muy bajo de entendimiento.

En el libro *The Maize Handbook*, Nelson (1996) presentó un reporte muy completo de los factores de incompatibilidad en maíz, en dicho trabajo esos factores se refirieron colectivamente como *factores gametofíticos*. Los factores de incompatibilidad son numerosos en maíz y se han

reportado desde principios del siglo 20 (en White Rice Popcorn). El término factor gametofítico (*ga*) en maíz es utilizado para referirse específicamente a los alelos que se expresan en la generación gametofítica; los granos de polen con el alelo dominante *Ga* tienen una gran ventaja competitiva sobre los granos de polen con el alelo recesivo *ga* en estigmas del tipo *Ga/Ga* o *Ga/ga* y en ocasiones dicha ventaja es completa. Los factores gametofíticos en maíz son numerosos y han sido reportados para los cromosomas 1 (*ga4* y *ga6*), 3 (*ga7*), 4 (*gal*), 5 (*ga2* y *gal0*), 7 (*ga3*), y 9 (*ga8*). El *locus* gametofítico identificado como *gal*, ha sido sujeto de diversos estudios por cerca de un siglo. Este *locus*, situado en el brazo corto del cromosoma 4, ha sido el más estudiado; se considera muy importante debido a que el alelo *Gal-S* condiciona esterilidad no-recíproca con el alelo *gal*.

El Dr. Jerry Kermicle ha investigado la incompatibilidad entre el teocintle y el maíz durante los últimos 25 años. Sus estudios reportan varios factores genéticos que limitan el cruzamiento del maíz con el teocintle. Cuando se polinizan estigmas de maíz con polen de teocintle, se obtienen progenies híbridas sin ninguna dificultad, sin embargo las cruza recíprocas, es decir polen de maíz a estigmas de teocintle, no siempre tienen éxito. Por ejemplo, plantas del teocintle *Zea mays* ssp. *mexicana* (teocintle tipo maleza de El Valle de México y de El Bajío) polinizadas con maíz presentan un mal llenado de grano y en ocasiones no hay formación alguna de grano. Sin embargo, cuando se polinizan con maíz, plantas de teocintle *Zea mays* ssp. *parviglumis* (teocintle de las partes bajas de México que crece predominantemente silvestre), el llenado de grano es por lo general muy bueno. Evans y Kermicle (2001) describieron el *locus Tcb1 (Teosinte crossing barrier-1)*, responsable del reconocimiento entre el polen y los estigmas, el cual “podría estar jugando un papel muy importante en el aislamiento reproductivo entre el maíz y el teocintle”.

Aún cuando se dispone de literatura relacionada con los sistemas de incompatibilidad en maíz y teocintle, la mayor parte de los trabajos se han llevado a cabo en los EUA con líneas o variedades adaptadas a las regiones templadas y las poblaciones de especies silvestres han sido muestreadas de manera muy limitada. En México, hay una gran carencia de datos sobre los sistemas de incompatibilidad; el único trabajo que incluye datos de un número amplio de razas y accesiones de maíz de México fue llevado a cabo por Cántora (1963), quien utilizó más de 200 accesiones del programa interamericano de maíz. No se tienen disponibles publicaciones durante la última década que involucren poblaciones de maíz y teocintle, ni tampoco de híbridos comerciales que representen la diversidad existente en México.

El estudio de los sistemas de compatibilidad es de gran importancia dado que: 1) han sido pobremente caracterizados genética y fisiológicamente; 2) estos caracteres pueden ser de utilidad en mantener la pureza de variedades o híbridos, en la producción de alimentos orgánicos o productos especiales como maíz dulce, maíz de alta lisina, maíces cerosos, maíces eloteros y maíces palomeros (el mercado Europeo y ciertos segmentos del mercado en EUA y México demandan grano de este cereal libre de Organismos Genéticamente Modificados), 3) En las regiones del continente Americano donde tradicionalmente se encuentran poblaciones de los parientes silvestres del maíz (Teocintle) y variedades nativas de maíz, la información de la constitución genética de nuevas variedades e híbridos podría ser muy importante en la planeación de estrategias de conservación *in situ* y los sistemas de monitoreo de las poblaciones. Con base en lo anterior, el presente trabajo tuvo como objetivos los siguientes:

### **1.1 Objetivos**

Evaluar el comportamiento de líneas de maíz con diferente origen y sus cruzas, como probadores en el estudio de sistemas de incompatibilidad en especies del género *Zea*.

Caracterizar la composición gametofítica de las especies silvestres de *Zea* de México, razas e híbridos comerciales de maíz del sector público y privado de México, en cuanto a los sistemas de incompatibilidad genética

### **1.2 Hipótesis**

Los probadores integrados con materiales mejorados permitirán caracterizar y diferenciar con precisión diferentes materiales del género *Zea* respecto a los sistemas de incompatibilidad.

No existe diversidad de los mecanismos de incompatibilidad genética en las razas y los híbridos comerciales de maíz y en las poblaciones silvestres de *Zea* spp. de México.

La incompatibilidad genética es una barrera efectiva para reducir el riesgo de flujo genético de variedades mejoradas de maíz en las poblaciones de *Zea* de México.

## II REVISIÓN DE LITERATURA

### 2.1 Formación de gametos en las plantas

El ciclo de las plantas alterna entre una generación multicelular haploide llamada gametofito y una diploide llamada esporofito. La meiosis produce **esporas** haploides que se desarrollan a través del crecimiento y diferenciación celular hasta formar el gametofito. La principal función del gametofito es producir gametos haploides a través de las fases llamadas microesporogénesis y megasporogénesis para el caso masculino y femenino respectivamente (Stern, 1988; Drews *et al.*, 1998; Yadegari y Drews, 2004; McCormick, 2004).

Mientras las flores están en desarrollo, una célula madre diploide, llamada megaspora, se diferencia en el óvulo; dicha célula, a través de meiosis produce cuatro megasporas haploides. Después de tres divisiones sucesivas, se producen ocho núcleos, los cuales sufren un cierto reacomodo dentro del ovario, esta etapa genera el gametofito femenino, llamado también saco embrionario o megagametofito. La forma más común del gametofito femenino consiste en siete células de cuatro diferentes tipos: tres antípodas, dos sinérgidas, una célula huevo y la célula central formada por dos núcleos polares.

Mientras se produce el gameto femenino, se lleva a cabo un proceso paralelo en las anteras dando lugar al gameto masculino de las angiospermas (grano de polen o microgametofito). A partir de células madre diploides llamadas microesporas y por medio de la meiosis, se producen grupos de cuatro células; después de que los núcleos de cada microespora se dividen una vez y se forma una pared en cada unidad, las microesporas se convierten en granos de polen. Una célula generativa dentro del grano de polen se divide para formar dos células espermáticas, la otra célula generativa se denomina vegetativa.

La unión de la célula huevo con la célula espermática, da lugar al esporofito lo que permite que se complete el ciclo de vida. La reproducción sexual en angiospermas se inicia cuando el polen es transferido de la antera al estigma; la polinización, entonces se entiende como la transferencia de los granos de polen de una antera a un estigma. Por su parte, la fertilización involucra la unión de la célula huevo y una célula espermática.

El gametofito femenino juega un papel crítico en muchos de los pasos del proceso reproductivo tales como guiar el tubo polínico a través del estigma, fertilización e inducción del desarrollo de la semilla. Durante la polinización, el citoplasma del grano de polen absorbe sustancias del estigma, las cuales activan el desarrollo del tubo polínico. Cuando el tubo

polínico se desarrolla, el gametofito femenino participa dirigiendo el tubo polínico hacia el óvulo; en el caso del maíz, el tubo tiene que crecer hasta 40 cm. El tubo polínico requerirá de 24 a 48 horas para llegar al saco embrionario, al ocurrir esto, se lleva a cabo una doble fertilización; una de las células espermáticas del grano de polen se une con la célula huevo dando lugar al cigoto, mientras que la otra célula espermática se une con la célula central (con sus dos núcleos polares) dando lugar a un núcleo triploide y al endospermo. Después de la fertilización, los genes expresados en el gametofito femenino participan induciendo la formación de la semilla y continúan jugando un papel importante en el desarrollo del embrión y del endospermo que se deriva de la célula huevo y de las células centrales respectivamente.

## **2.2 Mecanismos que regulan la interacción polen-pistilo en plantas**

El grano de polen maduro consiste en dos células haploides, producto de una mitosis asimétrica que dio lugar a una célula vegetativa y otra generativa completamente inmersa en la primera; es decir que, para el pistilo, el polen se comporta como una entidad unicelular. La superficie del grano de polen se encuentra rodeada de dos paredes celulares diferentes: una cubierta celular conocida como exina formada a partir de lípidos y proteínas, las cuales son inicialmente sintetizadas en las células que encierran el polen dentro de las anteras. La pared interna del grano de polen, conocida como intina, está formada de esporopolenina y otros polímeros embebidos en proteínas (Fen Suen *et al.*, 2003). La mayoría de los granos de polen en su madurez se encuentran deshidratados y el contenido de agua varía de 15 a 35%.

Por su parte, el pistilo está compuesto de tres partes estructurales: el estigma, el estilo y el ovario. El estigma cuenta con una superficie receptiva del polen y células que se encargan de secretar materiales como azúcares, aminoácidos y ácidos grasos. El estilo conecta al estigma con el ovario; se cree que sus tejidos proporcionan la guía física y química al tubo polínico durante su germinación y desarrollo. En el caso del maíz, se ha considerado que el estigma proporciona un control mecánico para el crecimiento del tubo polínico (Cheung, 1995). Una fertilización eficiente se basa en una serie de interacciones entre el grano de polen y los diferentes tejidos del pistilo. Primero, el grano de polen hace contacto con las células receptoras del pistilo (células del estigma), las cuales permiten la adhesión e hidratación del grano de polen. En estigmas húmedos, los granos de polen se hidratan en un exudado conformado por agua, nutrimentos, sales y otras moléculas pequeñas secretados por las células del estigma. En el caso de estigmas secos, el grano

de polen proporciona moléculas provenientes de la pared celular externa, preferentemente lípidos, que forman una interfase entre éste y la célula papilar del estigma necesaria para la hidratación selectiva y específica de los granos de polen. Luego de la hidratación, el grano de polen inicia su germinación, extendiendo su pared interior dando lugar al tubo polínico cuya función exclusiva es transportar las células espermáticas hacia el óvulo. El tubo polínico penetra la pared celular de las células del estigma y luego crece a través de la matriz extracelular del pistilo en su camino hacia el ovario. En el ovario, el tubo polínico entra al saco embrionario y descarga sus dos células dando lugar a la doble fertilización típica de Angiospermas. Durante todos estos eventos existe un alto número de interacciones célula-célula entre el polen y los diferentes tejidos del pistilo con el intercambio de moléculas localizadas en la matriz extracelular del estilo.

Se ha encontrado que el polen secreta una variedad de moléculas, incluyendo polisacáridos y proteínas, las que se depositan en las paredes del tubo polínico y funcionan como moléculas especializadas en el reconocimiento polen-pistilo; Cheung (1995) describe la existencia del gene del maíz *Pex-1* que codifica una proteína expresada por polen maduro. Por su parte Fen Suen *et al.* (2003) indican que la pared exterior del grano de polen contiene dos proteínas de gran importancia ( $\beta$ -glucanasa y xylanasa) las cuales hidrolizan las paredes del estigma del maíz, permitiendo la entrada y avance del tubo polínico.

Diversos estudios han mostrado la intervención de los tejidos esporofíticos y gametofíticos en la conducción del tubo polínico hacia el ovario. Entre las moléculas involucradas en la conducción esporofítica se encuentra el  $\gamma$ -ácido aminobutírico (GABA), pero poco se conoce de las moléculas producidas por el gametofito femenino que son requeridas para la conducción del tubo polínico. Marton *et al.* (2005) identificaron una proteína de 94 aminoácidos, la cual es requerida para que el tubo polínico sea atraído por el gametofito femenino; el gene *ZmEAI* se expresa exclusivamente en el aparato compuesto por la célula huevo y las dos sinérgidas.

### **2.3 La incompatibilidad en plantas**

A diferencia de los animales, las plantas son organismos sésiles. Esto determina distintas estrategias de crecimiento que se reflejan en la manera en que responden a las variaciones en el medio ambiente que las circundan, a los predadores, en la forma en que obtienen alimentos o se reproducen. Las Angiospermas, o plantas que producen flores, son consideradas como el mayor



grupo vegetal incluyendo alrededor de 300,000 especies con una gran diversidad de formas y hábitat. Mientras que en el reino animal predomina la unisexualidad con el fin de reducir la endogamia y aumentar el intercambio genético, esto no ocurre en el reino vegetal. El 96% de las Angiospermas son hermafroditas, con ambos órganos sexuales en la misma flor. Debido a que en un gran porcentaje de casos la antera y el pistilo en las flores bisexuales se encuentran muy cercanos, hay una gran tendencia del grano de polen a caer sobre el estigma de la misma planta. Todo esto induce a pensar que, desde el punto de vista probabilístico, la autofecundación debe estar altamente favorecida entre las Angiospermas (Kao y McCubbin, 1996). Si no existieran mecanismos para prevenir la autofecundación, la endogamia se incrementaría rápidamente lo cual llevaría a una reducción de la variabilidad genética dentro de la población o especie. A pesar de lo anterior, las plantas con flores se han extendido, diversificado y llegado a conquistar casi todos los hábitat disponibles en la naturaleza. Una de las razones que explican su éxito es que han desarrollado un amplio espectro de estrategias reproductivas para prevenir la autofecundación, promover la fecundación cruzada y favorecer así el intercambio de genes. El grupo de estrategias más sofisticado y distribuido en la naturaleza es el de las barreras de cruzamiento; una de esas estrategias es la de la auto-incompatibilidad. La auto-incompatibilidad permite que el pistilo de una flor pueda distinguir polen genéticamente relacionado con polen no relacionado genéticamente; el polen relacionado es rechazado mientras que el no relacionado es aceptado para la fertilización (Kao y McCubbin, 1996).

La variabilidad genética se garantiza mediante la reproducción cruzada de individuos genéticamente diferentes. Las plantas, al ser organismos sésiles, necesitan para asegurar el cruzamiento, de agentes tales como: insectos, pájaros, viento, o murciélagos; para que el polen se traslade de una flor a otra. Las plantas han sufrido modificaciones durante los procesos evolutivos los que han permitido que partes de sus flores tengan funciones muy especializadas. La auto-incompatibilidad en plantas se puede clasificar con base en la existencia o no de polimorfismo para la morfología de las flores, en homomórfica y heteromórfica (Kao y Tsukamoto, 2004).

Las **flores perfectas** (hermafroditas) presentan los dos sexos en la misma flor. Dentro de este grupo, las **flores heteromórficas** son flores perfectas pero que presentan al menos dos tipos morfológicos diferentes. En un tipo, las flores presentan estambres largos y pistilos cortos y la otra presenta estambres cortos y pistilos largos. La polinización sólo es efectiva entre plantas que presentan flores distintas; en este grupo la autofecundación se evita tanto por estructuras florales

distintas como por mecanismos genéticos y bioquímicos. Un segundo grupo es el de flores **homomórficas**, en el que todas las flores tienen la misma estructura. En este grupo, la auto-incompatibilidad depende de mecanismos genéticos y bioquímicos que se conocen con el nombre de **mecanismos de incompatibilidad**.

El tipo de incompatibilidad homomórfico se clasifica a su vez en esporofítico y gametofítico. Si el comportamiento del polen en la interacción de auto-incompatibilidad es determinado únicamente por el genotipo del polen, se dice que es gametofítica; si la reacción de incompatibilidad es determinada por el genotipo de la planta de la cual se derivó el grano de polen, entonces se denomina esporofítica.

En las plantas de polinización cruzada entre las que se encuentran diferentes especies del género *Zea* (Maíz y Teocintle), la hibridación entre especies y la autofecundación también se regulan por medio de mecanismos genéticos. En las plantas de polinización cruzada se presentan tanto mecanismos de auto-incompatibilidad como mecanismos de incompatibilidad-cruzada (cross-incompatibility). Cabe aclarar que en especies como el maíz y el teocintle, en que se tienen barreras unilaterales para el cruzamiento, no ocurre la auto-incompatibilidad. Por varias décadas, la interacción entre el polen y el pistilo ha sido el tema de muchos estudios y se ha estado enumerando una gran lista de los genes involucrados en dicha interacción; destacan los trabajos de Kermicle y Allen (1990), Kermicle (2006), Evans y Kermicle (2001), Nelson (1996) para el género *Zea*; Matsubara *et al.* (2003) en arroz, Baumann *et al.* (2000) en pastos; Kao y Tsukamoto (2004) en varias familias de plantas.

#### **2.4 Sistemas de incompatibilidad esporofítico y gametofítico**

Hay una serie de diferencias entre los sistemas esporofítico y gametofítico, entre los de mayor importancia se pueden mencionar (Briggs y Walters, 1997): en forma general las plantas “esporofíticas” tienen la superficie del estigma seca, una reacción rápida de incompatibilidad que ocurre en minutos no en horas, y polen tricelular (bicelular en el caso gametofítico). Las plantas con los sistemas de incompatibilidad gametofítico son homomórficas, es decir, no hay diferencias estructurales asociadas con los alelos de incompatibilidad; en contraste, muchas de las plantas con el sistema esporofítico de incompatibilidad son heteromórficas

**Incompatibilidad esporofítica:** se ha estudiado en mayor grado en miembros de la Familia *Brassicaceae* (coles, repollo, brócoli, coliflor, etc.). En este sistema de incompatibilidad el rechazo de las plantas a su propio polen está controlado por el genotipo diploide de la generación esporofítica o, lo que es lo mismo, el comportamiento del grano de polen está determinado por el genotipo de la planta que lo ha producido.

Las reglas que rigen la incompatibilidad esporofítica se presentan gráficamente en la Figura 1 A y son:

- 1.- El polen no germina sobre el estigma (diploide) de una flor que contiene cualquiera de los dos alelos presente en el esporofito (planta adulta) que produjo el polen.
- 2.- La premisa anterior se cumple aún cuando cada grano de polen (haploide) contiene uno de los dos alelos presente en el esporofito (planta adulta).

**Incompatibilidad gametofítica:** esta forma de incompatibilidad es más común que la esporofítica y está presente en casi la mitad de las familias de las Angiospermas (*Solanaceae*, *Papaveraceae*, *Poaceae*, *Rosaceae*, *Scrophulariaceae*).

Las reglas que rigen la incompatibilidad gametofítica se presentan gráficamente en la Figura 1 B y son:

- 1.- El *locus* S es extremadamente polimórfico, razón por la cual es común encontrarse con numerosos alelos (alelos múltiples) en la población.
- 2.- La incompatibilidad está controlada por el genotipo del alelo del *locus* S de incompatibilidad del grano de polen. En otras palabras, el comportamiento del mismo depende de su genotipo.

Como resultado de un gran número de estudios genéticos, fisiológicos y de biología molecular, se han logrado avances notables y entendimiento de la auto-incompatibilidad; en contraste, no se conoce de forma suficiente de las bases fisiológicas y moleculares de la incompatibilidad cruzada (Kermicle, 1997).

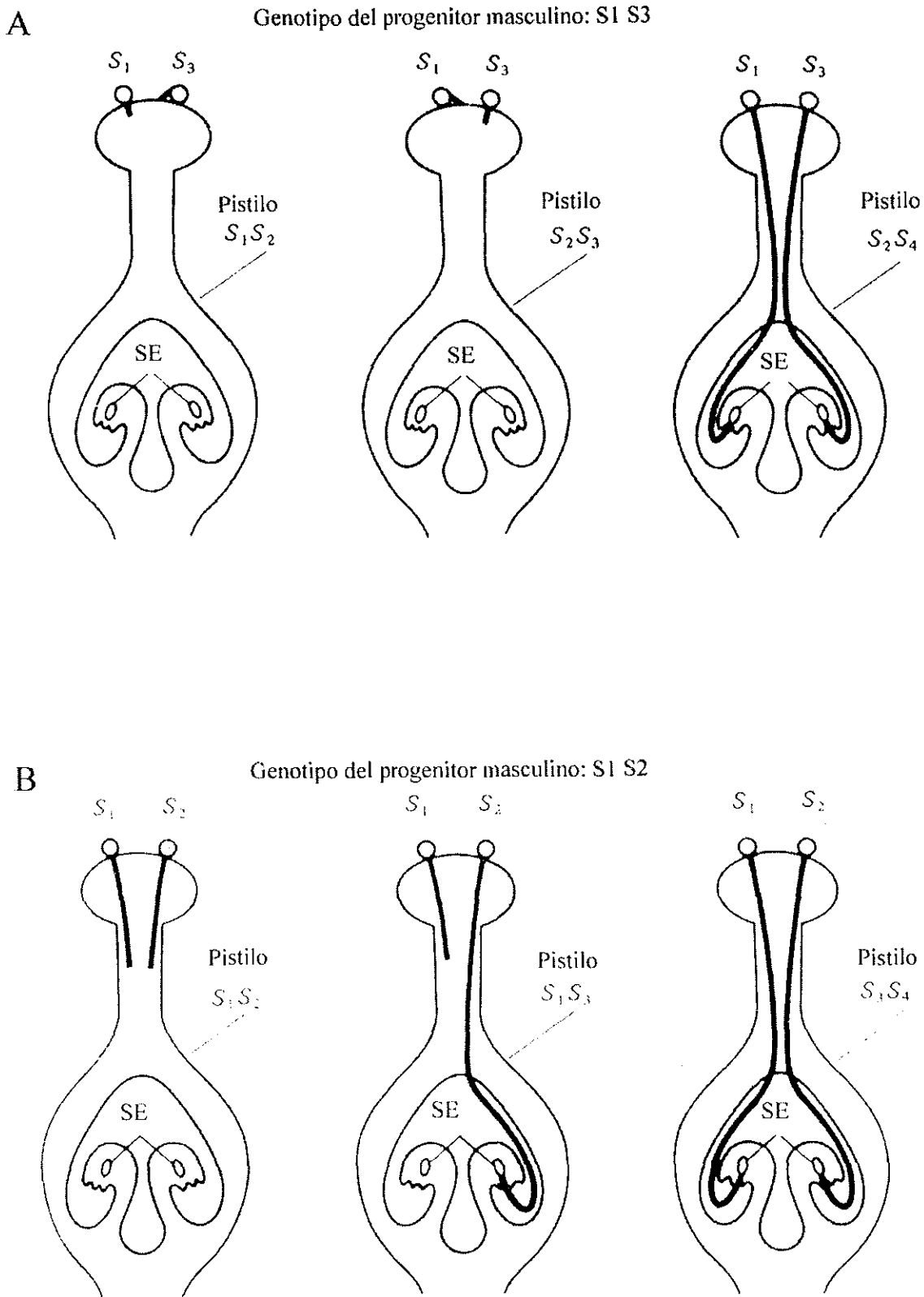


Figura 1. Sistemas de incompatibilidad esporofítico (A) y gametofítico (B).

## 2.5 Las bases genéticas y moleculares de la incompatibilidad

### 2.5.1 Auto-incompatibilidad

En varias familias de plantas, incluyendo las Solanáceas, la auto-incompatibilidad está determinada por un *locus*, conocido como el *locus* S, el cual determina los resultados de la polinización. Si como en la Figura 1(A), una planta tiene genotipo  $S_1S_2$ , el polen producido por esa planta contendrá el alelo  $S_1$  o el alelo  $S_2$ . Cuando esos granos de polen caen sobre el estigma de la misma flor, germinarán y el tubo polínico crecerá en el estilo, sin embargo, su crecimiento se detendrá en la porción superior del estilo. La razón de lo anterior se debe a que el pistilo reconoce los alelos  $S_1$  y  $S_2$  a través de la acción del sistema S de auto-incompatibilidad. Si una flor  $S_1S_2$  recibe polen  $S_2$  y  $S_3$  de otra planta, el resultado es diferente al caso anterior; de nuevo el polen  $S_2$  será rechazado debido al reconocimiento del sistema S, mientras que el polen con el alelo  $S_3$  será reconocido positivamente, germinará en el estigma, penetrará el estilo y llegará al ovario para efectuar la fertilización.

En la familia *Poaceae*, en la que se encuentra un gran número de pastos, la auto-incompatibilidad está bajo el control de series de alelos en dos *loci* no-ligados, el S y el Z (Baumann *et al.*, 2000). La incompatibilidad en este sistema es gametofítica y dependerá de la combinación de los alelos de S y Z en los granos de polen. Debido a la interacción complementaria de dos genes, la auto-incompatibilidad en los pastos tiene características diferentes al del sistema de un *locus*. Entre las diferencias de mayor relevancia se encuentran: a) existen diferencias en el grado de compatibilidad en cruza recíprocas, dependiendo de los genotipos, b) en los pastos autoploides este sistema mantiene la auto-incompatibilidad, c) en un pasto autotetraploide, un grano de polen será incompatible si una de las combinaciones posibles S-Z está presente en el pistilo.

Aún cuando se ha logrado mucho progreso en establecer las bases genéticas de la auto-incompatibilidad, sólo hasta recientemente hay avances notables en el conocimiento de las bases moleculares. Un primer paso para lograr los avances actuales se basó en la identificación de los productos del gene S en el polen y en el pistilo; en primer término se buscaron proteínas en el pistilo y polen cuya presencia se correlacionara con el efecto de los alelos del *locus* S. En la actualidad existe un buen entendimiento de los mecanismos bioquímicos y moleculares de la auto-incompatibilidad; se ha encontrado que existen al menos tres diferentes mecanismos de auto-incompatibilidad. Las familias *Solanaceae*, *Rosaceae*, y *Scrophulariaceae* usan el mismo

mecanismo, la *Papaveraceae* usa otro, y la *Brassicaceae* utiliza un tercero (Kao y Tsukamoto, 2004).

En las Solanáceas, el gen que controla la especificidad femenina ha sido identificado como S-Rnasa; el mecanismo de este sistema causa degradación del RNA del tubo polínico dando como resultado la inhibición del crecimiento del tubo polínico en los estilos. Se cree que las S-Rnasas funcionan como citotoxinas altamente especializadas que inhiben el crecimiento del tubo polínico. Adicionalmente, en la familia *Solanaceae* se ha identificado un gene candidato que es responsable de la especificidad del polen. En las Papaveráceas el gene involucrado en la incompatibilidad se ha denominado S-gene; en este mecanismo interviene una señal de traducción en cascada en el polen que involucra varios componentes (e.g.,  $Ca^{2+}$ , fosfoionostides, proteínas, kinasas, y fosfatasas). El tercer mecanismo se ha encontrado en la familia *Brassicaceae* y se ha identificado como SRK. En este mecanismo se han identificado tanto los genes que controlan la especificidad masculina (SCR proteína rica en cisteína/SP11), como el *locus* que controla la especificidad femenina (SRK *locus* receptor de kinasa). Cabe señalar que los mecanismos de las Solanáceas y las Papaveráceas son gametofíticos, mientras que el de las Brasicáceas es esporofítico.

### **2.5.2 Incompatibilidad cruzada (Cross-incompatibility)**

La incompatibilidad de este tipo ha sido estudiada desde hace casi un siglo y ocurre tanto entre especies y subespecies como entre poblaciones dentro de un determinado género. Tal y como se describió para la auto-incompatibilidad, se ha encontrado que en las especies donde se presenta la incompatibilidad cruzada, existen genes que funcionan específicamente para reconocer el origen externo del polen y bloquean la reacción de reconocimiento con el estigma. Hay una gran diversidad de reacciones, sin embargo, las evidencias de incompatibilidad se presentan de dos maneras: en ciertos cruzamientos no se forma ninguna semilla a pesar de que se emplea polen viable y se tienen estigmas receptivos (barrera completa), mientras que en otros cruzamientos se puede obtener una formación de semilla parcial o completa. En el segundo caso, el polen de algunos genotipos es incapaz de funcionar en ciertos estilos o pueden ser excluidos al competir con otros tipos de polen; este tipo de compatibilidad parcial y crecimiento diferencial del tubo polínico se ha estudiado en cruzamientos controlados con mezclas de polen (Kermicle, 1997). Prácticamente todos los sistemas de incompatibilidad cruzada son gametofíticos y se han

descrito detalladamente en maíz por Nelson (1996), Kermicle (1996), Kermicle *et al.* (2006) y en arroz por Matzubara *et al.* (2003). En el caso del maíz hay al menos 10 genes (*ga*), localizados en ocho de los 10 cromosomas del maíz, incluyendo uno o varios modificadores (Nelson, 1996). En el arroz la reacción de incompatibilidad está controlada por dos genes dominantes, *Cif* en la hembra y *Cim* en el macho; adicionalmente, existe un gene dominante supresor, *Su-Cif*, el cual cambia la reacción en la hembra de incompatible a compatible Matzubara *et al.* (2003).

## **2.6 Los sistemas de incompatibilidad en maíz y teocintle**

Los factores de incompatibilidad son numerosos en maíz y se han reportado desde principios del siglo XX en maíz palomero blanco tipo arrocillo (White Rice Popcorn). Es clásico el estudio de Demeréc publicado en 1929 (Kermicle, 1997) quien reportó la falta de llenado de grano en una variedad de maíz palomero cuando se polinizó por una variedad dentada, mientras que la crucea recíproca fue exitosa presentando un llenado de grano completo. Dado que la barrera es unilateral, es posible producir híbridos y generaciones avanzadas así que la incompatibilidad se puede estudiar y analizar como un carácter hereditario. El polen de ciertos genotipos no es capaz de funcionar en ciertos pistilos, o puede ser excluido por la competencia con polen de otros genotipos. Los genes involucrados en la fertilización selectiva se identificaron inicialmente a partir de la década de 1920 con base en la distorsión de las frecuencias esperadas en genes marcadores ligados a los genes de incompatibilidad (Kermicle, 2001). Cuando el progenitor masculino es heterocigoto para el gene que causa la fertilización selectiva, los alelos ligados a dicho gene se transmiten de manera preferente que los del cromosoma homólogo. Las desviaciones de la frecuencia esperada 1:1 ocurren en ciertos progenitores femeninos; para que ocurra la fertilización selectiva, el progenitor femenino debe tener el mismo gene, del progenitor masculino, que causa las distorsiones de las frecuencias esperadas.

### **2.6.1 Los factores gametofíticos (*ga*)**

El término factor gametofítico (*ga*) en maíz es utilizado para referirse específicamente a los alelos que se expresan en la generación gametofítica; los granos de polen con el alelo dominante *Ga* tienen una gran ventaja competitiva sobre los granos de polen con el alelo recesivo *ga* en estigmas del tipo *Ga/Ga* o *Ga/ga* y en ocasiones dicha ventaja es completa. Los factores gametofíticos en maíz son numerosos y han sido reportados en al menos 10 regiones

cromosómicas de ocho de los 10 cromosomas del maíz (Nelson, 1996). La lista reportada por Nelson (1996) incluye: *ga4* y *ga6* para el cromosomas 1, *ga7* en el cromosoma 3, *gal* en el cromosoma 4, *ga2* y *ga10* en el cromosoma 5, *ga3* en el cromosoma 7, y *ga8* en el cromosoma 9.

El *locus* gametofítico identificado como *gal*, ha sido sujeto de numerosas publicaciones entre las que se encuentran Mangelsdorf y Jones (1926), Schwartz (1950), Nelson (1952), Nelson (1996) y Kermicle *et al.* (2006) entre otros. Este *locus*, situado en el brazo corto del cromosoma 4, ha sido el más estudiado; se considera muy importante debido a que el alelo *Gal-S* condiciona esterilidad no-recíproca con el alelo *gal*. Schwartz (1950) fue el primero en reportar el alelo *Gal-S* o “super gametofito”, aunque este autor dio crédito del descubrimiento a M.M. Rhoades. Un tercer alelo del *locus gal* se ha definido como neutral desde el punto de vista de compatibilidad dado que fertiliza todos los genotipos incluyendo a *Gal-S/Gal-S*. Este alelo se ha designado *Gal-m* como referencia a su acción por medio del gameto masculino. El grano de polen con el alelo *Gal-S* tiene una pronunciada ventaja de competitividad en la fertilización sobre el polen que presenta el alelo *gal* en estigmas de plantas que son *Gal-S/Gal-S* o *Gal-S/gal* pero no en estigmas de plantas *gal/gal*. Es posible la producción parcial de semilla cuando se utiliza polen *gal* únicamente en estigmas heterocigotos (*Gal-S/gal*); adicionalmente, es posible producir semilla si los estigmas son *Gal-S/Gal-m*, aunque en menor cantidad.

En las décadas de 1920 a 1950 había controversia con relación a definir si el mecanismo de incompatibilidad actuaba antes de que el tubo polínico alcanzara el ovario o era post-cigótico. Con base en el uso de <sup>32</sup>P Nelson (1952) demostró que el polen *gal* germinaba en los estigmas de plantas *Gal-S/Gal-S* y el tubo polínico crecía en los canales del estilo, sin embargo, el crecimiento era progresivamente más lento hasta que se detenía mucho antes de alcanzar los óvulos. House y Nelson (1958) mostraron que el crecimiento del polen *gal* fue más lento que el polen *Gal-S* en estigmas *Gal-S/Gal-S* y dicho crecimiento se detuvo por completo alrededor de cuatro a ocho horas después. Cuando los estigmas polinizados con polen *gal* fueron polinizados de nuevo 24 horas después con polen *gal* se obtuvo el mismo tipo de reacción. Sin embargo, cuando en dichos estigmas se usó polen *Gal-S* para polinizarlos, los tubos polínicos llegaron al ovario a pesar de que habían pasado 24 horas.

Nelson (1996) indicó que los granos de polen que no involucran el alelo *Gal-S*, en especial los del tipo recesivo *gal*, sufren una disminución del crecimiento del tubo polínico y posteriormente mueren al intentar fecundar los estigmas con genotipo *Gal-S/Gal-S*. De acuerdo



a Nelson (1996) y a Kermicle (1997), la distribución de los alelos del locus *gal* no es aleatoria; en los EUA el alelo *Gal-S* se encuentra predominantemente en los maíces palomeros, mientras que la mayoría de los maíces dentados y cristalinos son *gal/gal*.

No son muy abundantes los trabajos realizados respecto a la distribución de los alelos del locus *gal* en el ámbito internacional; en México, el único trabajo que reporta estudios sobre incompatibilidad no-recíproca fue realizado por Cíntora (1963), quien utilizó más de 200 accesiones del programa Interamericano de maíz y usó como probadores razas de maíz con genotipos *gal/gal* y *Gal-S/Gal-S* para conocer la constitución gametofítica de las diferentes colecciones de maíz. De 229 colecciones estudiadas, 74% fueron *Ga* (probablemente *Gal-m/Gal-m*), 17% *gal/gal*, 3% *Gal-S/Gal-S* y el restante 6% no fueron clasificadas. De la clasificación realizada por Cíntora, de las razas Indígenas el 75% fueron *Gal-m/Gal-m* y el 25% fueron *gal/gal*; de las colectas de las razas Exóticas Precolombinas el 61% fueron *Gal-m/Gal-m*, el 17% fueron *gal/gal* y el 22% fueron *Gal-S/Gal-S* (Maíz Dulce). Dentro del grupo más amplio, el de las razas llamadas Prehistóricas, el 71% fueron *Gal-m/Gal-m* y el 28% fueron *gal/gal* mientras que únicamente una colecta de Reventador fue *Gal-S/Gal-S*. De las colectas recesivas, el 51% fueron de la raza Tuxpeño. De las razas Modernas Incipientes, el 84% fueron *Gal-m/Gal-m* y el 16% *gal/gal*; de las colectas recesivas el 44% pertenecieron a la raza Celaya.

Los sistemas conocidos en maíz que causan incompatibilidad entre polen y estigmas se heredan de manera Mendeliana simple; para el locus *gal*, el alelo *Gal-S* es parcialmente dominante sobre *gal*. Desde el punto de vista de caracterización de materiales, los probadores con el alelo *Gal-S* deben ser homocigotos.

### **2.6.2 El Complejo de Incompatibilidad del Teocintle (TIC)**

El Dr. Jerry Kermicle ha investigado la incompatibilidad entre el teocintle y el maíz durante los últimos 25 años. Sus estudios reportan varios factores genéticos que limitan el cruzamiento del maíz con el teocintle (Kermicle y Allen, 1990; Kermicle, 1997; Evans y Kermicle, 2001; Kermicle, *et al* 2006; Kermicle, 2006). Cuando se polinizan estigmas de maíz con polen de teocintle, se obtienen progenies híbridas sin ninguna dificultad, sin embargo las cruza recíprocas, polen de maíz a estigmas de teocintle, no siempre tienen éxito. Por ejemplo, plantas del teocintle *Zea mays* ssp. *mexicana* (teocintle tipo maleza de El Valle de México y de El Bajío) polinizadas con maíz presentan un mal llenado de grano y en ocasiones no hay formación alguna de grano. Sin embargo,

cuando se polinizan con maíz plantas de teocintle *Zea mays* ssp. *parviglumis* (teocintle de las partes bajas de México que crece predominantemente silvestre), el llenado de grano es por lo general muy bueno. Evans y Kermicle (2001) describieron el *locus Tcb1* (*Teosinte crossing barrier-1*), responsable del reconocimiento entre el polen y los estigmas, el cual “podría estar jugando un papel muy importante en el aislamiento reproductivo entre el maíz y el teocintle”. De manera similar que en el *locus gal*, en este sistema, existe el alelo *Tcb1-S*, el cual es completamente dominante sobre *tcb1* y un tercer alelo, *Tcb1-m*, con comportamiento neutral. Adicionalmente, a fin de que *Tcb1-S* manifieste una barrera muy efectiva en los estigmas, se requiere la acción estabilizadora de un gene modificador ligado a *Tcb1* y *Gal* (Evans y Kermicle, 2001). Con respecto al tipo de acción génica, el alelo *Tcb1-S* es completamente dominante sobre *tcb1*. Desde el punto de vista de caracterización de materiales, los probadores con el alelo *Tcb1-S* pueden ser homocigotos o heterocigotos. Esta consideración en la elección de los probadores pudiera resultar simple, sin embargo, se ha manifestado la presencia de genes modificadores de la incompatibilidad que pueden inhibir o activar el efecto de *Gal-S* o de *Tcb1-S* (Nelson, 1952; Evans y Kermicle, 2001; Kermicle, 2006).

### 2.6.3 Competencia del polen

El polen de ciertos genotipos no es capaz de funcionar en ciertos pistilos, o puede ser excluido por la competencia con polen de otros genotipos. Sin embargo en estudios que no involucran reacciones de incompatibilidad, se han encontrado evidencias claras de competencia de polen entre especies y entre variedades. Aguirre (1977) estudió la competencia entre el polen del maíz y polen del teocintle en la fecundación de óvulos de maíz, cuando se poliniza con mezclas de polen; se utilizó polen de teocintle (67 micras) bajo el supuesto de que al ser de menor tamaño que el polen de maíz ceroso de (95 micras) tendría menor capacidad de desarrollo y competitividad para fecundar que el polen de maíz, sin embargo, encontró tres tipos de resultados: a) cuando ambos tipos de polen polinizan a estilos cortos, la capacidad competitiva es similar entre ellos; b) cuando los dos tipos de polen están compitiendo en estilos largos, el polen de teocintle presenta poca capacidad competitiva; c) cuando solamente el polen de teocintle poliniza estilos largos la polinización es normal. Estas situaciones sugieren que en la primera etapa de desarrollo de los tubos polínicos, su velocidad de crecimiento es similar en ambos tipos de polen y que esta velocidad va diferenciándose a medida que los tubos polínicos avanzan en los

estilos, habiendo un retraso en los tubos de teocintle. El retraso de este tubo polínico posiblemente sea causado por cierto agotamiento de las reservas del polen de teocintle almacenadas en su citoplasma, ya que, como antes fue señalado, el tamaño del polen de teocintle es menor que el del maíz. Por lo tanto la poca capacidad del polen del teocintle para fecundar al maíz podría ser considerada una de las barreras activas de aislamiento reproductivo que permite la infiltración genética entre las dos poblaciones. Estudios recientes (Kermicle, 2006) indican que también existe competencia entre el polen de los alelos *Gal-S* y *Gal-m* en estigmas *Gal-S/Gal-S*. Como se ha indicado anteriormente, el polen de *Gal-m* fertiliza sin problema estigmas homocigotos para *Gal-S*, cuando es la única fuente de polen; sin embargo en mezclas de polen, Kermicle (2006) encontró que el polen *Gal-m* produjo menores cantidades de grano (hasta de un 15% menos) que el polen *Gal-S*. Estos resultados indican que la compatibilidad cruzada es un fenómeno más complejo de lo descrito previamente y que las diferencias entre y dentro de poblaciones se pueden complicar con la existencia de modificadores de la acción de los genes responsables de la incompatibilidad.

## 2.7 Origen y taxonomía del teocintle

Wilkes (1967) describió cuatro razas de teocintle para México (Nobogame, Mesa Central, Chalco y Balsas) y dos para Guatemala (Guatemala y Huehuetenango). Con base en los trabajos de Doebley (1990b) el género *Zea* se divide en dos secciones: (i) la sección ***Luxuriantes*** incluye *Zea perennis* (Hitch.) Reeves & Mangelsdorf, *Zea diploperennis* Iltis, Doebley & Guzmán, *Zea luxurians* (Durieu & Ascherson) Bird y *Zea nicaraguensis* Iltis & Benz (ii) la sección ***Zea*** incluye *Zea mays* L. dividida en: *Zea mays* ssp. *mexicana* (Schrader) Iltis para las razas Chalco, Mesa Central y Nobogame; *Zea mays* ssp. *parviglumis* Iltis & Doebley que incluye a la raza de teocintle Balsas, *Zea mays* ssp. *huehuetenangensis* (Iltis & Doebley) Doebley para la raza de teocintle Huehuetenango y *Zea mays* L. ssp. *mays* para el maíz cultivado. En el Cuadro 1 se incluye la nomenclatura usada en el género *Zea* por varios autores.

Después de casi un siglo de estudios en las áreas de Genética, Citología, Botánica, Arqueología, Ecogeografía e Historia y análisis detallados de Genética Molecular, la hipótesis de que el teocintle es el ancestro silvestre del maíz se ha aceptado ampliamente en la última década. La domesticación del maíz ocurrió en México hace aproximadamente 10,000 años; evolutivamente el maíz es considerado como el descendiente domesticado de una especie tropical

de teocintle anual, *Zea mays ssp. parviglumis* (Matzuoka, *et al.*, 2002; Doebley, 2004). Aún cuando existen diferencias morfológicas muy marcadas entre el maíz y el teocintle, especialmente en caracteres de mazorca y la existencia de ramas laterales en teocintle, las diferentes especies, son muy cercanas genéticamente; la hibridación es posible entre todas ellas y los híbridos son completamente fértiles. La herencia entre los caracteres que distinguen al maíz y al teocintle se ha estudiado con gran detalle por Doebley y colaboradores por casi dos décadas. Varios de los caracteres morfológicos estudiados están bajo el control de muchos genes que exhiben herencia cuantitativa; se han identificado cinco o seis regiones en el genoma, las cuales tienen una gran influencia en las diferencias observadas (Doebley, 2004). Sin embargo, un evento de gran importancia en la domesticación del maíz; la liberación del grano de la gluma endurecida del teocintle está controlada por un solo gene (Wang *et al.*, 2005).

## **2.8 Distribución del teocintle**

La distribución del teocintle se encuentra restringida a áreas tropicales y subtropicales de México, Guatemala, Honduras y Nicaragua; mayormente como poblaciones aisladas de tamaños variables ocupando superficies de una hectarea hasta varios kilómetros cuadrados. La distribución del teocintle en México se extiende desde la porción sur de la región cultural conocida como Aridoamérica, la Sierra Madre Occidental del estado de Chihuahua y el Valle de Guadiana en Durango, hasta la frontera con Guatemala incluyendo prácticamente toda la porción occidental de Mesoamérica (Figura 2). 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. Entre los informes más antiguos sobre la existencia de teocintle, se encuentra el de Lumholtz (1902), López y Parra (1908), Collins (1921), Bukasov (1926), mientras que los mapas más actualizados sobre la distribución del teocintle en México son los publicados por Kato (1976), Sánchez y Ordaz (1987) y Sánchez *et al.* (1998).

Cuadro 1. Taxonomía de *Zea* de acuerdo a Wilkes (1967 y 2004), Iltis y Doebley (1980), Doebley (1990b) e Iltis y Benz (2000).

Wilkes (1967; 2004)	Doebley (1990b); Iltis y Benz (2000)
<b>Sección: <i>Euchlaena</i> (Schrader) Kuntze</b>	<b>Sección: <i>Zea</i></b>
<i>Zea mexicana</i> (Schrader)Kuntze	
Chalco	<i>Zea mays</i> L. subsp. <i>mexicana</i> (Schrader) Iltis
Mesa Central	<i>Zea mays</i> L. subsp. <i>mexicana</i> (Schrader) Iltis
Nobogame	<i>Zea mays</i> L. subsp. <i>mexicana</i> (Schrader) Iltis
Balsas	<i>Zea mays</i> L. subsp. <i>parviglumis</i> Iltis & Doebley
Huehuetenango	<i>Zea mays</i> L subsp. <i>huehuetenangensis</i> (Iltis & Doebley) Doebley
<b>Sección: <i>Luxuriantes</i> (Durieu)</b>	<b>Sección: <i>Luxuriantes</i></b>
Guatemala	<i>Zea luxurians</i> (Durieu & Ascherson) Bird
<i>Zea perennis</i> (Hitch.) Reeves & Mangelsdorf	<i>Zea perennis</i> (Hitch.) Reeves & Mangelsdorf
<i>Zea diploperennis</i> Iltis, Doebley & Guzmán	<i>Zea diploperennis</i> Iltis, Doebley & Guzmán
	<i>Zea nicaraguensis</i> Iltis & Benz
<b>Maíz</b>	
<b>Sección: <i>Mays</i> L.</b>	<b>Sección: <i>Zea</i></b>
<i>Zea mays</i> L.	<i>Zea mays</i> L. subsp. <i>mays</i> Iltis & Doebley

Las áreas de mayor importancia para el teocintle son: el Valle de Nabogame, en la Sierra Madre Occidental al sur del estado de Chihuahua para la raza Nobogame; el Valle de Guadiana, al este y noroeste distante entre 8 y 20 km. de la ciudad de Durango, y El Bajío, que comprende porciones importantes de los estados de Guanajuato y Michoacán en altitudes de 1700 a 2300 m, sobre todo en los alrededores de los lagos de Cuitzeo y Pátzcuaro, para la raza Mesa Central; 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, para la raza Chalco; la raza Balsas ocupa la superficie más importante e incluye el Occidente de México, sobre todo las

áreas tropicales y subtropicales de los estados de Jalisco, Colima, Nayarit y Michoacán y la Cuenca del Balsas incluyendo porciones importantes de la Sierra Madre del Sur, desde Jalisco hasta Oaxaca; recientemente se descubrió la única población conocida en México para *Zea luxurians* en San Felipe Usila, Oaxaca (Aragón, 2006).

## **2.9 Distribución de las razas de maíz por zonas ecológicas**

De acuerdo a la ubicación, por zonas ecológicas, de las razas de maíz en México. Las razas Elotes Occidentales, Dulce y Mushito, se localizan en las llanuras de la Altiplanicie Central y escarpio oriental de la Sierra Madre Occidental, en los estados de Chihuahua, Coahuila, Zacatecas, San Luis Potosí, Aguascalientes, Noroeste de Jalisco y Norte de Guanajuato, de 1800-2400 msnm. Las razas Tablilla de Ocho, Bofo, Cristalino de Chihuahua y Cónico Norteño, se localiza en el declive oriental de la Sierra Madre Occidental en los estados de Jalisco, Zacatecas, Durango, Nayarit, Chihuahua, Guanajuato, San Luis Potosí y Aguascalientes, de 1800-2300 msnm. Las razas Tabloncillo Perla, Reventador, Chapalote, Tuxpeño y Tuxpeño Norteño, se localizan en los declives inferiores al oeste de la Sierra Madre Occidental, en Chihuahua, Durango, Zacatecas, Jalisco, Guanajuato, Nayarit, San Luis Potosí y Aguascalientes. Las Razas Tabloncillo, Pepitilla, Ancho Pozolero, Celaya (mejorado) y Zamorano; se localizan desde Tierra caliente, Sur de Michoacán, Estado de México; hasta llanuras de Jalisco y el Bajío en Guanajuato, Michoacán y Jalisco, de 0-2000 msnm. La raza Jala se localiza en Nayarit. (Aguilar *et al.*, 2003).

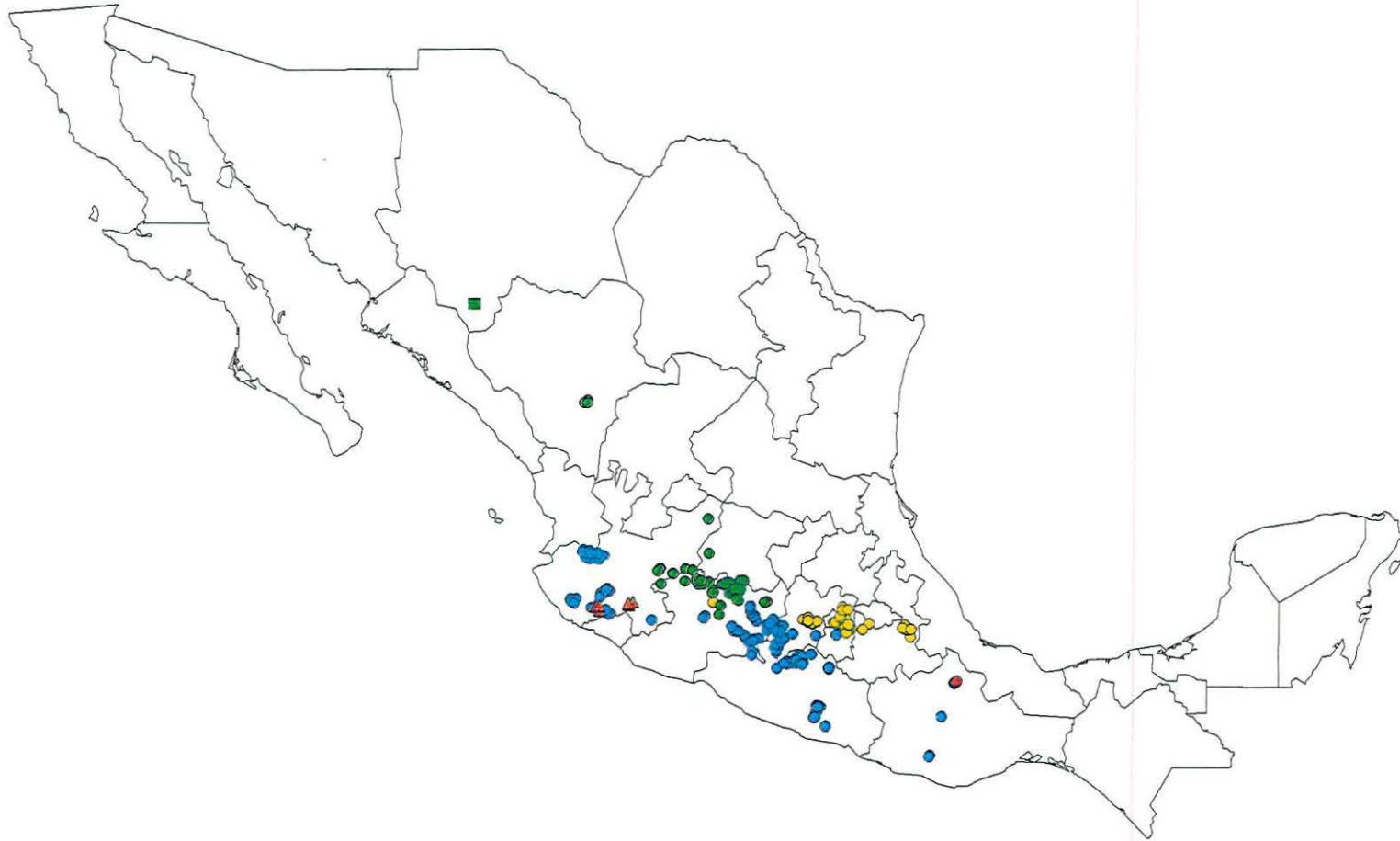


Figura 2. Distribución del teocintle en México. ▲ *Zea perennis* y *Zea diploperennis*; *Z. mays* ssp. *mexicana* (Razas ● Mesa Central, ■ Nobogame y ● Chalco); *Z. mays* ssp. *parviglumis* (Raza ● Balsas), ● *Zea luxurians*.

### III MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1 Los sitios de estudio

Los trabajos fueron realizados en el Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA) de la Universidad de Guadalajara (UDG), en la localidad de las Garzas del municipio de Guachinango, Jalisco y en el Centro de Investigaciones de la empresa Pioneer Hi-Bred International en Tapachula, Nayarit, México. El CUCBA está situado en Nextipac, municipio de Zapopan, Jalisco, México a 20° 45' N y 103° 31' O, con una elevación de 1650 m, la temperatura media durante junio-octubre es de 23.6° C y la cantidad de lluvia media anual es de 816 milímetros; Las Garzas está situado a 20° 47' N y 104° 24' O, con una elevación de 760 m, con una temperatura media de diciembre a junio de 24.8 °C y por lo general no se registran lluvias en dicho período; Tapachula esta situada a 20° 49' N y 105° 55' O, con una elevación de 26 m; la temperatura media en Tapachula, durante el periodo de enero-junio es de 25 °C y por lo general no se registran lluvias en dicho período. Las siembras experimentales fueron establecidas en el ciclo de Otoño-Invierno 2004 en Tapachula, Nay., en los ciclos Primavera-Verano de 2003, 2004 y 2005 en Zapopan y en el ciclo Otoño-Invierno de 2006 en Las Garzas.

#### 3.2 Material genético

En este trabajo se utilizaron materiales adaptados a las condiciones del ciclo Primavera-Verano en Zapopan, Jal., provenientes de la Universidad de Guadalajara (UDG), del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) y de ocho empresas privadas. Adicionalmente, se usaron líneas de origen tropical desarrolladas en la Universidad de Carolina del Norte, Raleigh, EUA, donadas por el Dr. M.M. Goodman y líneas de origen templado provenientes de la Universidad de Wisconsin, Madison, EUA, donadas por el Dr. J. Kermicle. La lista de los materiales usados para integrar los probadores se presenta en el Cuadro 2, que incluye el origen, tipo de material y composición alélica. Los materiales genéticos utilizados para estimar floraciones y llevar a cabo pruebas de incompatibilidad fueron 158 colectas de teocintle, 71 muestras representativas de las razas de maíz de México, 80 híbridos comerciales de maíz y cuatro variedades de polinización libre de los sectores público y privados, en los que no se tenía información de su constitución genética respecto al *Factor gametofítico-1 (gal)*; en este trabajo



se usará de manera general el término “híbridos comerciales” para señalar los 84 materiales mejorados a prueba. La lista completa de las muestras de teocintle y de las accesiones de las razas de maíz se presentan en el apéndice (Cuadro A1); en dicho cuadro, se incluye la clave de la colecta, el sitio de colecta, altitud, coordenadas y clasificación racial.

Los 84 híbridos comerciales, adquiridos del sector privado y sector público, son cultivados en áreas tropicales, subtropicales y en valles altos de México. Los híbridos evaluados por empresa fueron: **Aspros**: AS-902, AS-721, AS-722, AS-820. **Ceres**: XR-FUEGO, CICLON-XR, TORNADO, TORNADO-XR, TORNADO-XR2, CME-560, CME-561. **ConLee**: MATADOR, RANCHERO, MILENIO, SCM-2801. **Hartz Seed**: Z21, Z806, Z25, Z30, Z31, Z60. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (**INIFAP**) en Jalisco: REMACO-37, REMACO-38, REMACO-39, REMACO-40, HV-313, H-318, H-319, H-321, H-357, H-358, H-359, H-360. **INIFAP** en Guerrero: VS-529, H-516, V-531, VS-535, VS-521. (**INIFAP**) en Valles Altos: H-40, H-48, H-50, **Instituto de Investigaciones Agrícolas Acuícolas y Pecuarias del Estado de México (ICAMEX)**: HIT-7. **Monsanto**: C-343, Tigre, Lobo, Pantera, Potro, León, Nutria, Puma, Leopardo, Venado, Lince, A-7573, Gavilán, Condor, Halcón, DK-867, DK-880, DK-1060, DK-2000, DK-2002, DK-2010, DK-2020. **NOVASEM**: Novasem 9614. **Pioneer**: P-30G40, P-30G54, P-30G57, P-30G88, P-30F94, P-30F98, P-32R21, P-3025W, P-3028W, P-3029, P-30G45, P-3066W, P-3086, P-30F83, P-30F97, P-32R92. **Semillas RICA**: HOJA-DE-PLATA. **Universidad de Guadalajara**: Cruza simple (LUG-03 x LUG-14) y Cruza trilineal {(LUG-03 x LUG-14) x (LUG-379)}.

### 3.3 Estimaciones de sincronía floral

Para estimar la sincronía en floración, se sembraron todos los materiales de interés y se obtuvieron datos de fechas y días a floración durante los ciclos de Otoño-Invierno 2004 en Tapachula, Nay. y durante Primavera-Verano 2003, 2004 y 2005 en Zapopan, Jal. Se registraron las fechas al inicio y al 50% de liberación del polen y de aparición de los estigmas. Con base en la información obtenida, se programaron las fechas de siembra apropiadas para la formación de los probadores *Gal-S/Gal-S* y *Tcb1-S/tcb1*, así como las fechas de siembra para llevar a cabo las pruebas de incompatibilidad y los incrementos de las líneas y probadores. Los datos de floración para cada accesión de maíz y teocintle fueron reportados por Rodríguez (2006).

Cuadro 2. Materiales utilizados para la identificación de probadores de incompatibilidad, incluyendo su procedencia y *loci* estudiados.

Material	Tipo	<i>Locus gal</i>	<i>Locus tcb1</i>	<i>Locus Stb</i> <sup>1</sup>	Origen <sup>2</sup>
LUG-357	Línea				UDG
LUG-358	Línea				UDG
LUG-03	Línea				UDG
LUG-14	Línea				UDG
LUG-282	Línea				UDG
LUG-379	Línea				UDG
LUG-17L	Línea				UDG
NC348	Línea	<i>Gal-S</i>	<i>tcb1</i>		NCSU
NC354	Línea	<i>Gal-S</i>	<i>tcb1</i>		NCSU
W22-P4830	Línea	<i>Gal-S</i>	<i>tcb1</i>		WIS
W22-P5270	Línea	<i>Gal-S</i>	<i>tcb1</i>		WIS
Hy: 1001	Línea	<i>Gal-S</i>	<i>tcb1</i>		WIS
W22-P5236	Línea	<i>gal</i>	<i>Tcb1-S</i>		WIS
W22-TIC V1.7	Línea	<i>Gal-m</i>	<i>Tcb1-S</i>	<i>Stb</i>	WIS
W22-TIC V2.3-1	Línea	<i>gal</i>	<i>Tcb1-S</i>	<i>Stb</i>	WIS
W22-TIC V2.3-2	Línea	<i>gal</i>	<i>Tcb1-S</i>	<i>Stb</i>	WIS
W22-P4031	Línea	<i>gal</i>	<i>Tcb1-m</i>		WIS
W22	Línea	<i>gal</i>	<i>tcb1</i>		WIS
P-3394	Híbrido	<i>gal</i>	<i>tcb1</i>		Pioneer
DK-2010	Híbrido	<i>gal</i>	<i>tcb1</i>		Monsanto
Z30	Híbrido	<i>gal</i>	<i>tcb1</i>		Hartz Seed
P-3028W	Híbrido	<i>gal</i>	<i>tcb1</i>		Pioneer
P-30G54	Híbrido	<i>gal</i>	<i>tcb1</i>		Pioneer
JAL-304 (Maíz Dulce)	Raza	<i>Gal-S</i>			CIMMYT
NAY-39 (Reventador)	Raza	<i>Gal-S</i>			CIMMYT
SIN-25 (Dulcillo del NO)	Raza	<i>Gal-S</i>			CIMMYT

<sup>1</sup>El *locus Stb* incluye un gene modificador que estabiliza y activa la acción de *Tcb1-S*

<sup>2</sup>UDG = Universidad de Guadalajara; NCSU = North Carolina State University, Raleigh;

WIS = Universidad de Wisconsin, Madison; CIMMYT = Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo

### 3.4 Identificación de probadores

Los materiales genéticos listados en el Cuadro 2 fueron usados para investigar tres aspectos: constitución genética de líneas adaptadas a las condiciones de Zapopan, Jal., identificación de cruzas simples apropiadas para pruebas de incompatibilidad asociada al *locus gal* e identificación de cruzas simples apropiadas para pruebas de incompatibilidad asociadas al *locus tcb1*. Los aspectos anteriores fueron estudiados con base en lo descrito en los siguientes experimentos.

#### Experimento 1

El experimento se realizó en Zapopan, Jalisco, en Primavera-Verano de 2003, se evaluaron como hembras seis cruzas simples homocigotas para el alelo *Gal-S*, obtenidas de cruzar las dos líneas de origen tropical (NC-348 y NC354) por tres líneas de origen templado (Hy:1001, W22-P4830 y W22- P5270). Como fuentes de polen se usaron seis materiales con el alelo *Gal-S* (Jal-304, Nay-39, Sin-25, Hy:1001, W22-P4830 y W22-P5270), cuatro materiales con el alelo *Tcb1-S* (W22- P5236, W22-TIC V 1.7, W22-TIC V2.3-1, W22-TIC V2.3-2), uno con el alelo *Tcb1-m* (W22- P4031) y dos materiales recesivos para *gal* y *tcb1* (W22 y P-3394). Se hicieron cruzamientos manuales de cinco plantas individuales de cada progenitor masculino a cada una de las seis cruzas simples usadas como hembra.

#### Experimento 2

Este experimento incluyó siete líneas adaptadas a las condiciones de Zapopan, Jalisco., obtenidas en el programa de mejoramiento de la UDG (LUG-03, LUG-14, LUG-282, LUG-357, LUG-358, LUG-379 y LUG-17L). Las líneas se caracterizaron durante los ciclos de Verano 2004 y 2005 en el CUCBA utilizando dos tipos de probadores: (i) Como probador macho, se usó el híbrido P-3394 (*gal/gal*) que proporcionó el polen a cada una de las líneas de interés para separar plantas con los alelos *Gal-m* o *gal* (con producción de grano) de las plantas con el alelo *Gal-S* (sin producción de grano), (ii) Se usaron cuatro probadores hembra (*Gal-S/Gal-S*), las líneas NC-348 y NC-354 y las cruzas simples NC-354 x W22-P4830 y NC-354 x W22-P5270, que recibieron polen de cada uno de los materiales de interés, para separar las plantas con el alelo *Gal-m* (con grano) de aquellas con el alelo *gal* (sin grano).

### Experimento 3

Esta parte del estudio se realizó en Las Garzas en Otoño-Invierno de 2005-2006, incluyó la evaluación como hembras, de 20 cruza simples entre siete líneas de la UDG (LUG-03, LUG-14, LUG-282, LUG-357, LUG-358, LUG-379 y LUG-17L) y tres fuentes de germoplasma con el alelo *Tcb1-S* y el estabilizador *Stb* (W22-TIC V 1.7, W22-TIC V2.3-1, W22-TIC V2.3-2), excepto la cruce entre LUG17L x W22-TIC V2.3-1. Como fuentes de polen se usaron cuatro híbridos comerciales, DK-2010 (Monsanto), Z30 (Hartz Seed), P-3028W y P-30G54 (Pioneer). Se hicieron cruzamientos manuales de cinco plantas individuales de cada progenitor masculino a cada una de las veinte cruza simples usadas como hembra.

#### 3.5 Caracterización de la constitución genotípica

La caracterización de las poblaciones de teocintle, las accesiones de las razas de maíz y de los híbridos comerciales, se llevó a cabo durante los ciclos de Otoño-Invierno 2004 en Tapachula y en el Verano 2004 y 2005 en el CUCBA utilizando dos tipos de probadores.

- (i) Como probador macho se usó el híbrido P-3394 (*gal/gal*), que proporcionó el polen a cada uno de los materiales de interés, para separar plantas con los alelos *Gal-m* o *gal* (con producción de grano) de las plantas con el alelo *Gal-S* (sin producción de grano).
- (ii) Como probadores hembra (*Gal-S/Gal-S*), se usaron las cruza NC354 x W22-P4830 y NC354 x W22-P5270, que recibieron polen de cada uno de los materiales de interés, para separar las plantas con el alelo *Gal-m* (con grano) de aquellas con el alelo *gal* (sin grano).

Parte de las cruza con el probador macho se realizaron durante 2004 en un lote aislado en el campo experimental de la empresa Pioneer en Tapachula, Nay. Se sembraron 45 híbridos comerciales y 92 colectas de teocintle en parcelas de un surco de 5 m en bloques de cuatro surcos “hembra” para ser utilizados como progenitores femeninos, y cuatro surcos con tres fechas de siembra (a tiempo, ocho y 16 días después de la siembra de la hembra) del probador macho P-3394; previamente a la liberación del polen, las espigas de cada uno de los materiales a prueba fueron eliminadas. En el CUCBA durante 2004 y 2005, cada híbrido se sembró en un surco de 5 m de longitud, los teocintles y razas de maíz se sembraron en dos surcos de 5 m, mientras que cada probador se sembró en 20 surcos de 5 m en cuatro fechas de siembra para asegurar buena sincronía en floración (a tiempo, 8, 15 y 22 días después a la siembra de los híbridos). Se hicieron

cruzamientos manuales de plantas individuales; cinco plantas con el probador macho P-3394 y cinco plantas a cada uno de los probadores hembra NC354 x W22-P4830 y NC354 x W22-P5270. Por lo general, las polinizaciones manuales se llevaron a cabo entre las 12:00 y 14:00 horas en estigmas de 5 a 8 cm de longitud.

### **3.6 Evaluación del llenado de grano en maíz**

El llenado de grano fue el dato clave para definir la constitución alélica a través de las cruzas a los probadores macho y hembra. Cada una de las mazorcas proveniente de los cruzamientos con los tres probadores fue examinada individualmente. La estimación de llenado de grano se llevó a cabo visualmente redondeando con aproximación al 10% tal y como lo describió Kermicle y Allen (1990). Esto es, llenado abajo del 5% fue asignado 0%, de 5 a 15% el valor fue 10% y así en adelante hasta avanzar al 95% el cual fue asignado 100%. Se tomó como base el lado de la mazorca con el mejor llenado en toda su longitud. Adicionalmente a la estimación de llenado de grano, se tomaron fotografías de las mazorcas individuales resultantes de las cruzas de los materiales de interés con los tres probadores.

### **3.7 Análisis estadístico**

Los datos de llenado de grano fueron sometidos a un análisis de varianza usando el Procedimiento GLM del Sistema de Análisis Estadístico, SAS (SAS Institute, 1992). Para los experimentos 1 y 3, las fuentes de variación consideradas fueron las debidas a hembras, machos e interacción. Para el experimento 2 las fuentes de variación consideradas fueron líneas, probadores e interacción. En los casos en que la interacción no resultó significativa, se determinaron las diferencias significativas entre las hembras o entre los machos con base en el procedimiento MIXED del SAS.

Los datos de llenado de grano de las razas e híbridos con cada probador fueron analizados con base en dos procedimientos:

(i). Se llevó a cabo un análisis de varianza con la fuente de variación debida a razas e híbridos y las medias se compararon con base a la prueba de Dunnett al 0.05 de probabilidad, usando el Procedimiento GLM del Sistema de Análisis Estadístico (SAS Institute, 1992); la prueba se llevó a cabo con respecto a los testigos homocigóticos para *gal* y *Gal-S*. En cada análisis se utilizaron dos testigos; para los híbridos de usaron JAL-304 (*Gal-S/Gal-S*) y P-3028W (*gal/gal*), mientras

que para las razas de maíz y teocintle se utilizaron JAL-304 (*Gal-S/Gal-S*) y CHIH-147 (*gal/gal*). Adicionalmente, se hicieron comparaciones entre proporciones de llenado con base en una prueba aproximada de Z (Hicks, 1982).

(ii). Los híbridos fueron agrupados basados en su origen (institución pública o privada), mientras que las razas de maíz y teocintle fueron agrupados con base en sus relaciones genéticas y origen geográfico respectivamente. Las diferencias entre los grupos para la variable llenado de mazorca fueron determinadas con base en la diferencia mínima significativa (DMS) usando los procedimientos GLM y MIXED del SAS.

### 3.8 Determinación del genotipo de las razas e híbridos de maíz

La determinación del genotipo se realizó mediante los resultados de las pruebas de comparación de medias en los análisis con los tres probadores y criterios adicionales. Los criterios fueron:

1. Probador macho recesivo. Cuando el llenado de grano del material hembra (material a prueba) con el probador macho P-3394 fue estadísticamente igual al testigo *Gal-S/Gal-S* (JAL-304 x P-3394), es decir no hubo llenado de grano, el material en prueba tiene una constitución *Gal-S/Gal-S*. Cuando la prueba de Dunnett indica que el llenado fue estadísticamente igual a la cruce de P-3028W con el probador macho P-3394, es decir llenado de grano completo, entonces el híbrido o la raza a prueba puede tener un genotipo *Gal-m/Gal-m* o puede ser *gal/gal*.

2. Probadores hembra dominantes (*Gal-S/Gal-S*). Después de excluir del análisis los materiales con genotipo *Gal-S/Gal-S*, se procedió a comparar el resto de los materiales. El llenado de grano de los materiales en prueba con los probadores hembra homocigóticos *Gal-S* puede ser completo, en cuyo caso será significativamente igual a la cruce del testigo JAL-304 (*Gal-S/Gal-S*). Resultados como este indican que los híbridos o las razas a prueba tienen un genotipo *Gal-m/Gal-m*. Por su parte, si el llenado es cero o significativamente igual a la cruce del testigo P-3028W (*gal/gal*) entonces el genotipo del híbrido o la raza a prueba es *gal/gal*.

3. Adicionalmente, es posible que se presenten híbridos y razas heterocigotos *Gal-m/gal*, *Gal-S/Gal-m* o *Gal-S/gal* debido a que sus progenitores pueden diferir en su constitución alélica

respecto al locus *gal*. Estos casos pueden determinarse, en primer término, con base en el promedio de llenado de grano y posteriormente, examinando las fotografías de las mazorcas individuales que resulten de cruzar el material de interés con los probadores (*gal/gal*) y (*Gal-S/Gal-S*). Por lo general, se espera que el llenado de grano de las mazorcas individuales tenga valores de 100% o de 0%, lo que dependerá del probador en cuestión. Por otra parte, pueden darse casos de llenado de grano parcial en las mazorcas individuales con promedios semejantes a lo mencionado en el punto anterior; la explicación más probable de estos casos sería atribuida a la presencia de genes modificadores de la acción de *Gal-S*.

### **3.9 Estimación del llenado de grano y determinación del genotipo en teocintle**

Existen varias diferencias morfológicas entre el maíz y el teocintle por las que se requiere un manejo especial de los lotes aislados o polinizaciones manuales. El teocintle tiene ramas laterales que normalmente terminan en espigas masculinas; en los nudos de cada rama lateral se desarrollan inflorescencias femeninas con una o varias mazorcas. Dependiendo de la competencia entre plantas y condiciones de manejo puede haber hasta 10 ramas laterales, 20 hijos y hasta cerca de 100 nudos con mazorca. Puede haber hasta cinco mazorcas por nudo y cada mazorca contiene seis a 12 semillas (Sánchez *et al.*, 1998); todas estas características dificultan tanto la eliminación de espigas en lotes aislados así como cubrir las mazorcas y realizar polinizaciones controladas. En teocintle la semilla es una cariósida simple encerrada en una cápsula dura consistente de un segmento del raquis y una gluma inferior fuertemente endurecida; en maíz existe la copilla y las glumas, pero son de menor tamaño y no cubren el grano.

Durante el invierno de 2004 se sembraron 92 accesiones de teocintle en un lote de polinización libre y en un lote aislado de Tapachula, Nay. Debido a las características descritas previamente para el teocintle, con la finalidad de estimar el porcentaje de llenado, se midieron el peso y el volumen de grano producidas por parcela y con esos datos se calculó el índice peso/volumen \* 100. Adicionalmente, con base en un clasificador de semillas (Seedburo Riffle Divider Mod. R75), se obtuvieron cuatro muestras al azar de cerca de 300 a 400 semillas por parcela. De cada una de las muestras, se contó el número total de semillas, las semillas blancas y las semillas negras. Las semillas oscuras o negras corresponden a semillas completas, mientras que las semillas blancas están vacías (vanas). Los valores del índice peso/volumen y las

estimaciones de llenado de grano se usaron para estimar un coeficiente de regresión y determinar la relación entre esas variables.

Los análisis estadísticos de los datos de llenado de grano fueron similares que los descritos previamente para el maíz; los diferentes materiales fueron agrupados basados en su origen geográfico y las diferencias entre los grupos para la variable llenado de mazorca fueron determinadas con base en los procedimientos GLM y MIXED del SAS. Adicionalmente, La relación entre el índice de peso/volumen y el llenado de grano se determinó por medio de regresión lineal simple del porcentaje de semillas negras en el índice de peso/volumen del lote aislado. La línea de regresión se calculó con base en los datos de 72 poblaciones que tuvieron una buena sincronía en floración con el probador macho P-3394. La estimación del llenado de grano en teocintle representa la primera fase en el entendimiento de la compatibilidad. De manera similar que para el maíz, los resultados en teocintle pueden ser interpretados en forma preliminar como sigue:

1. Si se observa que el progenitor femenino produce semilla completa (negra) existen dos posibilidades de alelos: el progenitor femenino es recesivo *gal* o el progenitor femenino es *Gal-m*. Cruzando el probador *Gal-S* podríamos distinguir *gal* de *Gal-m*.
2. Si no se observa ninguna semilla en el progenitor femenino o la semilla es blanca, entonces su genotipo es *Gal-S/Gal-S*
3. Cuando se tiene llenado de grano parcial, las interpretaciones se complican dado que los alelos que tienen actividad vía polen (*Gal-m*) o *Gal-S* podrían estar involucrados.

### **3.10 Distribución geográfica de los alelos del locus *gal***

La distribución geográfica de los alelos del locus *gal* se determinó para las razas de maíz y poblaciones de teocintle de México; se incluyeron los datos obtenidos en este estudio y los datos de Cántora (1963). Con base en la clave de colecta, se obtuvieron los datos de altitud y coordenadas de las accesiones listadas por Cántora (1963), mientras que la información del sitio de colecta para las razas de maíz del Cuadro A1 fue obtenida del Catálogo del Proyecto Latinoamericano de Maíz. (LAMP, 1991), y los datos de teocintle fueron obtenidos durante la



recolección de germoplasma por Sánchez, *et al.*, (2004). Para cada accesión de maíz y teocintle del Cuadro A1 (apéndice) se incluyó una columna con el genotipo respecto al *locus gal*; para algunas accesiones listadas por Cántora (1963) no se tuvo disponible información del sitio de colecta por lo que fueron descartadas del estudio. La información para cada alelo de maíz o de teocintle constituyó bases de datos individuales, las cuales fueron usadas para generar puntos con símbolos y colores específicos para cada caso. El mapa de la distribución geográfica de los alelos del *locus gal* se elaboró con el Sistema de Información Geográfica DIVA-GIS Versión 5.4 (Hijmans *et al.*, 2005).

## IV RESULTADOS

### 4.1 Probadores

A fin de ilustrar la evaluación del llenado de grano en la mazorca en las diferentes cruzas, en la Figura 3 (fila superior) se muestran las mazorcas polinizadas de P-3394, LUG-14, LUG-03 y LUG-282 respectivamente, por la línea W22 (*gal/gal*). Así mismo, en la fila central de la Figura 3 se muestran mazorcas resultantes de las cruzas de las hembras (*Gal-S/Gal-S*) NC348 y en la fila inferior de NC354, por las líneas macho W22, LUG-14, LUG-03, y LUG-282. Las mazorcas de la fila superior, con llenado completo, indican que los materiales en prueba tienen una constitución alélica *Gal-m/Gal-m* o *gal/gal*. Las mazorcas de las filas restantes indican que LUG-14 tiene un genotipo *gal/gal* debido al deficiente llenado de mazorca cuando polinizó a NC348 y NC354. Por su parte, LUG-03 y LUG-282 tienen genotipo *Gal-m/Gal-m* dado que el llenado de mazorca en NC348 y NC354 fue completo. El llenado parcial de 5% al 20% observado en las cruzas de NC348 con W22 y LUG-14 puede ser el resultado de inhibidores de la acción del alelo *Gal-S*, en NC348. En cambio, NC354 fue consistente por lo que podría ser una línea de gran utilidad en el estudio de la incompatibilidad en especies del género *Zea*.

### Experimento 1

Los resultados del análisis de varianza para el experimento 1 se presentan en el Cuadro 3; en dicho análisis se detectaron diferencias altamente significativas ( $P < 0.01$ ) entre hembras, entre machos y no se detectaron diferencias para la interacción hembras por machos. Estos resultados indican que el llenado de grano entre las cruzas simples hembra (*Gal-S/Gal-S*) fue diferente; así como entre los diferentes machos, que involucraron fuentes de polen con diferentes alelos de los loci *gal* y *tcb1*. La interacción no significativa indica que cada fuente de polen, ocasionó llenados de grano en la misma magnitud en cada una de las seis cruzas simples (*Gal-S/Gal-S*). El coeficiente de variación para este experimento fue de 18%.



Figura 3. Fila superior de izquierda a derecha: P-3394, LUG-14, LUG-03, LUG-282, (polinizados por W22 *gal/gal*); fila central NC-348 *Gal-S/Gal-S* (polinizada por W22, LUG-14, LUG-03, LUG-282, respectivamente); fila inferior NC-354 *Gal-S/Gal-S* (polinizada por W22, LUG-14, LUG-03, LUG-282, respectivamente).

La hembra NC354 x W22-P4830 (Cuadro 4) mostró el menor porcentaje de llenado de grano, aunque las diferencias entre el menor y el mayor promedio no fueron superiores a 10%. Los machos mostraron diferencias muy marcadas en el llenado de las mazorcas, dependiendo del alelo involucrado. El alelo *Gal-S*, independientemente de su origen, causó llenados de mazorca superiores al 90%, mientras que el resto de los alelos (*gal*, *Tcb1-m* y *Tcb1-S*) tuvieron llenados inferiores al 2% (iguales estadísticamente a 0%). Los testigos Jal-304, Nay-39 y Sin-25 cruzados con las seis cruza simples hembra mostraron gran consistencia como machos, con llenados de grano de 100%. Las cruza simples hembra *Gal-S/Gal-S* presentaron promedio de llenado de mazorca de 97% al recibir polen de los machos con el alelo *Gal-S*, 2% con polen del alelo *Tcb1-*

*m* y 0% al recibir polen con el alelo *Tcb1-S*; por otra parte, presentaron un promedio de 1% de llenado de mazorca con polen de alelo recesivo *gal* (Cuadro 5).

Cuadro 3. Análisis de varianza para los experimentos de probadores de incompatibilidad.

Fuente de Variación	G.L.	C.M	Fc	Pr > F
<b>Experimento 1</b>				
<b>C.V. = 18%</b>				
Hembras	5	538.8	7.9	<0.0001 **
Machos	12	70709.6	1039.6	<.0001 **
Hembras x Machos	60	82.2	1.2	0.157 NS
<b>Experimento 2 (Probador macho P-3394)</b>				
<b>C.V. = 16%</b>				
Líneas	6	1892.4	9.5	<.0001 **
<b>Experimento 2 (Probadores hembra Gal-S)</b>				
<b>C.V. = 39%</b>				
Hembras	3	644.7	2.6	0.055 NS
Líneas	6	42093.0	170.5	<.0001 **
Hembras x Líneas	16	498.0	2.0	0.018 *
<b>Experimento 3 (Tcb1)</b>				
<b>C.V. = 59%</b>				
Hembras	19	14477.5	12.3	<.0001 **
Machos	3	1621.2	1.4	0.251 NS
Hembras x Machos	56	1697.3	1.4	0.03 *
** = Altamente Significativo				
* = Significativo				
NS = No Significativo				

Cuadro 4. Medias de llenado de grano (%) para las cruzas simples hembras con genotipo *Gal-S/Gal-S*, probadas con líneas, razas y un híbrido (machos) con diferentes alelos conocidos (Experimento 1).

Machos	Alelo de los machos	Hembras						MEDIAS
		NC348 x Hy:1001	NC348 x W22-P4830	NC348 x W22-P5270	NC354 x Hy:1001	NC354x W22-P4830	NC354x W22-P5270	
P3394	<i>gal</i>	6	0	0	0	0	0	1.0
W22	<i>gal</i>	4	0	4	0	0	0	1.3
JAL-304	<i>Gal-S</i>	100	100	100	100	100	100	100a
NAY-39	<i>Gal-S</i>	100	100	100	100	100	100	100a
SIN-25	<i>Gal-S</i>	100	100	100	100	100	100	100a
Hy:1001	<i>Gal-S</i>	100	100	100	100	90	100	98.3a
W22-P4830	<i>Gal-S</i>	100	83	100	100	84	100	94.5
W22-P5270	<i>Gal-S</i>	92	92	100	100	68	100	92
W22-P4031	<i>Tcbl-m</i>	8	0	0	1	0	0	1.5
W22-P5236	<i>Tcbl-S</i>	0	0	0	0	0	0	0.0
W22-TIC V1.7	<i>Tcbl-S</i>	0	0	0	2	0	0	0.3
W22-TIC V2.3-1	<i>Tcbl-S</i>	0.4	0	1.8	1.2	0	0.4	0.6
W22-TIC V2.3-2	<i>Tcbl-S</i>	3	0.2	0	2	0	0.2	0.9
MEDIAS		47.18a	44.20	46.60a	46.63a	41.69	46.20a	45.41

Medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes (DMS, 0.05)

Cuadro 5. Medias de llenado de grano (%) para las cruzas simples hembra con genotipo *Gal-S/Gal-S* probadas con varias fuentes de alelos como macho (Experimento 1).

Hembra	Alelos				Media
	<i>gal</i>	<i>Gal-S</i>	<i>Tcbl-m</i>	<i>Tcbl-S</i>	
NC348 x Hy:1001	5	99	8	1	47.18
NC348 x W22-P4830	0	96	0	0	44.20
NC348 x W22-P5270	2	100	0	0	47.60
NC354 x Hy:1001	0	100	1	1	47.63
NC354 x W22-P4830	0	90	0	0	41.69
NC354 x W22-P5270	0	100	0	0	46.20
MEDIA	1	97	2	0	

## Experimento 2

Las líneas adaptadas polinizadas con el probador macho recesivo P-3394 mostraron diferencias altamente significativas ( $P < 0.01$ ) (Cuadro 3), y el coeficiente de variación para este experimento fue de 16%. El porcentaje de llenado de grano de las líneas hembra adaptadas al usar el macho P-3394 fue menor en LUG-358 (48%) y LUG-17L (76%) (Cuadro 6), mientras que en el resto de líneas los porcentajes fueron cercanos al 100%.

Cuando las líneas adaptadas se usaron como machos, no se detectaron diferencias estadísticas significativas ( $P > 0.05$ ) entre los probadores hembras (*Gal-S/Gal-S*), pero si hubo diferencias altamente significativas entre líneas ( $P < 0.01$ ) y significativas para la interacción hembras x línea ( $P < 0.05$ ). El coeficiente de variación para este análisis fue de 39%. Las líneas y cruza simple hembra (*Gal-S/Gal-S*) tuvieron en promedio llenados de mazorca semejantes al ser polinizadas con diferentes líneas adaptadas macho; es decir tienen una capacidad similar de discriminación (Cuadro 6). De acuerdo a los promedios del porcentaje de llenado de grano (Cuadro 6), la interacción significativa podría atribuirse mayormente a la línea LUG-357 y probablemente en menor cuantía a LUG-282. Con base en los resultados del Cuadro 5, la constitución alélica de las líneas es de la siguiente manera: LUG-14, LUG-358, LUG-379 y LUG-17L son recesivas *gal/gal*, LUG-03 y LUG-282 son homocigotas *Gal-m/Gal-m*. Por su parte LUG-357, debido a las diferencias en llenado de grano parece tener plantas con el alelo *gal* y plantas con *Gal-m* sin descartar la posible presencia de genes que modifican la acción de *Gal-S*.

## Experimento 3

El análisis de varianza (Cuadro 3) detectó diferencias altamente significativas ( $P < 0.01$ ) entre hembras *Tcb1-S/tcb1*, no se detectaron diferencias significativas entre machos (*gal/gal*, *tcb1/tcb1*) y se detectaron diferencias significativas para la interacción hembras por machos ( $P < 0.05$ ), lo que indica que las veinte cruza simple (*Tcb1-S/tcb1*), tuvieron llenados de grano en la mazorca de diferente magnitud al recibir polen de los probadores macho recesivos (*gal/gal*, *tcb1/tcb1*). El coeficiente de variación para este experimento fue de 59%.

No hubo una tendencia definida en cuanto al comportamiento de las cruza simple con los machos, sin embargo, se puede decir que las cruza simple que involucran a las líneas LUG-03 y LUG-17L presentaron los menores porcentajes de llenado de grano (Cuadro 7).

Cuadro 6. Medias de llenado de grano (%) para líneas y cruzas simples hembra con genotipo *Gal-S/Gal-S* y P-3394 como macho con genotipo recesivo *gal/gal* para probar las líneas adaptadas de la Universidad de Guadalajara (Experimento 2).

Hembra / Macho	Macho P-3394	Hembras			
		NC348	NC354	NC354 x W22-P4830	NC354 x W22-P5270
LUG-03	100a	100	100	100	100
LUG-14	100a	1	0	0	0
LUG-282	98a	86	100	88	100
LUG-357	88a	60	68	40	99
LUG-358	48	2	0	0	0
LUG-379	100a			0	0
LUG-17L	76	2	0	0	0

Medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes (DMS, 0.05)

Se considera que ninguna de las cruzas simples evaluadas sería apropiada como probador del *locus tcb1*, dado que no mostraron consistencia en discriminar los materiales machos. Se podría esperar que, debido a la existencia de inhibidores de la acción de *Tcb1-S* se presentaran situaciones de llenado parcial de grano, sin embargo, hubo casos como el de LUG-358 x W22-TIC V 1.7, en que el llenado de grano fue de 100% con todos los machos; situación similar ocurrió con las cruzas que involucraron a la línea LUG-379.

#### 4.2 Híbridos comerciales de maíz

Los resultados del análisis de varianza de llenado de grano para cada probador, se presentan en el Cuadro 8, incluyendo las siete razas de maíz con constitución alélica conocida. Los análisis de varianza indicaron diferencias altamente significativas ( $P < 0.01$ ) entre materiales genéticos, para los tres probadores. El coeficiente de variación y los valores de Dunnett al 5% fueron marcadamente inferiores cuando se usó el probador macho *gal/gal* que cuando se usaron los probadores hembra *Gal-S/Gal-S*.

Cuadro 7. Medias de llenado de grano (%) para las cruzas simples con alelo *Tcbl-S* a probar con híbridos comerciales como macho con genotipo recesivo *gal/gal* (Experimento 3).

Hembra	Machos			
	DK-2010	Z30	P3028W	P30G54
LUG-357 x W22-TIC V1.7	78	0	100	76
LUG-357 x W22-TICV 2.3-1	62	36	28	60
LUG-357 x W22-TICV 2.3-2	61	40	80	58
LUG-358 x W22-TIC V 1.7	100	100	100	100
LUG-358 x W22-TIC V 2.3-1	100	64	80	90
LUG-358 x W22-TIC V 2.3-2	100	71		84
LUG-03 x W22-TIC V1.7	32	14	14	10
LUG-03 x W22-TIC V2.3-1	28	44	12	2
LUG-03 x W22-TIC V2.3-2	26	24	0	4
LUG-14 x W22-TIC V1.7	63	81	42	68
LUG-14 x W22-TIC V2.3-1	8	42	45	11
LUG-14 x W22-TIC V2.3-2	60	58	32	56
LUG-282 x W22-TIC V1.7	48	71	100	52
LUG-282 x W22-TIC V2.3-1	76	40	78	30
LUG-282 x W22-TIC V2.3-2	77	44	80	82
LUG-379 x W22-TIC V1.7	100	98	82	100
LUG-379 x W22-TIC V2.3-1	100	70	100	100
LUG-379 x W22-TIC V2.3-2	56	100	100	100
LUG-17L x W22-TIC V1.7	1	18	20	39
LUG-17L x W22-TIC V2.3-2	28	24	40	5

Cuadro 8. Análisis de varianza y valores de Dunnett (5%) para llenado de grano (%) de los híbridos comerciales con los probadores macho P-3394 y hembra NC-354 x W22-P4830 y NC-354 x W22-P5270.

F.V.	G.L.	P-3394	P4830	P5270
		( <i>gal/gal</i> )	( <i>Gal-S/Gal-S</i> )	( <i>Gal-S/Gal-S</i> )
Híbridos	90	1673.2 **	9534.6 **	8232.3 **
Error	378	84.3	448.5	642.8
C.V.(%)		9.6	32.8	40.4
Dunnett (5%)		19.1	44.0	52.9

\*\* Altamente significativos ( $P < 0.01$ )



En el Cuadro 9 se presentan los promedios de llenado de grano de los híbridos comerciales con los tres probadores y su constitución alélica propuesta. Los análisis con el probador macho P-3394 (*gal/gal*) indicaron que únicamente MATADOR, MILENIO y CME-560 presentaron un promedio de llenado de grano significativamente menor que el testigo P-3028W (menor de 100%). Cuando se usó al testigo JAL-304 (*Gal-S/Gal-S*) en la prueba de Dunnett como referencia, únicamente NAY-39 y SIN-25 tuvieron promedios de llenado iguales a éste. Estos resultados indican que prácticamente todos los híbridos evaluados tienen únicamente los alelos *gal* y *Gal-m*.

Los análisis con los probadores hembra *Gal-S/Gal-S* mostraron que el 37% de los híbridos tuvieron un llenado significativamente inferior al llenado con el testigo A-7573 (*Gal-m/Gal-m*), cuando se usó NC354 x W22-P4830 y 39% cuando se usó NC354 x W22-P5270; dichos híbridos muy probablemente tienen genotipo *gal/gal* o son heterocigotos con bajas frecuencias de *Gal-m*. Los híbridos restantes, cuyos valores de llenado son cercanos al 100%, tienen predominantemente genotipo *Gal-m/Gal-m* y algunos heterocigotos con frecuencias bajas de *gal*. Lo anterior se confirma con los resultados obtenidos cuando se usó como testigo a P-3028W (*gal/gal*); 36% de los híbridos con llenado significativamente igual al testigo con NC354 x W22-P4830 y 40% con NC354 x W22-P5270.

Con la finalidad de evaluar las diferencias o semejanzas entre los dos probadores hembra *Gal-S/Gal-S* respecto a su capacidad de discriminación, se llevó a cabo un análisis de correlación con los datos de llenado de grano de los 91 materiales estudiados.

El coeficiente estimado fue de 0.84, altamente significativo ( $P < 0.01$ ), lo que indica que las cruzas de prueba con los dos probadores presentaron promedios de llenado de grano muy similares, reflejando un alto grado de estabilidad en la discriminación de los materiales. Se pueden mencionar algunos casos en los que los resultados de llenado de grano no concuerdan entre probadores *Gal-S*: CICLÓN-XR, CME-561, TORNADO, RANCHERO, REMACO-37, Halcón, P-3066W, P-30G45, P-30G57 y la Cruza trilineal de la Universidad de Guadalajara (Cuadro 10).

Cuadro 9. Porcentajes de llenado de grano de los híbridos comerciales con los probadores macho (P-3394) *gal/gal* y hembra (NC-354 x W22-P4830 y NC-354 x W22-P5270) *Gal-S/Gal-S* y su constitución alélica propuesta.

Híbrido	Institución/ Empresa	P-3394	P4830	P5270	Genotipo
AS-721	Aspros	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
AS-722	Aspros	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
AS-820	Aspros	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
AS-902	Aspros	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
CICLON-XR	Ceres	100	80	40 <sup>5,6</sup>	<i>Gal-m/gal</i>
CME-560	Ceres	76 <sup>2</sup>	34 <sup>3,4</sup>	50 <sup>6</sup>	<i>Gal-m/gal</i>
CME-561	Ceres	100	26 <sup>3,4</sup>	89	<i>Gal-m/Gal-m</i>
TORNADO	Ceres	100	100	46 <sup>5,6</sup>	<i>Gal-m/gal</i>
TORNADO-XR	Ceres	100	84	66	<i>Gal-m/gal</i>
TORNADO-XR2	Ceres	100	84	78	<i>Gal-m/Gal-m</i>
XR-FUEGO	Ceres	100	100	76	<i>Gal-m/Gal-m</i>
MATADOR	ConLee	80 <sup>2</sup>	78	92	<i>Gal-m/Gal-m</i>
MILENIO	ConLee	80 <sup>2</sup>	72	72	<i>Gal-m/Gal-m</i>
RANCHERO	ConLee	84	40 <sup>3</sup>	80	<i>Gal-m/gal</i>
SCM-2801	ConLee	88	100	96	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Z21	Hartz Seed	100	20 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
Z25	Hartz Seed	100	67	63	<i>Gal-m/gal</i>
Z30	Hartz Seed	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
Z31	Hartz Seed	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Z60	Hartz Seed	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Z806	Hartz Seed	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
H-516	INIFAP-Guerrero	100	20 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
V-531	INIFAP-Guerrero	100	20 <sup>3,4</sup>	20 <sup>5,6</sup>	<i>Gal-m/gal</i>
VS-521	INIFAP-Guerrero	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
VS-529	INIFAP-Guerrero	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
VS-535	INIFAP-Guerrero	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
H-318	INIFAP-Jalisco	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
H-319	INIFAP-Jalisco	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
H-321	INIFAP-Jalisco	100	84	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
H-357	INIFAP-Jalisco	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
H-358	INIFAP-Jalisco	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
H-359	INIFAP-Jalisco	100	40 <sup>3,4</sup>	40 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>

Cuadro 9....Continuación

Híbrido	Institución/ Empresa	P-3394	P4830	P5270	Genotipo
H-360	INIFAP-Jalisco	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
HV-313	INIFAP-Jalisco	100	100	74	<i>Gal-m/Gal-m</i>
REMACO-37	INIFAP-Jalisco	100	60	0 <sup>5,6</sup>	<i>Gal-m/gal</i>
REMACO-38	INIFAP-Jalisco	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
REMACO-39	INIFAP-Jalisco	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
REMACO-40	INIFAP-Jalisco	100	60	70	<i>Gal-m/Gal-m</i>
H-40	INIFAP-V.Altos	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
H-48	INIFAP-V.Altos	100	100	80	<i>Gal-m/Gal-m</i>
H-50	INIFAP-V.Altos	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
HIT-7	INIFAP-V.Altos	100	100	96	<i>Gal-m/Gal-m</i>
A-7573	Monsanto	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Condor	Monsanto	100	84	90	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Gavilán	Monsanto	100	100	88	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Halcón	Monsanto	97	67	17 <sup>5,6</sup>	<i>Gal-m/gal</i>
Leon	Monsanto	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Leopardo	Monsanto	100	40 <sup>3,4</sup>	80	<i>Gal-m/gal</i>
Lince	Monsanto	100	100	80	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Lobo	Monsanto	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Nutria	Monsanto	100	100	64	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Pantera	Monsanto	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Potro	Monsanto	100	100	92	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Puma	Monsanto	100	100	80	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Tigre	Monsanto	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Venado	Monsanto	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
C-343	Monsanto	100	20 <sup>3,4</sup>	20 <sup>5,6</sup>	<i>Gal-m/gal</i>
DK-1060	Monsanto	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
DK-2000	Monsanto	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
DK-2002	Monsanto	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
DK-2010	Monsanto	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
DK-2020	Monsanto	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
DK-867	Monsanto	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
DK-880	Monsanto	100	0 <sup>3,4</sup>	14 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
9614	Novasem	100	20 <sup>3,4</sup>	40 <sup>5,6</sup>	<i>Gal-m/gal</i>

Cuadro 9....Continuación

Híbrido	Institución/ Empresa	P-3394	P4830	P5270	Genotipo
P-3025W	Pioneer	100	60	80	<i>Gal-m/gal</i>
P-3028W	Pioneer	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
P-3029	Pioneer	100	100	88	<i>Gal-m/Gal-m</i>
P-3066W	Pioneer	100	100	40 <sup>5,6</sup>	<i>Gal-m/gal</i>
P-3086	Pioneer	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
P-30F83	Pioneer	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
P-30F94	Pioneer	100	20 <sup>3,4</sup>	40 <sup>5,6</sup>	<i>Gal-m/gal</i>
P-30F97	Pioneer	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
P-30F98	Pioneer	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
P-30G40	Pioneer	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
P-30G45	Pioneer	100	1 <sup>3,4</sup>	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
P-30G54	Pioneer	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
P-30G57	Pioneer	100	80	36 <sup>5,6</sup>	<i>Gal-m/gal</i>
P-30G88	Pioneer	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
P-32R21	Pioneer	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
P-32R92	Pioneer	100	80	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
HOJA-DE-PLATA	Semillas RICA	100	1 <sup>3,4</sup>	20 <sup>5,6</sup>	<i>Gal-m/gal</i>
UdeG-CS-Blanca	Univ. de Guadalajara	100	100	76	<i>Gal-m/Gal-m</i>
UdeG-CT-Blanca	Univ. de Guadalajara	100	100	20 <sup>5,6</sup>	<i>Gal-m/gal</i>
<b>Testigos:</b>					
CHIS-39	Comiteco	100	100	88	<i>Gal-m/Gal-m</i>
MEX-5	Palomero Toluqueño	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
SIN-25	Dulcillo del Noroeste	0 <sup>1,2</sup>	100	100	<i>Gal-S/Gal-S</i>
NAY-39	Reventador	0 <sup>1,2</sup>	100	100	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JAL-304	Maíz Dulce	0 <sup>1,2</sup>	100	100	<i>Gal-S/Gal-S</i>
TAMS-66	Ratón	100	0 <sup>3,4</sup>	20 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
CHIH-13	Tuxpeño Norteño	100	0 <sup>3,4</sup>	20 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>

<sup>1</sup>Promedio estadísticamente igual a la cruza testigo de Jal-304 por P3394 (*gal/gal*)

<sup>2</sup>Promedio estadísticamente diferente a la cruza testigo de P-3028W por P3394 (*gal/gal*)

<sup>3</sup>Promedio estadísticamente menor a la cruza testigo de A-7573 con (P-4830) *Gal-S/Gal-S*

<sup>4</sup>Promedio estadísticamente igual a la cruza testigo de P-3028W con (P-4830) *Gal-S/Gal-S*

<sup>5</sup>Promedio estadísticamente menor a la cruza testigo de A-7573 con (P-5270) *Gal-S/Gal-S*

<sup>6</sup>Promedio estadísticamente igual a la cruza testigo de P-3028W con (P-5270) *Gal-S/Gal-S*

#### 4.2.1 Constitución alélica de los híbridos

Complementario a los análisis de varianza y a las pruebas de medias, se revisaron los datos de las mazorcas individuales y las fotografías de cada una de las cruzas de prueba para determinar la constitución alélica de cada uno de los híbridos evaluados (Cuadro 9). De los 84 híbridos, 55% fueron *Gal-m/Gal-m*, 25% homocigotos recesivos *gal/gal* y el 20% heterocigotos *Gal-m/gal*. Cabe señalar que los híbridos con genotipo *gal/gal* pertenecen al INIFAP, Hartz Seed, Monsanto y Pioneer. Por su parte, todos los híbridos de la empresa Aspros, todos los de INIFAP-Valles Altos y cerca de 70% de los de Monsanto e INIFAP-Jalisco fueron *Gal-m/Gal-m*. Es notoria la ausencia del alelo *Gal-S* en los 84 híbridos comerciales estudiados.

#### 4.2.2 Diferencias entre instituciones

En el Cuadro 10 se presentan los análisis de varianza para evaluar las diferencias entre instituciones. Los grados de libertad para tratamientos se dividieron en: (i) diferencias entre razas e híbridos comerciales, (ii) instituciones y razas, y (iii) accesiones dentro de instituciones y razas. Se detectaron diferencias altamente significativas ( $P < 0.01$ ) para todas las fuentes de variación y probadores, con excepción de accesiones dentro de instituciones y razas para el probador P-3394 (*gal/gal*).

Cuadro 10. Análisis de varianza jerárquico para el llenado de grano (%) en razas e híbridos comerciales de maíz con los probadores macho (P-3394) y hembra (NC354 x W22-P4830 y NC354 x W22-P5270).

F.V.	G.L.	P-3394 ( <i>gal/gal</i> )	P4830 ( <i>Ga-1-S/Gal-S</i> )	P5270 ( <i>Gal-S/Gal-S</i> )
Razas vs. Híbridos	1	56457.5 **	13468.9 **	5679.6 **
Instituciones y Razas	13	7029.1 **	24763.8 **	19265.9 **
Accesiones /Inst.	76	36.2	6877.9 **	6215.2 **
Error	365	84.3	448.5	642.8
C.V. (%)		9.6	32.8	40.4

\*\* Altamente significativos

En el Cuadro 11 se presentan los promedios de llenado de grano para cada institución, para cada grupo de razas y los tres probadores. Adicionalmente, se presentan el número de híbridos por institución, clasificados de acuerdo a su constitución alélica. Para el probador recesivo macho P-3394 (*gal/gal*), únicamente los híbridos comerciales de ConLee mostraron promedios significativamente inferiores a 100% de llenado de grano. Como era de esperarse las razas de maíz con el alelo *Gal-S* (testigos) mostraron incompatibilidad completa al recibir polen del probador recesivo, es decir, no hubo llenado de grano (0%). El llenado de grano para los probadores hembra (*Gal-S/Gal-S*) fue mucho más variable entre y dentro de instituciones; únicamente Aspros e INIFAP-Valles Altos mostraron valores de llenado de grano cercanos al 100% para todos sus híbridos.

Cuadro 11. Medias de llenado de grano (%) por institución y número de híbridos y razas de maíz agrupados por constitución alélica con base en probadores macho *gal/gal* (P-3394) y hembra *Gal-S/Gal-S* (NC354 x W22-P4830 y NC354 x W22-P5270).

Empresa / Institución	Llenado de grano (%)			No. de híbridos			No. Total
	(P3394)	(P4830)	(P5270)	<i>gal / gal</i>	<i>Gal-m / Gal-m / Gal-m</i>	<i>gal</i>	
Aspros	100	100	100		4		4
Ceres	97	70*	64*		3	4	7
ConLee	83*	81*	85		3	1	4
Hartz Seed	100	50*	46*	3	2	1	6
INIFAP Jalisco	100	70*	69*	3	8	1	12
INIFAP Guerrero	100	8*	4*	4		1	5
INIFAP Valles Altos	100	100	96		4		4
Monsanto	100	73*	75*	4	15	3	22
Novasem	100	20*	50*			1	1
Pioneer	100	40*	43*	7	6	3	16
Semillas RICA	100	1*	20*			1	1
U. de Guadalajara	100	100	48*		1	1	2
Razas de maíz <i>gal</i>	100	0*	20*	2			2
Razas de maíz <i>Gal-m</i>	100	100	94		2		2
Razas de maíz <i>Gal-S</i>	0*	100	100			3	3

\* Promedio significativamente menor ( $P < 0.01$ ) que el promedio de Aspros.

Los valores promedio de llenado de grano se ven reflejados en la determinación de la constitución alélica. Así, por ejemplo, todos los híbridos de Aspros e INIFAP-Valles Altos y el

mayor porcentaje de Monsanto son *Gal-m/Gal-m*; por su parte, los promedios bajos de llenado de grano en los materiales de INIFAP-Guerrero y Pioneer involucran un gran número de materiales *gal/gal* y *Gal-m/gal*.

#### 4.3 Razas de maíz de México

En el Cuadro 12 se presentan el análisis de varianza para las accesiones de las razas de maíz de México. Se detectaron diferencias altamente significativas ( $P < 0.01$ ) para las accesiones con los diferentes probadores macho P-3394 (*gal/gal*) y hembras homocigotas para *Gal-S* (NC-354 x W22-P4830 y NC-354 x W22-P5270). El menor coeficiente de variación se presentó para el análisis con el probador macho P-3394 (19%), mientras que para los probadores homocigotos para el alelo *Gal-S*, los coeficientes de variación fueron más altos: 30% con el probador hembra NC-354 x W22-P4830 y 33% con NC-354 x W22-P5270.

Cuadro 12. Análisis de varianza y valores de Dunnett (5%) para llenado de grano (%) de razas de maíz con los probadores macho P-3394 y hembra NC-354 x W22-P4830 y NC-354 x W22-P5270.

F.V.	G.L.	P-3394 ( <i>gal/gal</i> )	P4830 ( <i>Gal-S/Gal-S</i> )	P5270 ( <i>Gal-S/Gal-S</i> )
Accesiones	69	7430.2**	8455.7**	7145.6**
Error	277	225.9	479.3	567.7
C.V.(%)		19.3	29.5	32.8
Dunnett (5%)		32.89	17.64	12.59

\*\* Altamente significativos ( $P < 0.01$ )

En el Cuadro 13 se presentan los promedios de llenado de grano de las accesiones de las razas de maíz de México con los tres probadores y su constitución alélica propuesta. Los análisis con el probador macho P-3394 (*gal/gal*) indicaron que el 26% de las razas presentaron un promedio de llenado de grano significativamente menor que el testigo CHIH-147. Cuando se usó al testigo JAL-304 (*Gal-S/Gal-S*) en la prueba de Dunnett como referencia, únicamente el 19% tuvieron promedios de llenado iguales a éste. Estos resultados indican que alrededor del 80% de las razas evaluadas tienen alelos *gal* y *Gal-m*.

Cuadro 13. Porcentaje de llenado de grano de las razas con los probadores macho (P-3394) *gal/gal* y hembra (NC-354 x W22-P4830 y NC-354 x W22-P5270) *Gal-S/Gal-S* y su constitución alélica propuesta.

Colecta	Raza	P-3394	P4830	P5270	Genotipo
MOR-62	Ancho	100	40 <sup>3,4</sup>	72	<i>Gal-m/gal</i>
CHIH-166	Apachito	100	22 <sup>3,4</sup>	40 <sup>5,6</sup>	<i>Gal-m/gal</i>
VER-311	Arrocillo Amarillo	100	100	50 <sup>5</sup>	<i>Gal-m/gal</i>
CHIH-147	Azul	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
JAL-289	Bofo	0 <sup>1,2</sup>	100	100	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JRP-05015	Bofo (Coreño)	50 <sup>2</sup>	20 <sup>3,4</sup>		<i>gal/gal</i>
JRP-RPB-05009	Bofo (Coreño)	17 <sup>1,2</sup>		0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
OAX-40	Bolita	60 <sup>2</sup>	100	100	<i>Gal-S/Gal-m</i>
OAX-803	Bolita	56 <sup>2</sup>	100	100	<i>Gal-S/Gal-m</i>
MEX-7	Cacahuacintle	100	100	82	<i>Gal-m/Gal-m</i>
GTO-36	Celaya	100	20 <sup>3,4</sup>	28 <sup>5,6</sup>	<i>Gal-m/gal</i>
GTO-88	Celaya	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
CHIS-39	Comiteco	100	100	88	<i>Gal-m/Gal-m</i>
JAL-173	Complejo Serrano de Jalisco	60 <sup>2</sup>	100	80	<i>Gal-m/Gal-m</i>
GRO-17	Conejo	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
MEX-108	Cónico	100	100	62	<i>Gal-m/Gal-m</i>
TLAX-151	Cónico	80	90	71	<i>Gal-m/Gal-m</i>
POP-902	Cónico	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
GTO-23	Cónico Norteño	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
VER-404	Coscomatepec	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
CHIH-128	Cristalino de Chihuahua	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
COMP-CHALQ	Chalqueño	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
MEX-208	Chalqueño	70	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
SIN-2	Chapalote	0 <sup>1,2</sup>	100	100	<i>Gal-S/gal</i>
SIN-25	Dulcillo del Noroeste	0 <sup>1,2</sup>	100	100	<i>Gal-S/Gal-S</i>
QR00-20	Dzit Bacal	100	67	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
SIN-17	Elotero de Sinaloa	20 <sup>1,2</sup>	100	100	<i>Gal-S/gal</i>
PUE-510	Elotes Cónicos	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
JACV-05053	Elotes Occidentales	16 <sup>1,2</sup>	100	100	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JAL-633	Elotes Occidentales	0 <sup>1,2</sup>	100	100	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JRP-05089	Elotes Occidentales	0 <sup>1,2</sup>	96	100	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JRP-05095	Elotes Occidentales	15 <sup>1,2</sup>	100	96	<i>Gal-S/Gal-S</i>
CHIH-160	Gordo	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
NAY-24	Harinoso de Ocho	100	16 <sup>3,4</sup>	20 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
NAY-54	Jala	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
NAY-6	Jala (Amarillo)	100	42 <sup>3</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>Gal-m/gal</i>
SIN-7	Maíz Blando de Sonora	100	80	34 <sup>5,6</sup>	<i>Gal-m/gal</i>
JAL-304	Maíz Dulce	0 <sup>1,2</sup>	100	100	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JRP-05010	Maíz Dulce	0 <sup>1,2</sup>	100		<i>Gal-S/Gal-S</i>



Cuadro 13...Continuación

Colecta	Raza	P-3394	P4830	P5270	Genotipo
JRP-05046	Maíz Dulce	0 <sup>1,2</sup>	100	60	<i>Gal-S/Gal-S</i>
CHIS-650	Motozinteco	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
JAL-127	Mountain Yellow	100	80	92	<i>Gal-m/Gal-m</i>
MICH-328	Mushito (Michoacan)	100	100	81	<i>Gal-m/Gal-m</i>
YUC-148	Nal-Tel	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
OAX-301	Nal-Tel de altura	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
OAX-26	Negrito	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
CHIS-230	Negro de Chimaltenango	100	64	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
CHIS-81	Olotillo	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
CHIS-684	Oloton	100	67	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
SON-155	Onaveño	100	60 <sup>3</sup>	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
CHIH-135	Palomero de Chihuahua	0 <sup>1,2</sup>	100	100	<i>Gal-S/Gal-S</i>
MEX-210	Palomero Toluqueño	100	100	92	<i>Gal-m/Gal-m</i>
MEX-5	Palomero Toluqueño	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
GRO-335	Pepitilla	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
TAMS-66	Ratón	100	0 <sup>3,4</sup>	20 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
NAY-39	Reventador	0 <sup>1,2</sup>	100	100	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JAL-306	Tablilla de Ocho	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
JAL-263	Tabloncillo	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
JAL-43	Tabloncillo	100	20 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>Gal-m/gal</i>
NAY-12	Tabloncillo Perla	100	0 <sup>3,4</sup>	60	<i>Gal-m/gal</i>
CHIS-229	Tehua		100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
CHIS-26	Tepecintle	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
POP-21	Tuxpeño	100	0 <sup>3,4</sup>	22 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
POP-502	Tuxpeño	100	100	67	<i>Gal-m/Gal-m</i>
VER-39	Tuxpeño	100	20 <sup>3,4</sup>	20 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
CHIH-13	Tuxpeño Norteño	100	0 <sup>3,4</sup>	20 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
CHIS-25	Vandeno	100	48 <sup>3</sup>	100	<i>Gal-m/gal</i>
MICH-5	Zamorano Amarillo	100	0 <sup>3,4</sup>	0 <sup>5,6</sup>	<i>gal/gal</i>
CHIS-662	Zapalote Chico	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
OAX-48	Zapalote Chico	100	90	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
CHIS-224	Zapalote Grande	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>

<sup>1</sup> Promedio estadísticamente igual a la craza testigo de JAL-304 por P3394 (*gal/gal*)

<sup>2</sup> Promedio estadísticamente diferente a la craza testigo de CHIH-147 por P3394 (*gal/gal*)

<sup>3</sup> Promedio estadísticamente menor a la craza testigo de JAL-304 con (P-4830) *Gal-S/Gal-S*

<sup>4</sup> Promedio estadísticamente igual a la craza testigo de CHIH-147 con (P-4830) *Gal-S/Gal-S*

<sup>5</sup> Promedio estadísticamente menor a la craza testigo de JAL-304 con (P-5270) *Gal-S/Gal-S*

<sup>6</sup> Promedio estadísticamente igual a la craza testigo de CHIH-147 con (P-5270) *Gal-S/Gal-S*

Los análisis con los probadores hembra *Gal-S/Gal-S* mostraron que el 29% de las razas tuvieron un llenado significativamente igual al llenado con el testigo JAL-304 (*Gal-S/Gal-S*), cuando se usó NC354 x W22-P4830 y 26% cuando se usó NC354 x W22-P5270; dichas razas muy probablemente tienen genotipo *Gal-S/Gal-S*. Las razas restantes, cuyos valores de llenado son cercanos al 100%, tienen predominantemente genotipo *Gal-m/Gal-m* y *gal/gal*, además de algunos heterocigotos con frecuencias bajas de *gal*. Cuando se usó como testigo a CHIH-147 (*gal/gal*), 77% de las accesiones de las razas de maíz tuvieron llenado de grano significativamente igual a éste tanto con NC-354 x W22-P4830 como con NC-354 x W22-P5270.

#### 4.3.1 Constitución alélica de las razas

Complementario a los análisis de varianza y a las pruebas de medias, se revisaron los datos de las mazorcas individuales y las fotografías de cada una de las cruzas de prueba para determinar la constitución alélica de cada una de las accesiones evaluadas (Cuadro 13). En la Figura 4 se ilustran algunos de los resultados obtenidos con los híbridos comerciales y razas de maíz.

De las 71 accesiones representativas de las razas de maíz, 48% fueron *Gal-m/Gal-m*, 18% homocigotos recesivos *gal/gal*, 13% heterocigotos *Gal-m/gal* y en el 21% se presenta el alelo *Gal-S*. Cabe destacar que la mayor parte de las accesiones en que se presenta el alelo *Gal-S*, son tipos especiales como Maíz Dulce, Reventador, Bolita, Elotes Occidentales, Bofo y Chapalote.

#### 4.3.2 Diferencias entre grupos raciales

Las accesiones representativas de las razas de maíz de México se dividieron en grupos raciales y se llevaron a cabo los análisis de varianza con los tres probadores. Se detectaron diferencias altamente significativas entre grupos raciales y entre accesiones dentro de grupos, para los tres probadores (Cuadro 14). Como anteriormente, los coeficientes de variación fueron menores para los datos de llenado de grano con el probador macho P-3394 (19%) que con los dos probadores hembra.

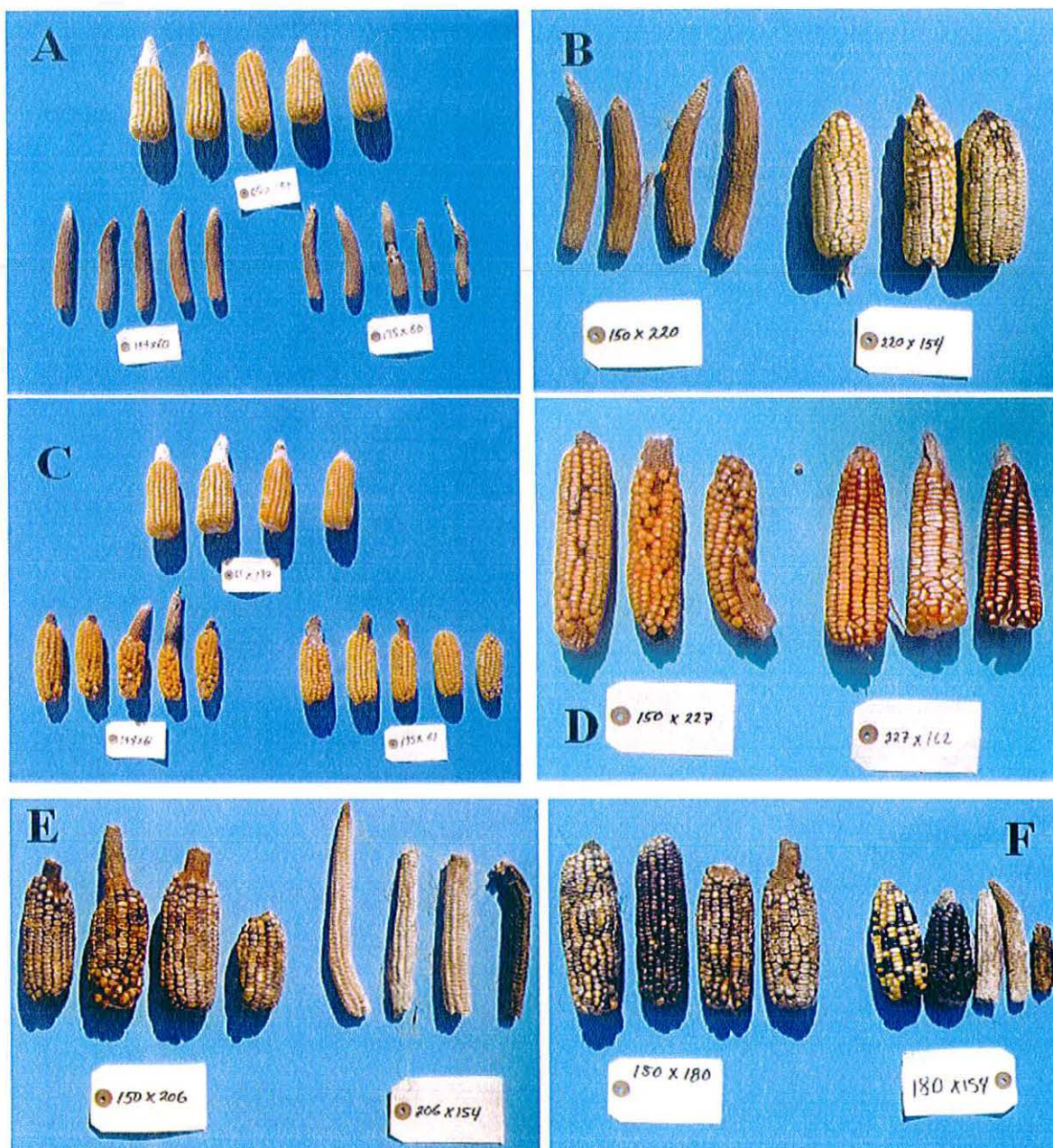


Figura 4. Ilustraciones de la constitución alélica de algunos híbridos comerciales y razas de maíz. (A) y (B) *gal/gal*, (C) y (D) *Gal-m/Gal-m*, (E) *Gal-S/Gal-S*, (F) *Gal-S/Gal-m*.

Cuadro 14. Cuadrados medios del análisis de varianza para grupos raciales de maíz.

F.V.	G.L.	P-3394 ( <i>gal/gal</i> )	P4830 ( <i>Ga-1-S/Gal-S</i> )	P5270 ( <i>Gal-S/Gal-S</i> )
Grupos raciales	7	32524.6**	24687.5**	12819.4**
Accesiones /Grupos	62	4563.1**	6730.4**	6384.4**
Error	267	225.9	479.3	567.7
C.V. (%)		19.3	29.5	32.8

\*\* Altamente significativos ( $P < 0.01$ )

Las medias para el llenado de grano para los tres probadores se presentan para cada grupo racial en el Cuadro 15. Los grupos que incluyen a las razas con grano dentado tuvieron porcentajes de llenado de 100%, mientras que el grupo que incluye las razas del noroeste de México Chapalote y Dulcillo mostraron mazorcas sin buen llenado de grano; en estas últimas se encontró una alta proporción del alelo *Gal-S*.

El llenado de grano con los probadores homocigotos para el alelo *Gal-S* fue muy variable entre grupos raciales destacando un llenado completo para el grupo Chapalote-Dulcillo, el de los Valles Altos Centrales y el de los Tropicales Precoces. En el primer grupo predomina el alelo *Gal-S*, mientras que en los últimos predomina el alelo *Gal-m*. El grupo Sierra de Chihuahua involucra mayormente razas sin alelos de incompatibilidad, a excepción de Palomero de Chihuahua.

Cuadro 15. Medias de llenado de grano (%) por grupo racial con probadores macho *gal/gal* (P-3394) y hembra *Gal-S/Gal-S* (NC354 x W22-P4830 y NC354 x W22-P5270).

Grupo racial	P-3394	P-4830	P-5270
Sierra de Chihuahua	80.0	35.3	29.2
Valles Altos Centrales	78.4	92.7a	81.8
Ocho Hileras	50.5	80.9	74.5
Dentados Tropicales	100.0a	50.8	55.9
Chapalote-Dulcillo	5.0	100.0a	100.0a
Tropicales Precoces	100.0a	84.3	88.2a
Tardíos del Sureste	100.0a	69.0	77.4
Noroeste de México	100.0a	39.0	55.6

Medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes (DMS, 0.05)

#### 4.4 Estimación de llenado de grano en teocintle

En el Cuadro 16 se presentan las medias y rangos para el llenado de grano en teocintle, obtenidos en un lote de polinización libre y en un lote aislado en Tapachula, Nay. en el invierno de 2004 (Figura 5). Los rangos son muy amplios para las razas Mesa Central (*ssp. mexicana*) y Balsas (*ssp. parviglumis*); los valores más bajos en la raza Mesa Central fueron para poblaciones cercanas al lago de Cuitzeo. El valor más alto (82%) de semillas negras correspondió a la población de teocintle colectada en San Jerónimo, Jalisco (Cuadro 18).

Cuadro 16. Estimación de llenado de grano en teocintle. Tapachula, Nayarit. 2004.

Raza	N	Índice lote aislado		Índice P.L.	% Grano negro	
		Media	Rango		Media	Rango
Chalco	17	21.3	14.8 - 32.0	63.8	14.1	3.5 - 29.2
Mesa Central	24	30.3	19.5 - 66.2	69.4	24.1	5.5 - 82.5
Durango	3	56.7	56.3 - 59.2	71.4	58.7	52.2 - 66.1
Nabogame	2	40.1	38.0 - 42.1	57.7	43.2	40.1 - 45.5
Balsas	25	41.9	19.6 - 62.5	73.0	41.1	7.5 - 83.6
<i>Zea diploperennis</i>	2	19.7			6.6	

En la raza Balsas se encontró un rango similar al de Mesa Central, pero la media fue superior; en esta raza se espera buen llenado de semilla en la mayoría de las poblaciones porque no se ha reportado incompatibilidad alguna (Kermicle, 1997). Las medias con mayor porcentaje de llenado de grano correspondieron a las poblaciones de Durango y Nabogame.

La relación entre el índice de peso/volumen y el llenado de grano se determinó por medio de regresión lineal simple del porcentaje de semillas negras en el índice de peso/volumen del lote aislado. La línea de regresión se calculó con base en los datos de las 72 poblaciones cosechadas.

La ecuación de regresión obtenida fue:

$$\% \text{ llenado de grano} = -18.915 + 1.4369 * \text{índice peso/volumen}$$



Figura 5. Lote de desespigamiento para estimación de llenado de grano en teocintle.

El coeficiente de regresión fue altamente significativo (b diferente de 0,  $P \leq 0.01$ ). El coeficiente de determinación fue  $R^2 = 0.92$ ; es decir, hay un alto grado de asociación lineal entre llenado de grano (medido por el porcentaje de semillas negras) y el índice peso/volumen medido en la semilla cosechada en el lote aislado. Los datos originales y la línea de regresión se presentan en la Figura 6.

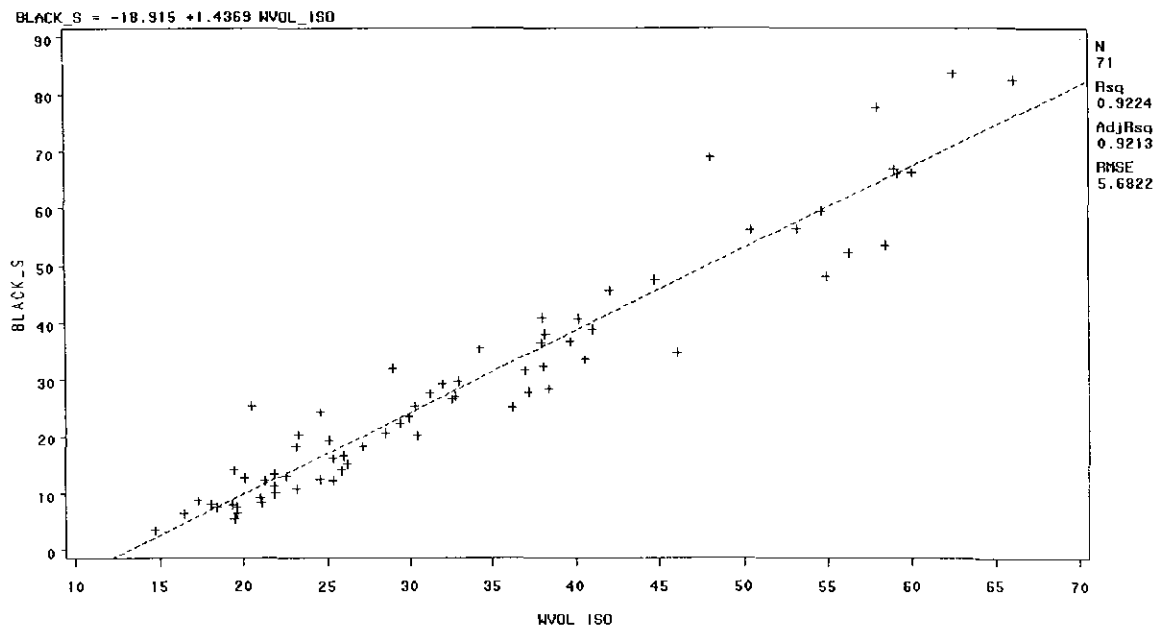


Figura 6. Regresión lineal del porcentaje de semillas negras y el índice peso/volumen de grano.

#### 4.4.1 Caracterización con base en probadores *Gal-S*

Los resultados del análisis de varianza para las accesiones de teocintle con los dos probadores homocigotos *Gal-S* se presentan en el Cuadro 17. Se detectaron diferencias altamente significativas ( $P < 0.01$ ) entre las accesiones con los dos probadores hembra NC-354 x W22-P4830 y NC-354 x W22-P5270. En estos análisis se consideraron 88 poblaciones de teocintle; los coeficientes de variación fueron superiores al 100% reflejando la gran diversidad genética entre y dentro de razas y poblaciones de teocintle para las reacciones de incompatibilidad.

Cuadro 17. Análisis de varianza y valores de Dunnett (5%) para llenado de grano (%) de teocintle con los probadores hembra NC-354 x W22-P4830 y NC-354 x W22-P5270.

F.V.	G.L.	P4830 ( <i>Gal-S/Gal-S</i> )	P5270 ( <i>Gal-S/Gal-S</i> )
Teocintle	87	2286.1**	4154.5**
Error	590	502.4	857.1
C.V.(%)		121.9	119.4
Dunnett (5%)		3.2	3.1

\*\* Altamente significativos (P < 0.01)

En el Cuadro 18 se presentan las medias de llenado de grano con los tres probadores. Los análisis con los probadores hembra *Gal-S/Gal-S* mostraron que el 5% de las muestras evaluadas tuvieron un llenado significativamente igual al llenado con el testigo JAL-304 (*Gal-S/Gal-S*), cuando se usó NC354 x W22-P4830 y 22% cuando se usó NC354 x W22-P5270; la mayor parte de esas accesiones tuvieron porcentajes bajos de llenado de grano cuando se usaron como hembras con P-3394, dichas poblaciones muy probablemente tienen genotipo *Gal-S/Gal-S* (20%) o *Gal-S/gal* (13%). Las poblaciones restantes, tienen predominantemente genotipo *gal/gal* (30%), *Gal-m/-* (11%). Para varias muestras que fueron cruzadas con los probadores homocigotos *Gal-S*, no se obtuvo información del lote aislado (como hembras con P-3394), debido a falta de sincronía en floración; estas muestras fueron clasificadas de manera preliminar. La constitución genotípica de esas muestras se indicó como *Gal* en los casos en que puede estar presente el alelo *Gal-m* o el alelo *Gal-S*.

#### 4.4.2 Diferencias entre regiones

Las accesiones representativas de teocintle de México se dividieron en regiones y se llevaron a cabo los análisis de varianza con dos probadores hembra. Se detectaron diferencias altamente significativas entre regiones y entre accesiones dentro de regiones para los dos probadores (Cuadro 19). Los coeficientes de variación fueron altos para los datos de llenado de grano con los dos probadores hembra P4830 (125.1) y P5270 (120.9).



Cuadro 18. Porcentaje de llenado de grano de teocintle con los probadores macho (P-3394) *gal/gal* y hembra (NC-354 x W22-P4830 y NC-354 x W22-P5270) *Gal-S/Gal-S* y su constitución alélica propuesta

Accesión	Raza	Municipio	P-4830	P-5270	P-3394	Genotipo
JSG-414	Nobogame	Guadalupe y Calvo	0	0	41	<i>gal/gal</i>
JSG-415	Nobogame	Guadalupe y Calvo	0	0	46	<i>gal/gal</i>
JSG-421	Balsas	Guachinango	2	3	78	<i>gal/gal</i>
JSG-426	Mesa Central	Churintzio	15	11	32	<i>Gal-m/Gal-m</i>
JSG-427	Mesa central	Ixtlán	27	13	22	<i>Gal-S/gal</i>
JSG-431	Chalco	Puebla	0	10	4	<i>Gal-S/gal</i>
JSG-432	Chalco	San Juan Atenco	29	39	20	<i>Gal-m/gal</i>
JSG-433	Chalco	Aljojuca	36	30	17	<i>Gal-S/gal</i>
JSG-434	Chalco	San Salvador el Seco	21	49 <sup>3</sup>	13	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JSG-435	Chalco	San Nicolas B. Aires	25	53 <sup>3</sup>	8	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JSG-436	Chalco	Tlachichuca	30	42	14	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JSG-437	Chalco	San N de los Ranchos	29	7	11	<i>Gal-S/gal</i>
JSG-465	Mesa Central	Ayotlán	0	0	82	<i>Gal/gal</i>
JSG-467	Balsas	Ameca	0	25	19	<i>Gal-m/gal</i>
JSG-ERV-407	Mesa Central	La Barca	30	17	25	<i>Gal-S/gal</i>
JSG-ERV-409	Mesa Central	Poncitlán	20	53 <sup>3</sup>	22	<i>Gal-S/gal</i>
JSG-JRP-ERG-542	Balsas	Amatlán de Cañas	0	0		<i>Gal/gal</i>
JSG-JRP-ERG-543	Balsas	Amatlán de Cañas	0	0	25	<i>Gal/gal</i>
JSG-JRP-ERG-544	Balsas	Guachinango	0	1		<i>Gal/gal</i>
JSG-JRP-ERG-545	Balsas	Guachinango	0	1	13	<i>Gal/gal</i>
JSG-LCL-559	Chalco	Erongarícuaro	10	18		<i>Gal/gal</i>
JSG-LCL-562	Mesa Central	Zináparo	3	86 <sup>3,4</sup>		<i>Gal/gal</i>
JSG-LCL-564	Mesa Central	Chucándiro	46	46 <sup>3</sup>		<i>Gal/Gal</i>
JSG-LCL-565	Mesa Central	Chucándiro	13	57 <sup>3</sup>		<i>Gal/Gal</i>
JSG-LCL-566	Mesa Central	Churintzio	2	60 <sup>3</sup>		<i>Gal/gal</i>
JSG-LOS-40	Balsas	Mascota	2	0	48	<i>Gal/gal</i>
JSG-LOS-75	Mesa Central	Cojumatlán de Régules	0	0		<i>Gal/gal</i>
JSG-MAS-ERV-411	Mesa Central	La Barca	9	40	12	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JSG-MAS-ERV-412	Mesa Central	Poncitlán	0	0	66	<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-428	Mesa Central	Durango	1	9	58	<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-429	Mesa Central	Durango	1	18	66	<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-430	Mesa Central	Durango	0	8	52	<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-438	Mesa Central	Churintzio	14	28	21	<i>Gal-S/gal</i>
JSG-RMM-439	Mesa Central	Churintzio	4	24	39	<i>Gal-m/Gal-m</i>
JSG-RMM-440	Mesa Central	Penjamillo	9	31	20	<i>Gal-S/gal</i>

Cuadro 18....Continuación

<b>Accesión</b>	<b>Raza</b>	<b>Municipio</b>	<b>P-4830</b>	<b>P-5270</b>	<b>P-3394</b>	<b>Genotipo</b>
JSG-RMM-441	Mesa Central	Puruándiro	41	52 <sup>3</sup>	8	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JSG-RMM-442	Mesa Central	Zinápapo	2	33	32	<i>Gal-m/gal</i>
JSG-RMM-443	Mesa Central	Puruándiro	25	60 <sup>3,4</sup>	23	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JSG-RMM-444	Mesa Central	Puruándiro	40	18	6	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JSG-RMM-445	Mesa Central	Moroleón	0	19		<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-446	Mesa Central	Moroleón	3	3	15	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JSG-RMM-447	Mesa Central	Uriangato	11	31	16	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JSG-RMM-448	Mesa Central	Cuitzeo	1	17	21	<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-449	Mesa Central	Huandacareo	21	12	16	<i>Gal-S/gal</i>
JSG-RMM-450	Mesa Central	Copándaro	14	9	5	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JSG-RMM-451	Mesa Central	Chucándiro	1	16		<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-452	Mesa Central	Churintzio	18	16	27	<i>Gal-m/gal</i>
JSG-RMM-453	Balsas	Juárez	38	34	32	<i>Gal-m/Gal-m</i>
JSG-RMM-454	Balsas	Tuzantla	8	8		<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-455	Balsas	Tiquicheo	2	2	34	<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-456	Balsas	Tiquicheo	30	30 <sup>3</sup>	27	<i>Gal-m/Gal-m</i>
JSG-RMM-458	Balsas	Huetamo	0	0		<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-461	Balsas	Carácuaro	1	1	54	<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-462	Balsas	Madero	17	22		<i>Gal/Gal</i>
JSG-RMM-463	Mesa Central	Salvador Escalante	37	48 <sup>3</sup>	10	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JSG-RMM-LCL-468	Chalco	Toluca	18	15	29	<i>Gal-m/Gal-m</i>
JSG-RMM-LCL-469	Chalco	Almoloya de Juárez	17	54 <sup>3,4</sup>	25	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JSG-RMM-LCL-470	Chalco	Toluca	13	21	8	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JSG-RMM-LCL-471	Chalco	Chapultepec	22	42	12	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JSG-RMM-LCL-473	Balsas	Malinalco	10	42		<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-LCL-474	Balsas	Tepoztlán	38	28		<i>Gal/Gal</i>
JSG-RMM-LCL-476	Chalco	Amecameca	12	23	10	<i>Gal-S/gal</i>
JSG-RMM-LCL-477	Chalco	Amecameca	0	1	9	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JSG-RMM-LCL-479	Chalco	Amecameca	23	23	14	<i>Gal-S/gal</i>
JSG-RMM-LCL-480	Chalco	Cocotitlán	23	28	13	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JSG-RMM-LCL-481	Chalco	Tenango del Aire	2	0	24	<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-LCL-482	Chalco	Temamatla	0	4	8	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JSG-RMM-LCL-495	Balsas	Ixcateopan	42	62 <sup>3,4</sup>		<i>Gal/Gal</i>
JSG-RMM-LCL-497	Balsas	Ixcateopan	44 <sup>2</sup>	69 <sup>3,4</sup>		<i>Gal/Gal</i>
JSG-RMM-LCL-498	Balsas	Ixcateopan	20			<i>Gal/Gal</i>
JSG-RMM-LCL-499	Balsas	Teloloapan	8	3		<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-LCL-500	Balsas	Pedro A Alquisiras	26	30		<i>Gal/Gal</i>

Cuadro 18....Continuación

Accesión	Raza	Municipio	P-4830	P-5270	P-3394	Genotipo
JSG-RMM-LCL-502	Balsas	Pedro A Alquisiras	37	45		<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-LCL-510	Balsas	Teloloapan	43 <sup>2</sup>	53 <sup>3</sup>		<i>Gal/Gal</i>
JSG-RMM-LCL-517	Balsas	Carácuaro	0	0		<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-LCL-525	Balsas	Tejupilco	40 <sup>1</sup>	40 <sup>3</sup>		<i>Gal/Gal</i>
JSG-RMM-LCL-533	Balsas	Zacazonapan	40 <sup>1</sup>	40 <sup>3</sup>		<i>Gal/Gal</i>
JSG-RMM-LCL-534	Balsas	Otzoloapan	14	32		<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-LCL-536	Mesa Central	Hidalgo	72 <sup>1,2</sup>	20	13	<i>Gal-S/Gal-S</i>
JSG-RMM-LCL-538	Balsas	Tzitzio	18	22		<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-LCL-539	Balsas	Tzitzio	17	55 <sup>3,4</sup>		<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-LCL-551	<i>Z. diploperennis</i>	Cuautitlán	0	0		<i>Gal/gal</i>
JSG-RMM-LCL-552	<i>Z. diploperennis</i>	Cuautitlán	0	33		<i>Gal/gal</i>
JSG-SHP-464	Balsas	Guachinango	0	4	84	<i>Gal/gal</i>
RMM-11	Balsas	Tolimán	76 <sup>1,2</sup>	0		<i>Gal/Gal</i>
RMM-6	Balsas	Ejutla		0	67	<i>Gal/gal</i>
RMM-7	Balsas	Tolimán		40 <sup>3</sup>	37	<i>Gal-m/Gal-m</i>
RMM-9	Balsas	Juchitlán	30			<i>Gal/Gal</i>

<sup>1</sup> Promedio estadísticamente igual a la cruce testigo de JAL-304 por P3394 (*gal/gal*)

<sup>2</sup> Promedio estadísticamente diferente a la cruce testigo de CHIH-147 por P3394 (*gal/gal*)

<sup>3</sup> Promedio estadísticamente igual a la cruce testigo de JAL-304 con (P-4830) *Gal-S/Gal-S*

<sup>4</sup> Promedio estadísticamente diferente a la cruce testigo de CHIH-147 con (P-4830) *Gal-S/Gal-S*

Las medias para el llenado de grano para los dos probadores se presentan para cada región en el Cuadro 20. Las regiones de Guachinango-Amatlán de Cañas (Balsas) y Durango (Mesa Central) presentaron los porcentajes más bajos de llenado de grano con respecto al probador femenino P-4830 con 0.5 y 0.7 respectivamente, en estas regiones predominan los genotipos *gal/gal*; para este mismo probador femenino, la región de Sur de Jalisco, Autlán-Colima (Balsas) fue la que presentó el porcentaje más alto de llenado de grano con 55.6%

El llenado de grano con el probador P-5270 fue de igual forma muy variable entre regiones destacando el porcentaje de llenado más alto en las regiones de Teloloapan-Ixcateopan (Balsas) con 54.2%, la región de Puruándiro (Mesa Central) con 43% y Malinalco (Balsas) con 41% de llenado; en estas regiones sería posible encontrar poblaciones con alelos de incompatibilidad *Gal-S*.

Cuadro 19. Cuadrados medios del análisis de varianza para regiones de teocintle.

F.V.	G.L.	P4830 ( <i>Ga-1-S/Gal-S</i> )	P5270 ( <i>Gal-S/Gal-S</i> )
Regiones	16	5045.9**	6478.6**
Accesiones /Regiones	69	966.7**	2796.5**
Error	582	507.6	863.3
C.V. (%)		125.1	120.9

\*\* Altamente significativos (P &lt; 0.01)

Cuadro 20. Medias de llenado de grano (%) por regiones con probadores hembra *Gal-S/Gal-S* (NC354 x W22-P4830 y NC354 x W22-P5270).

Región	Raza	P-4830	P-5270
Sur de Jalisco (Autlán-Colima)	Balsas	55.6	13.3
Teloloapan-Ixcateopan	Balsas	37.6	54.2
Guachinango-Amatlán de Cañas	Balsas	0.5	5.0
Tejupilco-Palmar Chico	Balsas	20.6	35.0
Huetamo-Carácuaro-Tzitzio	Balsas	15.6	22.1
Valle de Toluca	Chalco	17.8	33.1
Chalco-Amecameca	Chalco	13.6	17.4
Puebla	Chalco	25.8	33.0
Durango	Mesa Central	0.7	11.5
Cuitzeo	Mesa Central	10.8	17.9
Churintzio-La Barca	Mesa Central	10.7	25.4
Puruándiro	Mesa Central	34.7	43.1
Nabogame	Nobogame	0.0	0.0
Sierra de Manantlán	<i>Zea diploperennis</i>	0.0	14.4
Malinalco	Balsas	10.0	41.5
Amatlán-Tepoztlán	Balsas	37.7	27.8
Opopeo-Ciudad Hidalgo-L. Cárdenas	Mesa Central	40.5	28.6

#### 4.5 Distribución geográfica en México de los alelos del *locus gal*

La distribución geográfica de los alelos del *locus gal* (Figura 5) no es aleatoria y se pudieron observar patrones definidos en México para el maíz y el teocintle. En maíz el alelo *Gal-m* está presente prácticamente en todo el país en un gran número de accesiones, mientras que el alelo recesivo *gal* está distribuido en toda la República Mexicana pero predomina en el norte y centro de México. El alelo *Gal-S* tiene una distribución muy limitada destacando el occidente y noroeste de México y Valles Centrales de Oaxaca.

La distribución geográfica de los alelos del *locus gal* en teocintle es un poco diferente que la del maíz (Figura 5). La distribución para el alelo *Gal-m* es más limitada encontrándose en muy pocas accesiones sólo en el Edo. de México, en Michoacán y en Jalisco. El alelo recesivo *gal* esta presente en bajas proporciones en el Occidente de México en los estados de Jalisco y Michoacán y parece estar fijo en las poblaciones de teocintle de los estados de Durango y Chihuahua. Por su parte el alelo *Gal-S* esta distribuido casi exclusivamente en las razas Chalco y Mesa Central en la región centro del país (Edo. de México, Puebla, Michoacán, Guanajuato y Jalisco).

Debido a que en varias poblaciones no se tuvo información de llenado de grano con los tres probadores, en varias muestras de teocintle no fue posible diferenciar los alelos *Gal-m* y *Gal-S* y se clasificaron preliminarmente como *Gal/Gal* o *Gal/gal*; en varias poblaciones distribuidas en los estados de México, Guerrero, Michoacán y Jalisco es posible que se encuentren alelos de incompatibilidad *Gal-S* (Kermicle et al., 2006).

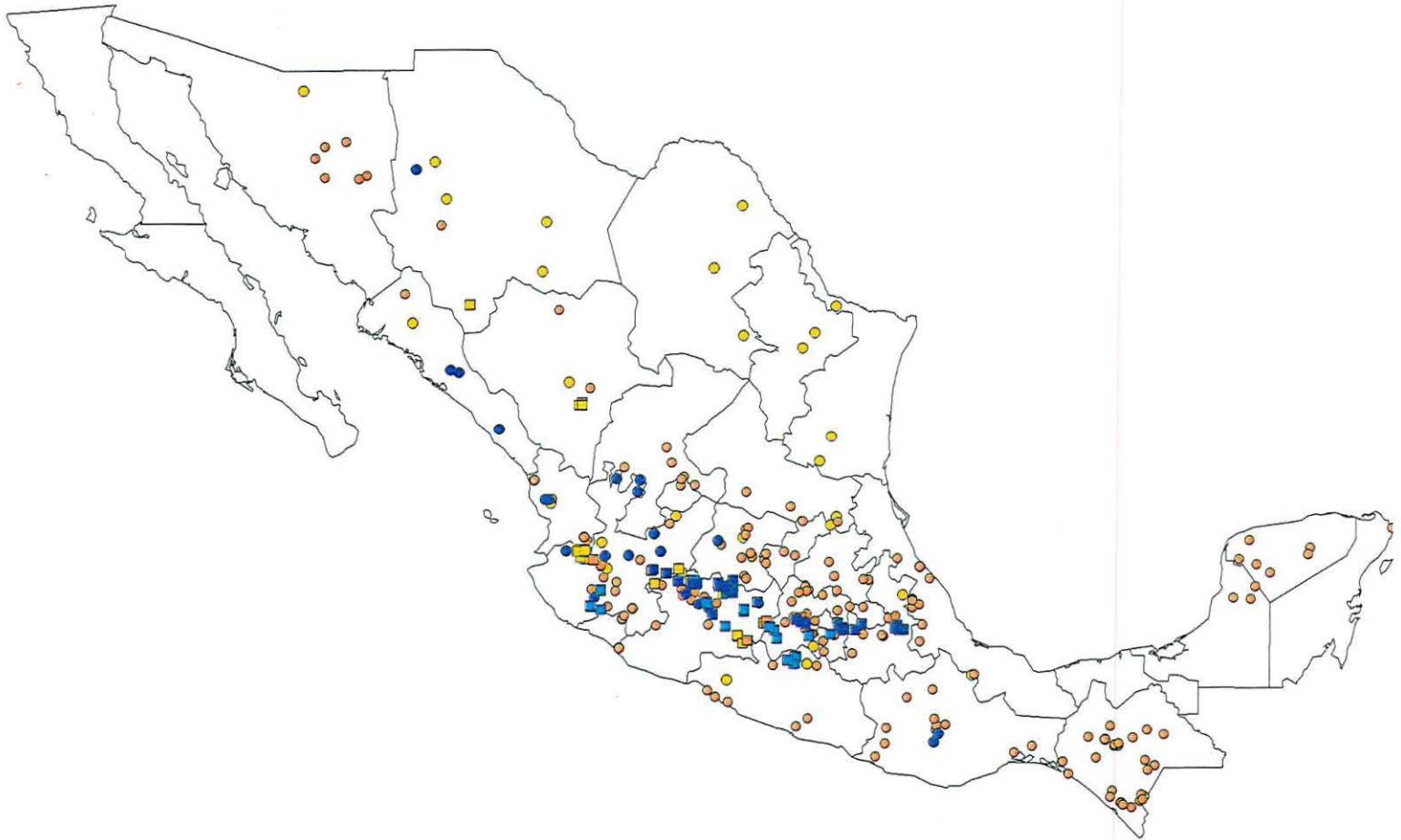


Figura 7. Distribución geográfica de los alelos del *locus gal*. Teocintle: ■ *gal*, ■ *Gal-m*, ■ *Gal-S*, ■ *Gal/-*; Maíz: ● *gal*, ● *Gal-m*, ● *Gal-S*.

## V DISCUSIÓN

### 5.1 Probadores

La elección de probadores apropiados ha sido un tema muy complejo en el mejoramiento genético de cultivos durante varias décadas debido en gran medida a la herencia de los caracteres en estudio y a interacciones entre genotipos y ambientes (Hallauer y Miranda, 1988). En referencia a los sistemas de incompatibilidad, se busca que los probadores involucrados clasifiquen y discriminen correctamente el comportamiento de cualquier tipo de material incluyendo líneas homogéneas, híbridos, poblaciones heterogéneas y especies silvestres; todo esto, aún desconociendo el origen y pedigrí del material bajo estudio.

En el presente trabajo, los resultados encontrados con los diferentes probadores para el *Factor gametofítico-1 (gal)*, son por lo general consistentes, mostrando un alto grado de estabilidad en discriminar los diferentes materiales estudiados. Si se toma en cuenta el comportamiento como hembras de las líneas y cruza simples homocigotas para *Gal-S*, se puede deducir que la combinación de NC354 con W22-P4830 y W22-P5270 da lugar a los probadores más deseables (Experimento 1). Estos probadores presentan estigmas con una barrera muy efectiva para polen del tipo *gal*, *Tcb1-m* y el tipo *Tcb1-S Stb*. Estos resultados fueron aplicados en un grupo de siete líneas adaptadas, en las que no se tenía conocimiento de su constitución alélica (Experimento 2). La clasificación de las líneas fue llevada a cabo con base en el uso simultáneo de un probador recesivo (*gal*) y los dos probadores referidos previamente, homocigotos para *Gal-S*. En ocasiones, la mezcla de líneas hermanas y la formación de cruza simples, triples o dobles de constitución alélica variable pueden dificultar la clasificación de los materiales en estudio; en este trabajo, la línea LUG-357 es el resultado de mezclar varias líneas hermanas de apariencia fenotípica casi idéntica. De acuerdo a los resultados encontrados, algunas plantas son homocigotas *gal/gal* y otras *Gal-m/Gal-m*, como resultado de más de cinco ciclos de autofecundación y mantenimiento por pedigrí.

Los resultados obtenidos respecto al *locus Teosinte crossing barrier-1 (tcb1)* no permitieron detectar ningún probador con las características establecidas anteriormente (Experimento 3). El Complejo de Incompatibilidad del Teocintle (TIC) funciona como una barrera eficiente siempre y cuando se encuentren al mismo tiempo el alelo *Tcb1-S* y al menos un gene modificador ligado a los *loci gal* y *tcb1* (Evans y Kermicle, 2001). Al parecer las versiones

de W22 usadas en este estudio (W22-TIC V1.7 y W22-TIC V2.3) tienen una acción débil como barrera ya que durante los procesos de avance por autofecundación en Wisconsin, perdieron la estabilidad proporcionada por los genes modificadores (*locus* estabilizador, *Stb*) (Kermicle, 2006, comunicación personal). Es necesario continuar los trabajos utilizando las líneas apropiadas para este sistema de incompatibilidad que permitan discriminar correctamente los materiales de interés; en particular las líneas usadas por Kermicle (2006) en sus estudios. Así mismo, se esperaría clasificar correctamente los materiales deseados y avanzar en identificar la existencia de inhibidores o promotores para este sistema. Con base en lo anterior, es claro que la obtención de materiales comerciales o experimentales para usarse en pruebas de incompatibilidad requiere de varios años de estudio; sería de gran valor el avance en la identificación de marcadores moleculares ligados a los factores de interés, con la capacidad de identificar los diferentes alelos y regiones del genoma involucrados en la incompatibilidad.

La determinación de la constitución alélica de la mayor parte de los 243 materiales estudiados fue posible debido a la identificación de probadores apropiados, tanto para el alelo *gal* como para *Gal-S*. Los resultados encontrados con los diferentes probadores son por lo general consistentes, mostrando un alto grado de estabilidad en discriminar los diferentes materiales estudiados. Sin embargo, a pesar de una alta correlación entre los resultados con los probadores hembra *Gal-S* /*Gal-S*, se pudieron encontrar algunos casos de diferencias significativas entre ellos. Entre algunos de los factores que pueden ayudar a explicar estos resultados se puede mencionar el tamaño de muestra usado, la posibilidad de efectos ambientales diferenciales debido a la hora del día y a la etapa de crecimiento de los estigmas en que se realizó la polinización, y la existencia de algunos modificadores de la acción de *Gal-S* en los materiales evaluados; Nelson (1952) encontró algunas diferencias entre años y entre horarios de polinizaciones manuales para el mismo cruzamiento concluyendo que las condiciones ambientales juegan un papel importante en la reacción de incompatibilidad.

## **5.2 Distribución de los alelos de *gal* en las especies y poblaciones de *Zea***

La distribución de semilla de los híbridos comerciales así como el intercambio de semillas tradicionales en México es muy amplia. Así mismo, el movimiento de germoplasma no mejorado y mejorado por parte de los productores e instituciones públicas y privadas es muy intenso. Debido a lo anterior, la constitución alélica de las poblaciones de las razas de maíz y teocintle y



de los híbridos comerciales entre y dentro de instituciones reportadas en este trabajo parece un tanto aleatoria; sin embargo hay patrones definidos tanto de tipo geográfico como de tipo genético. De los 243 materiales probados, el 35% fueron *Gal-m/Gal-m*, 26% *gal/gal*, 14% *Gal-S/Gal-S*, 16% heterocigotos (5% *Gal-S/gal*, 11% *Gal-m/gal*) y 9% fueron clasificados de manera preliminar (*Gal/ -*). Los resultados anteriores son generales y resultan de combinar toda la información disponible, sin embargo, dichos resultados difieren si se separan en teocintle, razas de maíz o híbridos comerciales. El alelo *Gal-S* no fue detectado en los híbridos comerciales, mientras que estuvo presente en el 21% de las accesiones de las razas de maíz y el 33% de las de teocintle, encontrándose predominantemente en el occidente de México en razas de maíz para usos especiales y en el centro-occidente para el teocintle tipo maleza (ssp. *mexicana*); por su parte el alelo *Gal-m* se presentó en 75% de los híbridos comerciales, 48% en las razas de maíz y únicamente en 15% de las accesiones de teocintle que fueron clasificadas con suficiente información. Los resultados en maíz son similares a los encontrados por Cíntora (1963), para colecciones de las razas de maíz de México, quien determinó que de 229 colecciones estudiadas, 74% fueron *Ga* (probablemente *Gal-m/Gal-m*), 17% *gal/gal*, 3% *Gal-S/Gal-S* y el restante 6% no fueron clasificadas. Una posible explicación de la predominancia del alelo *Gal-m* en el maíz de México es que este alelo es receptivo tanto a polen *gal* como *Gal-S* y al mismo tiempo puede fecundar estigmas de todos los tipos. Esta capacidad de *Gal-m* parece indicar que no existe ninguna restricción para su distribución, que podría ganar terreno y desplazar a otros genotipos de materiales no mejorados y silvestres dentro de las diferentes zonas productoras de maíz en México. Estudios recientes indican que el polen *Gal-S* fertiliza más eficientemente estigmas *Gal-S/Gal-S* que el polen *Gal-m* cuando los dos tipos de polen están presentes sobre los estigmas (Kermicle, 2006). En otras palabras, en razas de maíz como Maíz Dulce, Dulcillo del Noroeste, Elotes Occidentales y Reventador así como en teocintle Chalco y Mesa Central, el flujo genético proveniente de híbridos comerciales con el alelo *Gal-m* es altamente probable, pero podría verse limitado por competencia con el polen *Gal-S* de las razas señaladas. El caso de teocintle, es muy significativo ya que la distribución más limitada del alelo *Gal-m* y mayor frecuencia de *Gal-S* puede tener relación con el aislamiento reproductivo entre maíz y teocintle. De cualquier manera, es necesario acumular más evidencias para asegurar que el locus *gal*, en especial el alelo *Gal-S* juega un papel determinante en explicar el aislamiento reproductivo en maíz y teocintle, tal y como lo señalan Kermicle *et al.* (2006).

### 5.3 Aspectos evolutivos

Los genes involucrados en la fertilización selectiva en maíz se identificaron con base en la distorsión de las frecuencias esperadas en genes marcadores ligados a los genes de incompatibilidad (Nelson, 1996; Kermicle, 2001); inicialmente, los descubrimientos se centraron en el *locus gal* y su distribución casi exclusiva en los maíces palomeros. Con el descubrimiento del Complejo de Incompatibilidad del Teocintle (Evans y Kermicle, 2001), surgieron varias preguntas relacionadas con el aislamiento reproductivo entre maíz y teocintle debido a los sistemas de incompatibilidad. Es sabido que el maíz y el teocintle se encuentran creciendo en simpatria en muchas localidades de México y se ha reportado la existencia de flujo genético en diferentes proporciones (Kato, 1997; Wilkes, 1977; Doebley, 1990 a; Matsuoka *et al.*, 2002), sin embargo, se han mantenido como dos entidades diferentes por varios milenios. Por otra parte, el hecho de que los alelos responsables de la incompatibilidad estén distribuidos en maíces para usos especiales como los palomeros y los dulces (Cántora, 1963; Nelson, 1996) y los destinados al consumo como elotes y pozole, determinados en este estudio, sugieren la intervención del hombre en la selección de tipos especiales.

Mangelsdorf (1974), Galinat (1992) y Doebley (2004) indican la existencia de un bloque de genes en el brazo corto del cromosoma 4 que controla varias de las diferencias entre el maíz y el teocintle. Recientemente, Wang *et al.* (2005) indicaron que un evento de gran importancia en la domesticación del maíz, es decir, la liberación del grano de la gluma endurecida del teocintle, está controlada por un solo gene (*tga1: teosinte glume architecture*); este gene se encuentra también en el cromosoma 4. De la misma manera, los genes *fl2 (endospermo harinoso 2)*; *su1*, *su3*, *su4 (dulce 1, dulce 3 y factor duplicado su3 respectivamente)*; *o1 (endospermo opaco 1)*; *gal (Factor gametofítico-1)* y *tcb1 (Teosinte crossing barrier-1)* se encuentran en el cromosoma 4 (Maize Genetics Database: [www.maizegdb.org](http://www.maizegdb.org)). Aún cuando falta mucho trabajo para determinar las bases genéticas y moleculares de la incompatibilidad y las diferencias entre el maíz y el teocintle, los aspectos anteriores ayudan a explicar en gran medida los resultados encontrados en este estudio, sobre todo los relativos a la distribución de los alelos responsables del aislamiento reproductivo en ciertos tipos especiales de maíz y razas de teocintle.

#### **5.4 Los sistemas de incompatibilidad y su importancia en la producción de maíz y en la conservación de recursos fitogenéticos**

El flujo genético entre especies y variedades en la naturaleza y en los campos de los agricultores depende de varios mecanismos de aislamiento, incluyendo barreras geográficas y distancia, sincronía en floración y sistemas de incompatibilidad. La incompatibilidad entre especies o variedades es uno de los mecanismos más efectivos que limitan o evitan el flujo genético.

Los agricultores que producen maíces de usos especiales como maíz dulce, maíz palomero, maíz de alta lisina, y variedades para consumo como elote requieren de un mecanismo para prevenir la hibridación indiscriminada del maíz comercial común de las siembras adyacentes. Con el creciente interés en las variedades de maíz de usos especiales tanto en México como en los EUA y en Europa, se ha propuesto el empleo de mecanismos de incompatibilidad entre polen y estigmas para el mantenimiento de la pureza varietal y de la semilla original (Molina, 1992; Frei, 2005).

México se considera centro de origen y diversidad del género *Zea* y se ha cuestionado desde hace más de una década el riesgo de la introducción de maíz transgénico, incluyendo los híbridos modernos no-transgénicos a las zonas de distribución del teocintle y en las zonas de alta diversidad del maíz (Serratos *et al.*, 1997). La Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) describió un método de análisis de riesgo en la liberación de organismos vivos modificados genéticamente (OVMs), (Barrios *et al.*, 2006). En el esquema de análisis se consideran variables relacionadas con el flujo genético y se determinan las posibilidades de hibridación con los OVMs; este esquema puede ser de gran utilidad en las primeras etapas del análisis, sin embargo se considera demasiado general. Con base en los resultados de este trabajo y los reportados por Cántora (1963), se puede decir que el tema del flujo genético y sobre todo el análisis de riesgo “caso por caso” entre y dentro de especies de *Zea* en México, es mucho más complejo que lo presentado por Barrios *et al.* (2006); debería tenerse disponible una caracterización puntual y detallada de los híbridos comerciales, de las poblaciones de especies silvestres y de las razas de maíz de México, respecto al flujo genético, especialmente de los sistemas de incompatibilidad. En regiones de México y en general en el Continente Americano en donde todavía se encuentran razas de maíz y poblaciones de teocintle, los estudios que ayuden a determinar la constitución genética de las diferentes razas y poblaciones y de los híbridos comerciales, será de gran importancia en la planeación de programas de monitoreo y de conservación *in situ* de los recursos fitogenéticos del género *Zea*.

## VI CONCLUSIONES

Se identificaron dos cruza simples probadoras (NC354 x W22-P4830 y NC354 x W22-P5270) para el *Factor gametofítico-1* (*gal*) con el alelo *Gal-S*, con gran capacidad de discriminación y estabilidad.

Las accesiones de las razas Maíz Dulce, Dulcillo del Noroeste y Reventador con alelos *Gal-S* fueron de gran ayuda en la identificación de probadores para el *Factor gametofítico-1*.

Ninguna de las cruza simples entre líneas adaptadas y líneas templadas con el alelo *Tcb-S*, fueron adecuadas como probadores para el Complejo de Incompatibilidad del Teocintle.

La determinación de la constitución alélica de las líneas de la Universidad de Guadalajara LUG-03 y LUG-282 (*Gal-m/Gal-m*), LUG-14, LUG-358, LUG-379 y LUG-17L (*gal/gal*) permitirá avanzar en la obtención de probadores con mejor adaptación a las condiciones subtropicales al combinarse con las líneas templadas.

La constitución alélica de híbridos comerciales dentro y entre instituciones y razas de maíz es muy variable, sin embargo, predominan los homocigotos para el alelo *Gal-m*.

El alelo *Gal-S* responsable de la incompatibilidad no-recíproca, no se encontró en ninguno de los híbridos comerciales, fue frecuente en varias razas de maíz de usos especiales del occidente y noroeste de México y en altas proporciones en las razas de teocintle Chalco y Mesa Central.

Dado que las características especiales de endospermo tales como alta amilosa, cerosos, con alta calidad de proteína, dulces, palomeros y algunos tipos de maíz para elotes, son por lo general recesivas, la incorporación del factor de incompatibilidad en el mejoramiento genético de variedades con estas características, evitaría en gran medida la contaminación tanto al producto final como durante la producción de semilla para siembra.

El conocimiento de la constitución alélica de especies silvestres, razas y los híbridos comerciales de maíz permitirá planear la siembra de los maíces híbridos para evitar flujo genético no deseado tanto a los maíces nativos como a las especies silvestres.

En áreas de México donde se distribuyen las especies silvestres y variedades nativas de usos especiales debería programarse la siembra de híbridos comerciales, usando exclusivamente los recesivos para el *locus gal*.

Es necesario intensificar los estudios del *locus tcb1* y de los genes que modifican su efectividad, obtener líneas adaptadas a las condiciones de México con los diferentes sistemas de incompatibilidad conocidos en el género *Zea* y tratar de incorporar el uso de marcadores moleculares para complementar los estudios actuales.

Debido a las dificultades para estimaciones directas de llenado de grano en teocintle, en el presente estudio se determinó que la relación de peso sobre volumen de grano es un estimador altamente correlacionado al porcentaje de llenado de grano.

Sería muy deseable continuar este tipo de estudios incorporando la identificación de marcadores moleculares ligados a los genes de incompatibilidad, ampliar el muestreo, incluyendo mayor número de individuos por muestra, más probadores, instituciones y regiones de México, e incluir otros sistemas de incompatibilidad como los relacionados con los *loci ga2* y *ga10*.

## VII BIBLIOGRAFIA

- Aguilar J., C. Illsley y C. Marielle. 2003. Los sistemas agrícolas de maíz y sus procesos técnicos. *In: Sin maíz no hay país*. Marielle. C., G. Esteva (Coordinadores). CONACULTAMéxico, D.F. pp: 83-122.
- Aguirre G., C.D. 1977. Competencia entre el polen de maíz y de teocintle durante la fecundación. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.
- Aragón C., F. 2006. Nueva población de teocintle en Oaxaca. XXI Congreso Nacional y Primero Internacional de Fitogenética, 3 al 8 de septiembre de 2006. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.
- Barrios A., O. Oliveros, C. Sánchez., E. Huerta. y F. Acevedo. 2006. El análisis de riesgo en la liberación de organismos vivos modificados. *Biodiversitas*, 67: 6-11.
- Baumann, U., J. Juttner., X. Bian. y P. Langridge. 2000. Self-incompatibility in the grasses. *Annals of Botany* 85 (Supplement A): 203-209.
- Briggs, D. y S.M. Walters. 1997. *Plant variation and evolution*. 3ª Edición. Cambridge University Press. 512p.
- Bukasov, S. 1926. Un híbrido de maíz y *Euchlaena mexicana*. *Sobretiro de México Forestal*. p. 38.
- Cíntora O., C. 1963. Incompatibilidad no recíproca en algunas colecciones Mexicanas de maíz. Tesis maestría rama de Genética. Facultad del Colegio de Graduados de la B.N.A.Chapingo, México.
- Collins, G.N. 1921. Teosinte in Mexico. *J. Hered.* 12: 339-350.
- Cheung, Y.A. 1995. Pollen-pistil interactions in compatible pollination. *Proc. Natl. Acad. Sci.USA*. Vol. 22, pp.3077-3080.
- Drew, N.G., D. Lee y C.A. Christensen. 1998. Genetic analysis of female gametophyte development and function. *The Plant Cell*, Vol: 10, 5-17.
- Doebley, J. F. 1990a. Molecular evidence for gene flow among *Zea* species. *Bioscience*, Vol. 40 No.6: 443-448.
- Doebley, J. F. 1990b. Molecular systematics of *Zea* (Gramineae). *Maydica* 35: 143-150.
- Doebley, J. F. 2004. The genetics of maize evolution. *Annual Review of Genetics*. 38:37-59
- Evans, M.M.S. y J.L. Kermicle., 2001. *Teosinte crossing barrier1*, a locus governing hybridization of teosinte with maize. *Theor. Appl. Genet.* 103: 259-265.

- Frei, O. M. 2005. A Gametophytic cross incompatibility gene in maize and its use as a pollen barrier against GMO contamination. GMO - coexistence conference zürich, 9-10. Junio 2005.
- Galinat, W.C. 1992. Evolution of corn. *Advances in Agronomy* 47: 203-231.
- Hicks, C.R. 1982. *Fundamental concepts in the design of experiments*. Holt, Rinehart and Winston, Inc, New York. 425 p.
- Hijmans, R.H., L. Guarino, A. Jarvis, R. O'Brien, P. Mathur, C. Bussink, M. Cruz, I. Barrantes y E. Rojas. 2005. *Manual de DIVA-GIS Versión 5*. ([www.diva-gis.org](http://www.diva-gis.org)).
- House, L.R. y O.E. Nelson, 1958. Tracer studies of pollen-tube growth in cross-sterile maize. *J. of Hered.* 49: 18-21.
- Iltis, H.H. y J.F. Doebley. 1980. Taxonomy of *Zea (Gramineae)* II. Subspecific categories in the *Zea mays* complex and a generic synopsis. *American Journal of Botany* 67: 994-1004.
- Iltis, H.H. y B.F. Benz. 2000. *Zea nicaraguensis (Poaceae)*, a new teosinte from Pacific Coastal Nicaragua: *Novon* 10: 382-390.
- Kato Y., T.A. 1976. Cytological studies of maize (*Zea mays* L.) and teosinte (*Zea mexicana* Schrader Kuntze) in relation to their origin and evolution. *Mass. Agri. Exper. Stat. Bull.* 635. 186 p.
- Kato Y., T.A. 1997. Review of introgression between maize and teosinte. pp. 44-53. In: Serratos, J. A., M. C. Willcox, and F. Castillo (eds.). *Gene flow among maize landraces, improved maize varieties, and teosinte: implications for transgenic maize*. CIMMYT, Mexico, D. F.
- Kao, T. H. y A.G. McCubbin. 1996. How flowering plant discriminate between self and non-self pollen to prevent inbreeding. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 93, 12059-12065.
- Kao, T. H., y T. Tsukamoto. 2004. The Molecular and Genetic Bases of S-RNase-Based Self-Incompatibility. *The Plant Cell*, Vol. 16, S72-S83.
- Kermicle, J.L y J.O. Allen. 1990. Cross-incompatibility between maize and teosinte. *Maydica* 35: 399- 408.
- Kermicle, J.L. 1996. Cross compatibility within the genus *Zea*. In: Serratos, J. A., M. C. Wilcox and F Castillo (eds.). *Proc. Forum: Gene Flow among maize landraces, improved maize varieties, and teosinte: implications for transgenic maize*. CIMMYT, Mexico City, pp 43-47.

- Kermicle, J.L. 1997. Cross compatibility within the genus *Zea*. In: Serratos, J. A., M. C. Willcox, and F. Castillo (eds.). Gene flow among maize landraces, improved maize varieties, and teosinte: implications for transgenic maize. CIMMYT, México, D. F. pp. 40-43.
- Kermicle, J.L. 2001. Teosinte crossing barrier 1, a locus governing hibridation of teosinte with maize. *Theor. Appl. Genet.* 103: 259-265.
- Kermicle, J.L. 2006. A selfish gene governing pollen-pistil compatibility confers reproductive isolation between maize relatives. *Genetics* 172: 499–506.
- Kermicle, J.L., S. Taba y M.M.S. Evans 2006. The *GAMETOPHYTE-1* locus and reproductive isolation among *Zea mays* subspecies. *Maydica* 51: 219-226.
- Lopez y Parra, R. 1908. El teozinte. Origen del maíz. Secretaría de Fomento, México.
- Lumholtz, C. 1902. Unknown Mexico, Vol I. C. Scribner's Sons, N.Y, USA. 530p.
- Mangelsdorf, P.C. 1974. Corn. Its Origin, Evolution and Improvement. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 262p.
- Mangelsdorf, P.C. y D. F. Jones. 1926. The expression of Mendelian factors in the gametophyte of maize. *Genetics* 11:423-455.
- Marton, L.M., S. Cordts., J. Broadhvest y T. Dresselhaus. 2005. Micropylar Pollen tube Guidance by Egg Apparatus 1 of Maice. *Science*. Vol. 307.
- Matsubara, K., K. Thidar y Y. Sano. 2003. A gene block causing cross-incompatibility hidden in wild and cultivated rice. *Genetic* 165: 343-352.
- Matsuoka, Y., Y. Vigouroux, M.M. Goodman, J.J. Sánchez G., E. Bukler y J.F. Doebley. 2002. A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 6080-6084.
- McCormick, S. 2004. Control of male gametophyte development. *Plant Cell* 16 (suppl.) S142-S153.
- Molina G, J.D. 1992. Introducción a la genética de poblaciones y cuantitativa. AGT Editor S.A., México. 349 p.
- Nelson, O.E. 1952. Non – reciprocal cross-sterility in maize. *Genetics* 37: 101-124.
- Nelson, O.E. 1996. The gametophyte factors of maize. In: M. Freeling & V. Walbot (eds.) *The Maize Handbook*. Springer-Verlag. pp. 496-503.



- Rodríguez F., J.G. 2006. Biología del polen y estigmas en especies del género *Zea* en México. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Agrícolas y Forestales, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. 69p.
- SAS Institute, Inc. 1992. SAS Technical Report P-229. SAS/STAT Software: Changes and Enhancements. SAS Institute, Inc., Cary, NC.
- Schwartz, D. 1950. The analysis of a case of cross-sterility in maize. *Proc Natl Acad Sci USA* 36: 719-724.
- Sánchez G., J.J. y L. Ordaz S. 1987. Systematic and Ecogeographic Studies on Crop Genepools: 2. El teocintle en México. Distribución y situación actual de las poblaciones. IBPGR, Rome. 50p.
- 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 No. 2. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP).
- Sánchez G, J.J., R. Miranda M y L. De La Cruz L. 2004. Recolección y conservación de las especies silvestres del género *Zea* (Teocintle) en México. *Informe de actividades 2002-2003*, Preparado para la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Subsecretaría de Gestión para la Protección Ambiental, Dirección General de Vida Silvestre (inédito).
- Serratos J., A., M.C. Willcox y F. Castillo. 1997. Gene flow among maize landraces, improved maize varieties, and teosinte: implications for transgenic maize. CIMMYT, México, D.F. pp.122
- Stern, K.R. 1988. Introductory Plant Biology. 4a Edición. W.C. Brown Publishers, IA. 498p.
- Suen, D.F. S.S.H. Wu, H.C.H. CHang, K.S. Dhugga y A.H.C. Huang. 2003. Cell wall reactive proteins in the coat and wall of maize pollen. *The journal of biological Chemistry*. Vol. 278. pp. 43672-43681.
- Wang, H., T. Nussbaum-Wagler, B., Li, Q. Zhao, Y. Vigouroux, M. Faller K., B.L. Lukens y J.F. Doebley. 2005. The origin of the naked grains of maize. *Nature* 436: 714-719.
- Wilkes, H.G. 1967. Teosinte: the closest relative of maize. Bussey Institution Harvard University 159 p.
- Wilkes, H.G. 1977. Hybridization of maize and teosinte, in Mexico and Guatemala and the improvement of maize. *Economic Botany* 31: 254- 293.

- Wilkes, H.G. 2004. Corn Strange and Marvelous: But Is a Definitive Origin Known? In: C.W. Smith (Ed) Corn: Origin, History, Technology, and Production. John Wiley & Sons. pp.3-63.
- Yadegari R. y G. N. Drew. 2004. Female gametophyte development. The Plant Cell, Vol. 16, S133-S141.

# VIII APÉNDICE

Cuadro A1. Accesiones de razas de maíz y teocintle de México usadas en este trabajo\*.

CLAVE-DE-COLECTA	SITIO DE RECOLECCION	MUNICIPIO	EST.	Región	ALT.	LAT G	LAM	LAS	LON G	LOM	LOS	RAZA	n	Tipo
CHIH-166	San Juanito	Bocoyna	Chih.	301	2400	27	58	12	107	36	1	Apachito	1	Raz
CHIH-147	Ejido Gómez Farías	Gómez Farías	Chih.	301	2140	29	21	25	107	44	16	Azul	1	Raz
CHIH-160	Guerrero	Guerrero	Chih.	301	2150	28	32	52	107	29	8	Gordo	1	Raz
CHIH-128	Madera	Madera	Chih.	301	2095	29	11	24	108	8	29	Cristalino de Chihuahua	1	Raz
CHIH-135	Madera	Madera	Chih.	301	2095	29	11	24	108	8	29	Palomero de Chihuahua	1	Raz
CHIH-13	Ejido Saucillo	Saucillo	Chih.	304	1210	28	1	56	105	17	21	Tuxpeño Norteño	1	Raz
CHIS-662	Colonia Azteca	Arriaga	Chis.	306	100	16	12	55	93	56	34	Zapalote Chico	1	Raz
CHIS-224	San Felipe	Escuintla	Chis.	306	100	15	16	37	92	36	40	Zapalote Grande	1	Raz
CHIS-684	Chempil	Huixtán	Chis.	307	2100	16	44	47	92	23	45	Olotón	1	Raz
CHIS-26	Mapastepec	Mapastepec	Chis.	306	100	15	26	30	92	53	30	Tepecintle	1	Raz
CHIS-25	Mapastepec	Mapastepec	Chis.	304	100	15	26	30	92	53	30	Vandeno	1	Raz
CHIS-229	Mazapa de Madero	Mazapa	Chis.	307	1000	15	23	13	92	11	16	Tehua	1	Raz
CHIS-650	Motuzintla	Motuzintla	Chis.	307	1270	15	21	51	92	14	53	Motuzinteco	1	Raz
CHIS-230	Región Lacandona	Ocoingo	Chis.	307	400	16	54	26	92	5	46	Negro de Chimaltenango	1	Raz
CHIS-39	El Retiro	Tuzantán	Chis.	307	760	15	13	2	92	26	12	Comiteco	1	Raz
CHIS-81	San Lucas	Zapotal El	Chis.	307	670	16	36	42	92	43	5	Olotillo	1	Raz
GRO-17	El Treinta	Acapulco	Gro.	306	230	16	59	48	99	46	55	Conejo	1	Raz
GRO-335	Huitzucó	Huitzucó	Gro.	304	900	18	18	19	99	20	5	Pepitilla	1	Raz
GTO-36	Salvatierra	Salvatierra	Gto.	304	1749	20	12	50	100	52	42	Celaya	1	Raz
GTO-88	Jaralillo	Santa Cruz de J. Rosas	Gto.	304	1750	20	39	52	100	58	34	Celaya	1	Raz
GTO-23	Marroquín	Silao	Gto.	302	1780	20	56	33	101	25	37	Cónico Norteño	1	Raz
JRP-05089	Ahualulco de Mercado	Ahualulco de Mercado	Jal.	303	1385	20	42	1	103	58	34	Elotes Occidentales	1	Raz
JAL-173	Atemajac	Atemajac de Brizuela	Jal.	302	2320	20	8	20	103	43	39	Complejo Serr.de Jalisco	1	Raz
JAL-304	Colotlán	Colotlán	Jal.	302	1700	22	6	51	103	15	59	Maíz Dulce	1	Raz
JAL-306	Colotlán	Colotlán	Jal.	303	1700	22	6	51	103	15	59	Tablilla de Ocho	1	Raz
JAL-263	El Tequesquite	Hostotipaquillo	Jal.	303	1290	20	59	33	104	3	11	Tabloncillo	1	Raz
JAL-289	Mexquitic	Mezquitic	Jal.	303	1400	22	23	18	103	43	44	Bofo	1	Raz
JRP-RPB-05009	Santiago de Pinos	San Sebastián del Oeste	Jal.	303	1138	20	48	23	104	49	54	Bofo (Coreño)	1	Raz
JRP-05015	Santiago de Pinos	San Sebastián del Oeste	Jal.	303	1138	20	48	23	104	49	54	Bofo (Coreño)	1	Raz
JRP-05010	Santiago de Pinos	San Sebastián del Oeste	Jal.	302	1138	20	48	23	104	49	54	Maíz Dulce	1	Raz
JAL-127	Tapalpa	Tapalpa	Jal.	302	2060	19	56	42	103	45	29	Mountain Yellow	1	Raz
JAL-633	Altiplano de Jalisco	Tepatitlán	Jal.	303	1800	20	48	0	102	45	0	Elotes Occidentales	1	Raz
JAL-43	Santa Ana	Unión de Tula	Jal.	303	1331	19	59	3	104	16	15	Tabloncillo	1	Raz
JRP-05095	San Juan de Ocotán	Zapopan	Jal.	303	1677	20	43	0	103	27	0	Elotes Occidentales	1	Raz
COMP-CHALQ	Compuesto-Valles Altos	Chalco	Méx.	302	2250	19	15	53	98	53	51	Chalqueño	1	Raz
MEX-208	Chalco	Chalco	Méx.	302	2250	19	15	53	98	53	51	Chalqueño	1	Raz

Cuadro A1...Continuación														
CLAVE-DE-COLECTA	SITIO DE RECOLECCION	MUNICIPIO	EST.	Región	ALT.	LAT G	LAM	LAS	LON G	LOM	LOS	RAZA	n	Tipo
MEX-210	Santa Mónica	Ocuilán	Méx.	302	2340	18	59	35	99	25	25	Palomero Toluqueño	1	Raz
MEX-108	Rancho Guadalupe	Tenango del Valle	Méx.	302	2520	19	6	9	99	35	20	Cónico	1	Raz
MEX-7	Km 60 México-Toluca	Toluca	Méx.	302	2600	19	17	0	99	36	0	Cacahuacintle	1	Raz
MEX-5	Km 57 México-Toluca	Toluca	Méx.	302	2640	19	17	0	99	36	0	Palomero Toluqueño	1	Raz
MICH-328	Tanaco	Cherán	Mich.	302	2200	19	44	13	102	4	45	Mushito(Michoacan)	1	Raz
JACV-05053	San Francisco Uricho	Erongaricuaro	Mich.	303	2072	19	34	20	101	42	58	Elotes Occidentales	1	Raz
JRP-05046	Nahuatzen	Nahuatzen	Mich.	302	2400	19	39	11	101	54	56	Maiz Dulce	1	Raz
MICH-5	Zamora	Zamora	Mich.	302	1564	19	59	6	102	16	59	Zamorano Amarillo	1	Raz
MOR-62	San Andrés Cuauhtempan	Tlayacapan	Mor.	303	1630	18	58	29	98	56	44	Ancho	1	Raz
NAY-54	Jala	Jala	Nay.	307	1060	21	6	12	104	26	9	Jala	1	Raz
NAY-6	Jala	Jala	Nay.	307	1060	21	6	12	104	26	9	Jala	1	Raz
NAY-24	Ejido San Vicente	Rosamorada	Nay.	308	100	21	56	58	105	17	46	Harinoso de Ocho	1	Raz
NAY-39	Ejido Tuxpan	Tuxpan	Nay.	305	100	21	56	36	105	17	57	Reventador	1	Raz
NAY-12	Ejido Las Peñitas	Tuxpan	Nay.	308	20	21	56	36	105	13	22	Tabloncillo Perla	1	Raz
OAX-803	Santa Martha Chichihualtepec	Ejutla de Crespo	Oax.	303	1500	16	38	50	96	46	23	Bolita	1	Raz
OAX-48	Reforma	La Reforma	Oax.	306	50	16	37	21	97	50	38	Zapalote Chico	1	Raz
OAX-40	San Juan Chilateca	San Juan Chilateca	Oax.	303	1526	16	49	41	96	40	20	Bolita	1	Raz
OAX-26	San Pablo Etla	San Pablo Etla	Oax.	303	1640	17	8	40	96	45	36	Negrito	1	Raz
OAX-301	Santa María Pápalo	Santa María Pápalo	Oax.	304	2060	17	46	57	96	47	50	Nal-Tel de Altura	1	Raz
PUE-510	Santa Martha Hidalgo	Ocoyucan	Pue.	302	2200	18	59	5	98	19	25	Elotes Cónicos	1	Raz
QR00-20	Isla Mujeres	Isla Mujeres	Qroo.	307	10	21	15	29	86	45	6	Dzit Bacal	1	Raz
SIN-2	Culiacán	Culiacán	Sin.	305	84	24	47	57	107	23	4	Chapalote	1	Raz
SIN-25	Alcoyonqui	Culiacán	Sin.	305	70	24	44	49	107	12	25	Dulcillo del Noroeste	1	Raz
SIN-7	Las Amélas	El Fuerte	Sin.	308	115	26	27	23	108	23	6	Maíz Blando de Sonora	1	Raz
SIN-17	La Noria	Mazatlán	Sin.	305	200	23	30	26	106	18	56	Elotero de Sinaloa	1	Raz
SON-155	Mazatán	Mazatán	Son.	308	500	29	0	17	110	8	21	Onaveño	1	Raz
TAMS-66	Los Comales	Camargo	Tams.	306	80	26	10	56	98	55	14	Ratón	1	Raz
TLAX-151	Rancho Izocorral	Cuapixtla	Tlax.	302	2483	19	20	26	97	46	24	Cónico	1	Raz
VER-311	Tepiululco	Altotonga	Ver.	302	2220	19	42	37	97	14	36	Arrocillo Amarillo	1	Raz
VER-39	Gutiérrez Zamora	Gutiérrez Zamora	Ver.	304	40	20	26	57	97	5	2	Tuxpeño	1	Raz
VER-404	San Diego	Huatusco	Ver.	307	1515	19	11	25	97	1	0	Coscomatepec	1	Raz
YUC-148	Oxkutzcab	Oxkutzcab	Yuc.	306	30	20	18	10	89	25	6	Nal-Tel	1	Raz
POP-21				304								Pop 21	1	Raz
POP-502				304								Pop 502	1	Raz
POP-902				302								Pop 902	1	Raz
JSG-425	El Sauz	Minatitlán	Col.	1	1140	19	26	31	103	59	1	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-554	El Sauz	Minatitlán	Col.	1	1103	19	26	27	103	59	4	Balsas	2	Teo

Cuadro A1...Continuación														
CLAVE-DE-COLECTA	SITIO DE RECOLECCION	MUNICIPIO	EST.	Región	ALT.	LAT G	LAM	LAS	LON G	LOM	LOS	RAZA	n	Tipo
JSG-414	Nabogame (Arroyo Tejamanil)	Guadalupe y Calvo	Chih.	17	1919	26	13	26	106	57	45	Nobogame	1	Teo
JSG-415	Nabogame (Arroyo Tarahumares)	Guadalupe y Calvo	Chih.	17	1950	26	13	0	106	56	30	Nobogame	1	Teo
JSG-RMM-428	Puente Gavilanes	Durango	Dgo.	13	1875	24	1	21	104	29	7	Mesa Central	1	Teo
JSG-RMM-429	Nuevo Francisco Villa (3 km E)	Durango	Dgo.	13	1875	24	5	7	104	29	9	Mesa Central	1	Teo
JSG-RMM-430	Puente Dalila-Hda. de Dolores	Durango	Dgo.	13	1887	24	1	28	104	33	38	Mesa Central	1	Teo
JSG-LOS-106	Mazatlán	Chilpancingo de los Bravo	Gro.	3	1350	17	26	0	99	28	0	Balsas	2	Teo
JSG-LOS-109	Palo Blanco	Chilpancingo de los Bravo	Gro.	3	1260	17	24	0	99	28	0	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-493	Km 2 Palo Blanco-Acapulco	Chilpancingo de los Bravo	Gro.	3	1167	17	23	11	99	28	36	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-511	Amates Grandes	General Canuto A. Neri	Gro.	2	1110	18	23	16	100	7	39	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-513	Km 1 El Crustel-Teloloapan	General Canuto A. Neri	Gro.	2	985	18	22	58	100	8	41	Balsas	2	Teo
JSG-W-305	Plan de los Timbres	Huitzucu de los Figueroa	Gro.	4	1225	18	17	0	99	11	0	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-503	Plan de los Timbres	Huitzucu de los Figueroa	Gro.	4	1215	18	15	2	99	13	58	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-504	San Miguel Palmas	Huitzucu de los Figueroa	Gro.	4	1173	18	15	34	99	12	24	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-505	Llano de Villegas	Huitzucu de los Figueroa	Gro.	4	1160	18	15	30	99	12	57	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-509	Paso Morelos	Huitzucu de los Figueroa	Gro.	4	1092	18	13	32	99	12	45	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-495	Ixcateopan	Ixcateopan de Cuauhtémoc	Gro.	2	1890	18	30	17	99	47	4	Balsas	1	Teo
JSG-RMM-LCL-497	Km 3-4 Ixcateopan-Pachivía	Ixcateopan de Cuauhtémoc	Gro.	2	1735	18	29	8	99	47	30	Balsas	1	Teo
JSG-RMM-LCL-498	Ahuacatlán (km 1.5 del entronque)	Ixcateopan de Cuauhtémoc	Gro.	2	1528	18	21	23	99	48	50	Balsas	1	Teo
JSG-LOS-111	Ixcateopan	Ixcateopan de Cuauhtémoc	Gro.	2	1795	18	30	0	99	47	0	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-488	Tierra Colorada (Km 60 Chilp.-Acapulco)	Juan R. Escudero	Gro.	3	378	17	10	50	99	30	59	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-489	El Rincón	Mochitlán	Gro.	3	744	17	17	12	99	28	59	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-490	El Rincón-Acahuizotla	Mochitlán	Gro.	3	827	17	17	45	99	28	23	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-491	Acahuizotla-Palo Blanco	Mochitlán	Gro.	3	1016	17	21	55	99	28	54	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-494	El Salado	Mochitlán	Gro.	3	1132	17	24	24	99	26	35	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-500	Zacatlancillo (cerro de los Chivos)	Pedro Ascencio Alquisiras	Gro.	2	1740	18	25	0	99	58	3	Balsas	1	Teo
JSG-RMM-LCL-502	Km 3.5 Carr. Ixcapuzalco	Pedro Ascencio Alquisiras	Gro.	2	1652	18	26	2	99	56	44	Balsas	1	Teo
JSG-RMM-LCL-501	Km 7 Carr. Ixcapuzalco	Pedro Ascencio Alquisiras	Gro.	2	1797	18	27	3	99	55	34	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-487	Crucero Lagunitas	Tecoanapa	Gro.	3	590	16	58	56	99	16	59	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-499	Km Alcholoa-Arcelia	Teloloapan	Gro.	2	1506	18	24	50	99	54	34	Balsas	1	Teo
JSG-RMM-LCL-510	Ricon del Sauce (K59 Iguala-Teloloapan)	Teloloapan	Gro.	2	1624	18	21	1	99	50	29	Balsas	1	Teo
JSG-LOS-114	Ricon del Sauce (K59 Iguala-Teloloapan)	Teloloapan	Gro.	2	1560	18	21	0	99	50	0	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-445	Piñicuario	Moroleón	Gto.	14	2025	20	3	0	101	14	6	Mesa Central	1	Teo
JSG-RMM-446	Crucero Sepio (Piñicuario-Moroleón)	Moroleón	Gto.	14	1917	20	4	55	101	11	39	Mesa Central	1	Teo
JSG-RMM-447	Uriangato (salida a Yuriria)	Uriangato	Gto.	14	1880	20	10	8	101	9	22	Mesa Central	1	Teo
JSG-467	Quexpan-Las Raíces	Ameca	Jal.	5	1139	20	36	39	104	13	33	Balsas	1	Teo
JSG-465	San Jerónimo (Cerro Grande)	Ayotlán	Jal.	15	1597	20	25	14	102	20	48	Mesa Central	1	Teo
JSG-RMM-LCL-551	Las Joyas (Las Playas)	Cuautitlán de G. Barragán	Jal.	18	1870	19	35	26	104	16	41	<i>Zea diploperennis</i>	1	Teo

Cuadro A1...Continuación														
CLAVE-DE-COLECTA	SITIO DE RECOLECCION	MUNICIPIO	EST.	Región	ALT.	LAT G	LAM	LAS	LON G	LOM	LOS	RAZA	n	Tipo
JSG-RMM-LCL-552	Corralitos	Cuautitlán de G. Barragán	Jal.	18	1854	19	36	59	104	18	28	<i>Zea diploperennis</i>	1	Teo
JSG-LOS-68	Manantlán	Cuautitlán de G. Barragán	Jal.	18	1350	19	37	0	104	12	0	<i>Zea diploperennis</i>	2	Teo
U-de-G	Las Joyas (Las Playas)	Cuautitlán de G. Barragán	Jal.	18	1870	19	35	26	104	16	41	<i>Zea diploperennis</i>	2	Teo
RMM-6	El Estanco	Ejutla	Jal.	1	945	19	56	2	104	3	53	Balsas	1	Teo
JSG-RMM-LCL-556	Camino El Estanco-Amacuitlanejo	Ejutla	Jal.	1	1004	19	54	44	104	6	37	Balsas	2	Teo
RMM-10	Crucero Ejutla-El Grullo	Ejutla	Jal.	1	1311	19	53	58	104	10	18	Balsas	2	Teo
RMM-2	Crucero Ejutla-Unión de Tula-El Grullo	Ejutla	Jal.	1	1334	19	53	48	104	10	35	Balsas	2	Teo
RMM-3	San Lorenzo	Ejutla	Jal.	1	984	19	56	41	103	59	42	Balsas	2	Teo
RMM-4	Los Naranjos	Ejutla	Jal.	1	1003	19	54	42	104	6	35	Balsas	2	Teo
JSG-JRP-ERG-544	El Rodeo (Km 7 Tepuzhuacán-El Tablillo)	Guachinango	Jal.	5	888	20	50	11	104	33	21	Balsas	1	Teo
JSG-JRP-ERG-545	El Tablillo	Guachinango	Jal.	5	1123	20	48	16	104	32	27	Balsas	1	Teo
JSG-SHP-464	La Ciénega (La Fortuna)	Guachinango	Jal.	5	1305	20	40	30	104	30	33	Balsas	1	Teo
JSG-LOS-142	El Saucito	Jilotlán de los Dolores	Jal.	1	1460	19	18	0	103	5	0	Balsas	2	Teo
RMM-9	El Coyotomate	Juchitlán	Jal.	1	1288	19	58	3	104	3	39	Balsas	1	Teo
JSG-ERV-407	Rancho Aranguren (San J de las Moras)	La Barca	Jal.	15	1505	20	18	53	102	36	33	Mesa Central	1	Teo
JSG-MAS-ERV-411	La Providencia 1 Km al N (La Noria)	La Barca	Jal.	15	1520	20	19	5	102	37	31	Mesa Central	1	Teo
JSG-LOS-40	Zacatongo 2 Km S-SW (Arroyo el Pujillo)	Mascota	Jal.	5	620	20	48	0	104	35	0	Balsas	1	Teo
JSG-ERV-409	Km 3 Ahuatlán-Poncitlán	Poncitlán	Jal.	15	1510	20	24	10	102	54	15	Mesa Central	1	Teo
JSG-MAS-ERV-412	Poncitlán (Salida a Guadalajara)	Poncitlán	Jal.	15	1565	20	22	44	102	56	36	Mesa Central	1	Teo
RMM-11	La Lima	Tolimán	Jal.	1	1450	19	31	42	104	3	33	Balsas	1	Teo
RMM-7	El Rodeo	Tolimán	Jal.	1	1364	19	32	10	104	3	27	Balsas	1	Teo
JSG-200	La Lima (Camino a El Rodeo)	Tolimán	Jal.	1	1405	19	32	0	104	4	0	Balsas	2	Teo
JSG-202	Jirosto (Potrero las Carboneras)	Villa Purificación	Jal.	6	500	19	45	0	104	46	0	Balsas	2	Teo
JSG-424	1 Km N Talpitita (Potrero La Higuera)	Villa Purificación	Jal.	6	526	19	42	55	104	48	11	Balsas	2	Teo
JSG-LOS-74	Los Cimientos	Villa Purificación	Jal.	6	520	19	42	0	104	49	0	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-546	Los Cimientos	Villa Purificación	Jal.	6	552	19	42	15	104	49	8	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-547	El Tepopote (Huista-La Cofradía)	Villa Purificación	Jal.	6	683	19	45	31	104	51	0	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-548	La Cofradía (2km al E)	Villa Purificación	Jal.	6	635	19	46	18	104	50	36	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-555	1 Km N Talpitita (Potrero La Higuera)	Villa Purificación	Jal.	6	526	19	42	55	104	48	11	Balsas	2	Teo
RMM-14	Jirosto (Potrero las Carboneras)	Villa Purificación	Jal.	6	426	19	45	49	104	42	24	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-469	San Isidro (ca. S.Fco. Tlalcalcaipa)	Almoloya de Juárez	Méx.	10	2766	19	18	23	99	46	45	Chalco	1	Teo
JSG-LOS-165	Km 8 Sur de Palmar Chico	Amatepec	Méx.	7	980	18	38	0	100	21	0	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-527	Km Km 132 Toluca-Altamirano	Amatepec	Méx.	7	849	18	48	41	100	17	54	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-528	Km 8 Sur de Palmar Chico	Amatepec	Méx.	7	1008	18	38	24	100	21	23	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-530	Pueblo Nuevo-El Sitio	Amatepec	Méx.	7	739	18	45	41	100	18	37	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-476	Soyatzingo	Amecameca	Méx.	11	2480	19	4	54	98	46	35	Chalco	1	Teo
JSG-RMM-LCL-477	San Pedro Nexapa	Amecameca	Méx.	11	2705	19	4	58	98	43	37	Chalco	1	Teo

Cuadro A1...Continuación														
CLAVE-DE-COLECTA	SITIO DE RECOLECCION	MUNICIPIO	EST.	Región	ALT.	LAT G	LAM	LAS	LON G	LOM	LOS	RAZA	n	Tipo
JSG-RMM-LCL-479	Amecameca	Amecameca	Méx.	11	2471	19	7	54	98	46	43	Chalco	1	Teo
JSG-RMM-LCL-480	Km 1 Cocotitlán-Juchitepec	Cocotitlán	Méx.	11	2280	19	13	4	98	52	10	Chalco	1	Teo
JSG-RMM-LCL-471	Chapultepec	Chapultepec	Méx.	10	2595	19	12	12	99	33	57	Chalco	1	Teo
JSG-RMM-LCL-473	Ruinas de Malinalco	Malinalco	Méx.	20	1901	18	57	12	99	30	10	Balsas	1	Teo
JSG-LOS-159	Ruinas de Malinalco	Malinalco	Méx.	20	1850	18	57	0	99	30	0	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-534	Km 8 Zuluapan-Tingambato	Otzoloapan	Méx.	7	1178	19	8	52	100	21	18	Balsas	1	Teo
JSG-LOS-178	K4 Zuluapan-V. de Bravo	Otzoloapan	Méx.	7	1320	19	10	0	100	19	0	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-535	Km 4 Zuluapan-Tingambato	Otzoloapan	Méx.	7	1346	19	8	47	100	19	43	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-525	Km 112 Toluca-Altamirano	Tejupilco	Méx.	7	1355	18	53	41	100	12	32	Balsas	1	Teo
JSG-RMM-LCL-522	Crucero San Juan Tizapán	Tejupilco	Méx.	7	808	18	47	30	100	20	39	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-523	Salitre-Monte de Dios	Tejupilco	Méx.	7	958	18	50	31	100	14	18	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-524	Km 107-108 Toluca-Altamirano	Tejupilco	Méx.	7	1422	18	53	57	100	10	51	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-526	Km 119 Toluca-Altamirano	Tejupilco	Méx.	7	1015	18	51	14	100	14	20	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-531	Acatitlán-El Puente	Tejupilco	Méx.	7	1075	19	1	43	100	17	45	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-532	K22 Zacazonapan-Luvianos (EL Puente)	Tejupilco	Méx.	7	1085	19	2	20	100	17	43	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-482	Temamatla	Temamatla	Méx.	11	2295	19	11	17	98	52	18	Chalco	1	Teo
JSG-RMM-LCL-481	Km 1 Tenango del Aire-Juchitepec	Tenango del Aire	Méx.	11	2432	19	8	32	98	51	46	Chalco	1	Teo
JSG-RMM-LCL-468	Autopista Atlacomulco ca. Toluca	Toluca	Méx.	10	2636	19	20	39	99	40	29	Chalco	1	Teo
JSG-RMM-LCL-470	Km1 Cacalomacan-Toluca	Toluca	Méx.	10	2769	19	15	23	99	41	15	Chalco	1	Teo
JSG-RMM-LCL-533	K2 Zacazonapan-Otzoloapan	Zacazonapan	Méx.	7	1468	19	4	43	100	15	57	Balsas	1	Teo
JSG-LOS-171	K2 Zacazonapan-Otzoloapan	Zacazonapan	Méx.	7	1420	19	5	0	100	16	0	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-461	El Zapote (km 122 Huetamo-Caracuaro)	Carácuaro	Mich.	8	915	18	56	15	101	2	53	Balsas	1	Teo
JSG-RMM-LCL-517	Puerto de la Cruz (K119 Huet-V.Madero)	Carácuaro	Mich.	8	870	18	57	47	101	3	27	Balsas	1	Teo
JSG-RMM-460	Cuirindalillo (km 142 Huet.-Caracuaro)	Carácuaro	Mich.	8	697	18	52	58	100	57	27	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-518	El Zapote	Carácuaro	Mich.	8	834	18	55	41	101	2	36	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-519	Puerto El Coyote	Carácuaro	Mich.	8	727	18	54	57	101	0	1	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-520	Km 135-136 Huetamo-Villa Madero	Carácuaro	Mich.	8	677	18	54	0	100	58	44	Balsas	2	Teo
JSG-LOS-75	5-7 km SW Cojumatlán (Barr. Juan Diego)	Cojumatlán de Régules	Mich.	15	1700	20	6	0	102	53	0	Mesa Central ?	1	Teo
JSG-RMM-450	San Agustín del Maíz	Copándaro	Mich.	14	1855	19	53	27	101	10	46	Mesa Central	1	Teo
JSG-RMM-448	2 Km Sur de Cuamio	Cuitzeo	Mich.	14	1854	20	0	33	101	9	18	Mesa Central	1	Teo
JSG-LCL-564	Chucándiro-El Salitre	Chucándiro	Mich.	14	1858	19	53	39	101	19	9	Mesa Central	1	Teo
JSG-LCL-565	San Cristóbal (km 0.5 a Chucándiro)	Chucándiro	Mich.	14	1848	19	57	21	101	19	2	Mesa Central	1	Teo
JSG-RMM-451	Km 267.5 Autopista Guadalajara-Morelia	Chucándiro	Mich.	14	2019	19	52	23	101	23	13	Mesa Central	1	Teo
JSG-426	Cerro Churintzio	Churintzio	Mich.	15	1940	20	9	25	102	3	35	Mesa Central	1	Teo
JSG-LCL-566	Km 334.5 Autopista Morelia-Guadalajara	Churintzio	Mich.	15	2055	20	4	38	101	58	33	Mesa Central	1	Teo
JSG-RMM-438	Changuitiro (1km carr. Hacia Purepero)	Churintzio	Mich.	15	1910	20	4	30	102	3	37	Mesa Central	1	Teo
JSG-RMM-439	Km 3.2 Churintzio-La Noria	Churintzio	Mich.	15	1809	20	10	41	102	4	59	Mesa Central	1	Teo



Cuadro A1...Continuación														
CLAVE-DE-COLECTA	SITIO DE RECOLECCION	MUNICIPIO	EST.	Región	ALT.	LAT G	LAM	LAS	LONG	LOM	LOS	RAZA	n	Tipo
JSG-RMM-452	Km 351.3 Autopista Guadalajara-Morelia	Churintzio	Mich.	15	1801	20	9	22	102	6	25	Mesa Central	1	Teo
JSG-LCL-559	Lázaro Cárdenas	Erongarícuaro	Mich.	22	2410	19	40	50	101	44	11	Chalco	1	Teo
JSG-RMM-LCL-536	Km 3 Cd. Hidalgo-Morelia	Hidalgo	Mich.	22	2102	19	41	8	100	37	58	Mesa Central	1	Teo
JSG-RMM-449	Hacienda La Estancia	Huandacareo	Mich.	14	1888	19	59	2	101	17	59	Mesa Central	1	Teo
JSG-RMM-458	Quenchendio (km 151.5 Zitác-Huetamo)	Huetamo	Mich.	8	635	18	48	17	100	56	47	Balsas	1	Teo
JSG-RMM-457	El Potrero (km 145.5 Zitácuaro-Huetamo)	Huetamo	Mich.	8	654	18	49	12	100	54	56	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-459	Crucero Puertas de Chiripio	Huetamo	Mich.	8	653	18	47	38	100	56	45	Balsas	2	Teo
JSG-427	El salitre	Ixtlán	Mich.	15	1574	20	9	12	102	21	51	Mesa central	1	Teo
JSG-RMM-453	1 Km Norte de Santa Ana	Juárez	Mich.	8	1332	19	16	52	100	26	4	Balsas	1	Teo
JSG-RMM-462	Casa Blanca (km 62 Huet-Villa Madero)	Madero	Mich.	8	1268	19	9	40	101	19	43	Balsas	1	Teo
JSG-RMM-LCL-514	Km 80 Huetamo-Villa Madero	Nocupétaro	Mich.	8	832	19	3	47	101	16	57	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-515	La Cadena (Km 93 Huet-Villa Madero)	Nocupétaro	Mich.	8	759	19	3	32	101	12	50	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-516	Puente Petembo	Nocupétaro	Mich.	8	672	19	3	47	101	11	34	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-440	Penjamillo	Penjamillo	Mich.	15	1775	20	6	10	101	56	49	Mesa Central	1	Teo
JSG-RMM-441	Km 3 Puruándiro-Las Pilas	Puruándiro	Mich.	16	1948	20	6	48	101	28	48	Mesa Central	1	Teo
JSG-RMM-443	Km 2 Puruándiro-Cuitzeo	Puruándiro	Mich.	16	1941	20	5	7	101	29	14	Mesa Central	1	Teo
JSG-RMM-444	Batuecas (1 km hacia Cuitzeo)	Puruándiro	Mich.	16	2186	20	2	7	101	28	8	Mesa Central	1	Teo
JSG-RMM-463	Opopeo	Salvador Escalante	Mich.	22	2225	19	25	20	101	36	37	Mesa Central	1	Teo
JSG-196	Las Colonias (Frente a Granjas Baena)	Taretan	Mich.	8	1180	19	23	0	101	55	0	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-557	Km 100 Autopista Uruapan-L. Cárdenas	Taretan	Mich.	8	1256	19	22	17	101	55	53	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-558	Taretan (La Perimera)	Taretan	Mich.	8	1170	19	20	39	101	56	40	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-455	El Guayabo (km 132.5 Zitác-Huetamo)	Tiquicheo	Mich.	8	555	18	51	43	100	50	39	Balsas	1	Teo
JSG-RMM-456	La Crucita (km 135 Zitácuaro-Huetamo)	Tiquicheo de Nic. Romero	Mich.	8	609	18	51	30	100	51	26	Balsas	1	Teo
JSG-RMM-454	Los Guajes (km 43 Zitácuaro-Huetamo)	Tuzantla	Mich.	8	985	19	13	51	100	29	28	Balsas	1	Teo
JSG-RMM-LCL-538	Km 33.5 Temascal-Huetamo	Tzitzio	Mich.	8	1100	19	28	59	100	55	14	Balsas	1	Teo
JSG-RMM-LCL-539	Queretanillo	Tzitzio	Mich.	8	1342	19	33	2	100	55	5	Balsas	1	Teo
JSG-LOS-130	Tzitzio (Barranca)	Tzitzio	Mich.	8	1500	19	36	0	100	55	0	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-537	Km 37 Temascal-Huetamo	Tzitzio	Mich.	8	1030	19	27	49	100	54	42	Balsas	2	Teo
JSG-LCL-562	Km 1 Zináparo-Churintzio	Zináparo	Mich.	15	1905	20	10	10	102	0	35	Mesa Central	1	Teo
JSG-RMM-442	Jalapa	Zináparo	Mich.	15	1917	20	10	14	102	2	11	Mesa Central	1	Teo
JSG-RMM-LCL-474	Amatlán (La Puerta)	Tepoztlán	Mor.	21	1654	18	58	30	99	1	49	Balsas	1	Teo
JSG-183	Amatlán (La Puerta)	Tepoztlán	Mor.	21	1580	18	58	0	99	2	0	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-475	Camino Amatlán-Huilotepec	Tepoztlán	Mor.	21	1696	18	58	14	99	3	13	Balsas	2	Teo
JSG-JRP-ERG-542	3 km E de Amatlán de Cañas	Amatlán de Cañas	Nay.	5	856	20	47	14	104	23	6	Balsas	1	Teo
JSG-JRP-ERG-543	Amatlán de Cañas (Junto al Panteón)	Amatlán de Cañas	Nay.	5	880	20	49	10	104	24	49	Balsas	1	Teo
JSG-197	San Cristobal Honduras	San Jerónimo Coatlán	Oax.	9	1120	16	20	0	97	2	0	Balsas	2	Teo
JSG-RMM-LCL-483	San Cristobal Honduras	San Jerónimo Coatlán	Oax.	9	1272	16	19	26	97	1	57	Balsas	2	Teo

Cuadro A1...Continuación														
CLAVE-DE-COLECTA	SITIO DE RECOLECCION	MUNICIPIO	EST.	Región	ALT.	LAT G	LAM	LAS	LON G	LOM	LOS	RAZA	n	Tipo
JSG-RMM-LCL-486	El Rodeo	San Jerónimo Coatlán	Oax.	9	982	16	20	57	97	1	15	Balsas	2	Teo
JSG-433	Km 1 Aljojuca-SS El Seco	Aljojuca	Pue.	12	2465	19	6	1	97	32	43	Chalco	1	Teo
JSG-431	Km 102 Autopista México-Puebla	Puebla	Pue.	12	2230	19	12	28	98	20	53	Chalco	1	Teo
JSG-432	Ejido San Antonio	San Juan Atenco	Pue.	12	2520	19	3	38	97	30	50	Chalco	1	Teo
JSG-435	1 Km antes San Nic.de Buenos Aires	San Nicolas B. Aires	Pue.	12	2402	19	10	48	97	34	2	Chalco	1	Teo
JSG-437	Cañada Grande San N. de los Ranchos	San Nic. de los Ranchos	Pue.	12	2475	19	5	8	98	29	22	Chalco	1	Teo
JSG-434	Km 1 Sta. Ma. Coatepec-SS El Seco	San Salvador el Seco	Pue.	12	2470	19	6	55	97	36	38	Chalco	1	Teo
JSG-436	San Francisco Independencia	Tlachichuca	Pue.	12	2701	19	4	58	97	25	41	Chalco	1	Teo

\* EST= Estado; Región= Area de distribución de teocintle y grupo racial de maíz de acuerdo al Cuadro A2; ALT= altitud; LAT G=latitud N en grados; LAM= latitud N en minutos; LAS= latitud N en segundos; LON G=longitud O en grados; LOM= longitud O en minutos; LOS= longitud O en segundos; n=1 cuando la accesión se caracterizó para el *locus gal*; n=2 cuando sólo se obtuvieron datos de floración para la accesión; Tipo= maíz o teocintle.

#### Colectores:

JSG= J.J. Sánchez G.; RMM=R. Miranda M.; LCL=L. De la Cruz L.; LOS = L. Ordaz S.; W= G.H. Wilkes; MAS= M. Aguilar S.; ERV= E. Ramírez V.; S.H.P.= S. Hurtado de la P.; ERG= E. Rodríguez G.; JRP= J. Ron P.; U de G =Universidad de Guadalajara

Cuadro A2. Claves para regiones y grupos raciales del Cuadro A1.

<b>GRUPO</b>	<b>ESPECIE</b>	<b>Región</b>
<b>TEOCINTLE MEXICANO</b>		
Sur de Jalisco	<i>Zea mays</i> ssp. <i>parviglumis</i>	1
Teloloapan-Ixcateopan	<i>Zea mays</i> ssp. <i>parviglumis</i>	2
Sur de Guerrero	<i>Zea mays</i> ssp. <i>parviglumis</i>	3
Huitzucó, Gro.	<i>Zea mays</i> ssp. <i>parviglumis</i>	4
Guachinango-Amatlán de Cañas	<i>Zea mays</i> ssp. <i>parviglumis</i>	5
Villa Purificación, Jal.	<i>Zea mays</i> ssp. <i>parviglumis</i>	6
Tejupilco-Palmar Chico, Méx.	<i>Zea mays</i> ssp. <i>parviglumis</i>	7
Huetamo, Mich.	<i>Zea mays</i> ssp. <i>parviglumis</i>	8
Oaxaca	<i>Zea mays</i> ssp. <i>parviglumis</i>	9
Valle de Toluca, Méx.	<i>Zea mays</i> ssp. <i>mexicana</i>	10
Chalco-Amecameca, Méx.	<i>Zea mays</i> ssp. <i>mexicana</i>	11
Puebla	<i>Zea mays</i> ssp. <i>mexicana</i>	12
Durango	<i>Zea mays</i> ssp. <i>mexicana</i>	13
Cuitzeo, Mich.	<i>Zea mays</i> ssp. <i>mexicana</i>	14
Churintzio-La Barca	<i>Zea mays</i> ssp. <i>mexicana</i>	15
Puruándiro, Mich.	<i>Zea mays</i> ssp. <i>mexicana</i>	16
Valle de Nabogame, Chih.	<i>Zea mays</i> ssp. <i>mexicana</i>	17
Sierra de Manantlán, Jal.	<i>Zea diploperennis</i>	18
Piedra Ancha, Jal.	<i>Zea perennis</i>	19
Malinalco, Méx.	<i>Zea mays</i> ssp. <i>parviglumis</i>	20
Amatlán-Tepoztlán, Mor.	<i>Zea mays</i> ssp. <i>parviglumis</i>	21
Opopeo-Cd. Hidalgo-L. Cárdenas	<i>Zea mays</i> ssp. <i>mexicana</i>	22
<b>RAZAS DE MAIZ</b>		<b>Grupo racial</b>
Sierra de Chihuahua	<i>Zea mays</i> ssp. <i>mays</i>	301
Cónico	<i>Zea mays</i> ssp. <i>mays</i>	302
Ocho Hileras	<i>Zea mays</i> ssp. <i>mays</i>	303
Dentados Tropicales	<i>Zea mays</i> ssp. <i>mays</i>	304
Chapalote	<i>Zea mays</i> ssp. <i>mays</i>	305
Tropicales Precoces	<i>Zea mays</i> ssp. <i>mays</i>	306
Tardíos del Sureste	<i>Zea mays</i> ssp. <i>mays</i>	307
Noroeste de México	<i>Zea mays</i> ssp. <i>mays</i>	308
Sierra de Manantlán	<i>Zea mays</i> ssp. <i>mays</i>	309