

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

DIVISIÓN DE AGRONOMÍA

DEPARTAMENTO DE FITOMEJORAMIENTO



**CARACTERÍSTICAS EN LA EVOLUCIÓN GENÉTICA DE LOS MAÍCES EN
MÉXICO**

POR:

JOSÉ ALEJANDRO LÓPEZ CRUZ

MONOGRAFÍA

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

INGENIERO AGRÓNOMO FITOTECNISTA

**Saltillo, Coahuila, México
Marzo de 2015.**

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

DIVISIÓN DE AGRONOMÍA

DEPARTAMENTO DE FITOMEJORAMIENTO

Características en la Evolución Genética de los Maíces en México

Por:

JOSÉ ALEJANDRO LÓPEZ CRUZ

MONOGRAFÍA

Presentada como requisito parcial para obtener el título de:

INGENIERO AGRÓNOMO FITOTECNISTA

Aprobada

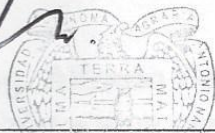
Dr. Enrique Navarro Guerrero
Asesor Principal

M.C. Luis Ángel Muñoz Romero
Coasesor

Ing. Alfredo Fernández Gaytán
Coasesor

Dr. Leobardo Bañuelos Herrera
Coordinador de la División de Agronomía

Saltillo, Coahuila, México
Marzo de 2015



AGRADECIMIENTOS

Principalmente doy gracias a **Dios** por haberme dado la vida y permitir lograr la meta de llegar a formarme profesionalmente.

A **mi madre y mi padre** por ayudarme a tener la paciencia de llegar a la meta deseada, por su gran amor y cariño de siempre.

A **mi esposa y tres hijos** que me han dado su amor y apoyo al estar a mi lado en los momentos buenos y malos.

Al **Dr. Enrique navarro Guerrero**: por ser la gran guía y por ayudarme incondicionalmente con su conocimiento y experiencia, para lograr este importante trabajo.

Al **MC. Luis Ángel Muñoz Romero y al Ing. Alfredo Fernández Gaytán** por ser mis asesores, agradeciéndoles de corazón y muy especialmente.

DEDICATORIA

La dedico a mi Dios quién supo guiarme por el buen camino, darme fuerzas para seguir adelante y no desmayar en los problemas que se presentaban, enseñándome a encarar las adversidades sin perder nunca la dignidad ni desfallecer en el intento.

A mi familia quienes por ellos soy lo que soy por su apoyo, comprensión, amor, ayuda en los momentos difíciles.

“La dicha de la vida consiste en tener siempre algo que hacer, alguien a quien amar y alguna cosa que esperar”. *Thomas Chalm*

INDICE DE CONTENIDO

Concepto	Página
INTRODUCCIÓN	1
PALABRAS CLAVE	4
REVISIÓN DE LITERATURA	5
Clasificación racial del maíz	6
La variabilidad del maíz de México	7
Diversidad del Teocintle	7
Valor de la diversidad del maíz y del teocintle	8
Uso potencial del teocintle en el mejoramiento del maíz	9
Resistencia a enfermedades	10
Diversidad genética	10
Análisis de la diversidad del maíz y teocintle de México	11
Razas y Grupos raciales con base en los datos morfológicos, agronómicos y climáticos	11
Datos morfológicos de teocintle	13
Origen	13
Origen Asiático	13
Origen andino	13
Origen mexicano	14
Evolución	14

Origen del maíz tunicado	14
Origen del maíz silvestre	14
Origen del teocintle	15
Difusión del maíz	18
Morfología del maíz	20
Plántula	20
Sistema radicular	20
Corte de un grano maduro de maíz	21
Sistema vegetativo	21
Sistema reproductivo	22
Granos de polen y estigmas	23
Frutos y semillas	23
Fisiología del Maíz	24
Captación del carbono y su uso	24
Distribución de los materiales asimilados	25
Nutrimentos	25
Agua	25
Comportamiento de la floración	26
Llenado del grano	26
Secado del grano	27
Citogenética del maíz	27

Citología	
Número básico de cromosomas de <i>Zea mays</i>	28
Los cromosomas del maíz	28
Los nudos cromosómicos	29
Cromosomas B y traslocaciones B-A	29
Desarrollo y uso de la haploidía	29
Genética	30
Elementos transponibles en el maíz	30
Genética molecular	31
Ingeniería genética	31
Tipos de maíz	32
Maíz duro	32
Maíz reventón	32
Maíz dentado	33
Maíz harinoso	33
Maíces cerosos	34
Opaco-2 y maíces con proteínas de calidad (mpc)	34
Maíces dulces	34
Maíz común para mazorcas verdes	35
Maíz baby	35
Usos del maíz	35

Uso del maíz como alimento humano	36
Mazorcas verdes	36
Granos maduros secos	37
Nixtamalización	38
Harinas compuestas	38
Maíces especiales y su uso como alimento humano	39
Maíz harinoso	39
Maíz reventón	39
Mazorcas baby	39
Mazorcas verdes	39
Maíces con proteínas de calidad	40
Maíz para forraje	40
Maíz como alimento para ganado y aves	41
Enfermedades del maíz	42
Estreses abióticos que afectan el maíz, Sequía	42
Estrés de baja fertilidad	43
Acidez del suelo y alta saturación de aluminio	43
Temperatura	44
Altas temperaturas	44
Bajas temperaturas	45

Inundación	46
Salinidad	46
Producción de Semillas	46
Variedades de polinización abierta	47
Mantenimiento y producción de semillas de variedades de polinización abierta	47
Producción de semilla fundación	49
Semilla certificada	50
Producción de semillas de híbridos	50
Cosecha y procesamiento de las semillas	51
Secado	51
MATERIALES Y MÉTODOS	52
CONCLUSIONES	54
LITERATURA CITADA	55

RESUMEN

La revisión pormenorizada de las características y evolución de los maíces en México, nos arroja información acerca de la enorme variabilidad racial de los maíces incluyendo el teocintle, datos morfológicos, origen de los maíces asiáticos, andinos y mexicanos entre otros, la evolución del origen del maíz tunicado, silvestre y teocintle, la morfología de la planta de maíz; de la citogenética del mismo en los maíces reventón, dentado, harinoso, ceroso, dulces, maíces verdes, en mazorcas, aunado a los usos de diversos maíces como alimento, considerando asimismo los estreses abióticos que afectan el maíz, tal como: sequía, estrés de baja fertilidad, acidez del suelo y alta saturación de aluminio, temperaturas altas y bajas, inundación salinidad; así también de los procesos para la producción de semilla en lo que se observa de la cosecha y secado de la semilla.

Una gran diversidad de investigadores que trabajan en el desarrollo del maíz tropical cree que su futuro es más prometedor de lo que fue en el pasado y de lo que es en la actualidad. El aumento de la productividad del maíz, su producción y utilización no son una elección sino una necesidad. Muchos países en los trópicos están sometidos a una fuerte presión demográfica y encaran una alta tasa de incremento de la población.

El potencial para incrementar la producción de maíz que satisfaga esas necesidades alimenticias es sin duda superior en el caso del maíz que en el de otros cereales.

La mayor parte del incremento de la producción de maíz provendrá de un incremento de la productividad.

La calidad nutricional del maíz puede ser más fácilmente mejorada con los métodos convencionales de fitomejoramiento y con las tecnologías emergentes de ingeniería genética. Los usos diversificados del maíz como alimento llevarán a un mayor consumo *per cápita* y de su demanda.

INTRODUCCIÓN

En México el principal destino del maíz producido es para consumo humano directo en forma de tortilla. De esta forma se consumieron durante 2009 cerca de 11 millones de toneladas de maíz, de las cuales alrededor de un tercio correspondió al auto- consumo, otro se procesó industrialmente para elaborar tortilla a partir de masa fresca, y el tercio restante se destinó a elaborar harina nixtamalizada, que se transforma posteriormente en tortilla (SIAP, página electrónica). En el país existen dos tipos de industrias que procesan el grano de maíz bajo la nixtamalización: la industria de la masa/tortilla (IMT) y la de las harinas nixtamalizadas (IHN). Las características de calidad del grano para cada una son ligeramente diferentes, en particular lo que tiene que ver con la dureza del endospermo (Salinas, 2002). Los requerimientos de calidad para la IHN están descritos en la Norma Mexicana para maíz nixtamalizado (NMX-FF-034/1-2002). En el caso de la IMT, los valores establecidos para algunos de los parámetros no son adecuados, pues sus productos (masa y tortilla) son de humedad más elevada que la harina nixtamalizada, por lo que requiere maíces menos duros.

En los maíces tipo dentado, que son los que se destinan al proceso de nixtamalización, el endospermo se conforma de una parte harinosa y otra vítrea o cristalina. La proporción de estas fracciones determina la dureza del grano; a mayor fracción harinosa, el grano es más suave, y viceversa (Watson, 2003).

Los maíces de endospermo suave se hidratan mejor que los de endospermo duro durante el proceso de nixtamalización debido a que los gránulos de almidón son más fácilmente alcanzados por el agua, por tener menor cantidad de cuerpos de zeína circundándolos que los de endospermo duro (Watson, 2003). Adicionalmente, el almidón en la fracción harinosa del grano dentado posee mayor cantidad de amilopectina que en la fracción vítrea (Dombrink-Kurtzman y Knutson, 1997). La velocidad de hidratación de las fracciones del almidón es diferente; la amilopectina absorbe más rápidamente el agua que la amilosa (Ansari *et al.*, 2010).

Los rendimientos de masa y de tortilla dependen básicamente de la capacidad del grano de absorber agua y de retenerla durante las etapas del proceso, particularmente la tortilla, que pierde una cantidad importante durante la formación de la “ampolla”, que es la etapa final del cocimiento. Esta última característica se ve afectada por la proporción de amilosa/amilopectina del almidón (Guo *et al.*, 2003). Sin embargo, la cantidad de pericarpio retenido una vez que el nixtamal es enjuagado, también influye en los rendimientos, por la capacidad de ligar agua que esta estructura hidrolizada posee (Martínez-Bustos *et al.*, 2001); lo mismo ocurre

con la pérdida de sólidos en el nejayote.

A la fecha son abundantes los estudios que abordan los efectos del tipo de maíz y proceso de nixtamalización sobre las características de textura de la tortilla (Rangel-Meza *et al.*, 2004; Sahai *et al.*, 2001), pero muy pocos consideran el efecto de estos factores sobre el rendimiento de masa y tortilla

Las plantas domesticadas han sido un factor importante en la economía de todas las culturas del mundo; han sido usadas como alimento, bebida, medicina, como materiales en la industria y en gran medida en aspectos religiosos y como estimulantes. El maíz tuvo un papel central en el origen y la difusión de la agricultura y en todas las civilizaciones indígenas de Mesoamérica. Las civilizaciones de Mesoamérica dependieron en gran medida del cultivo de maíz; la gran variedad de metates, comales, los instrumentos de cultivo y la cerámica han demostrado su importancia. Adicionalmente, las ceremonias religiosas, festivales seculares, historias y leyendas sobre el origen del maíz y los grupos humanos, y los cientos de usos del grano y otras partes de la planta ilustran su importancia en las culturas antiguas y actuales de México y del resto de Latinoamérica. El maíz se cultiva desde las costas de casi todo el continente Americano hasta las tierras altas de alrededor de 4,000 msnm en los Andes; se siembra en las regiones secas con una precipitación media inferior a 400 mm y en regiones con precipitación superior a 4,000 mm. Hay una gran variedad de tipos de maíz: variedades con altura de planta de uno a cinco metros, con distintos grados de tolerancia a la sequía, al calor o a las heladas, con adaptación a las diferentes texturas de suelo, altitud, latitud. Todas las partes de la planta de maíz se utilizan: el grano en la alimentación humana (tortillas, tostadas, atole, tamales, ponteduro, totopos, pinole, pozole, arepas, bollos, chicha, mote, confite, kancha), los tallos para el jugo azucarado, tallos secos para cercas y como combustible, los olotes y las raíces como combustible, los hongos de la mazorca del maíz en alimentación (*Ustilago maydis*), las hojas del tallo y de la mazorca para envolver tamales, entre los usos más comunes. Es importante destacar que el maíz en la actualidad se consume en todo el mundo de diversas formas, como verdura, como elote, el grano seco en diferentes modalidades; sin embargo, en los países desarrollados el maíz es un componente importante de muchos alimentos, bebidas y productos industriales.

Aunque se ha dicho y escrito mucho acerca del origen del maíz, todavía hay discrepancias respecto a los detalles de su origen. Generalmente se considera que el maíz fue una de las primeras plantas cultivadas por los agricultores hace entre 7 000 y 10 000 años. La evidencia más antigua del maíz como alimento humano proviene de algunos lugares arqueológicos en México donde algunas pequeñas mazorcas de maíz estimadas en más de 5 000 años de antigüedad fueron encontradas en cuevas de los habitantes

primitivos (Wilkes, 1979, 1985). Las varias teorías relacionadas con el centro de origen del maíz se pueden resumir en la siguiente forma: Origen Asiático: El maíz se habría originado en Asia, en la región del Himalaya, producto de un cruzamiento entre *Coix* spp. y algunas *Andropogóneas*, probablemente especies de *Sorghum*, ambos parentales con cinco pares de cromosomas (Anderson, 1945). Esta teoría no ha tenido un gran apoyo y se reconoce es uno de los cultivos alimenticios que se originaron en el Nuevo Mundo. Sin embargo, la teoría de que el maíz es un anfidiplóide está ganando terreno a partir de estudios citológicos y con marcadores moleculares (ver capítulo Citogenética). Origen andino: El maíz se habría originado en los altos Andes de Bolivia, Ecuador y Perú (Mangelsdorf y Reeves, 1959). La principal justificación para esta hipótesis fue la presencia de maíz reventón en América del Sur y la amplia diversidad genética presente en los maíces andinos, especialmente en las zonas altas de Perú. Una seria objeción a esta hipótesis es que no se conoce ningún pariente salvaje del maíz, incluyendo teocintle, en esa región (Wilkes, 1989). En los últimos años, Mangelsdorf descartó la hipótesis del origen andino. Origen mexicano: Muchos investigadores creen que el maíz se habría originado en México donde el maíz y el teocintle han coexistido desde la antigüedad y donde ambas especies presentan una diversidad muy amplia (Wheatherwax, 1955; Iltis, 1983; Galinat, 1988; Wilkes, 1989). El hallazgo de polen fósil y de mazorcas de maíz en cuevas en zonas arqueológicas apoya seriamente la posición de que el maíz se había originado en México.

La variabilidad del maíz de México ha sido objeto de varios estudios que han descrito las razas y las relaciones raciales a lo largo de casi un siglo. El primer estudio que documentó con gran detalle el maíz de México fue el de Chávez (1913) quien describió 56 variedades con base en caracteres del grano, olote, mazorca y el período de crecimiento vegetativo. Muchas de las variedades corresponden a las razas descritas recientemente y que se siembran en la actualidad. Como parte del esfuerzo de recolectar germoplasma de los diferentes cultivos a nivel mundial, Nikolai I. Vavilov y Bortolow, describieron el maíz de México a finales de la década de 1920. Kuleshov (1929, 1930) divide el maíz mexicano en tres tipos: (1). Centro de México: este tipo es endémico de los Valles Altos Centrales de México, con vainas de las hojas muy pubescentes, con presencia de antocianinas, hojas caídas, número reducido de ramas de la espiga, raíces superficiales (que puede conducir a un acame severo) y al parecer con cierto grado de resistencia al frío y a la sequía. (2). Dentados. Plantas con 18 a 25 hojas, con o sin amacollar, distribuidos en las tierras bajas y elevaciones intermedias. (3). Tipo de hojas largas y angostas. Variedades distribuidas en el sur de México, plantas con 18 a 35 hojas, con o sin amacollar, hojas caídas, largas y angostas con la presencia de antocianinas, con la coloración más intensa en Chiapas, y las hojas que cubren la mazorca son muy fuertes.

Según lo anteriormente mencionado se plantea como objetivo general, el recopilar información relativa a la evolución genética de los maíces en México.

Palabras clave: Características, maíz, evolución de maíces en México,

Correo electrónico: Alejandro.lcruz@hotmail.com

REVISIÓN DE LITERATURA

Es aceptado en la actualidad que el maíz se domesticó en México hace cerca de 10,000 años a partir de una especie de teocintle (*Zea mays* ssp. *parviglumis*) y se difundió a través de las Américas (Doebley, 2004; Vigoroux et al., 2008); después de su difusión, este cereal ha sido una fuente muy importante de calorías en Asia y Africa. Aún cuando se ha avanzado de manera extraordinaria en entender las interrelaciones y semejanzas entre las razas de maíz, es difícil establecer las épocas y la dirección de la difusión que causó las similitudes y diferencias que existen en la actualidad. A pesar de que Mesoamérica ha sido considerada como un área cultural importante, Weaver (1981) afirmó que sus límites no funcionaron como barreras culturales y que se mantuvieron relaciones de varios tipos con las áreas vecinas. El movimiento de maíz antes de la conquista ha sido estudiado por varios investigadores dando lugar a diversas propuestas. Carter (1945), basado en un extenso trabajo de campo, colecciones de plantas, estudios climáticos y materiales arqueológicos, postuló dos movimientos de la agricultura a través de una ruta. La ruta del Occidente de México partió desde la sabana tropical en Sinaloa, a Sonora y finalmente arribó al desierto del sur de Arizona, con cultivos adaptados al calor y a la sequía. Parece haber existido una ruta similar a través de las áreas con verano lluvioso y clima subtropical de la Sierra Madre Occidental de México, caracterizada por cultivos adaptados a las condiciones de las tierras altas. Dado que los restos arqueológicos y los tipos de maíz del noroeste de México se encuentran en el suroeste de Estados Unidos, Mangelsdorf y Lister (1956) postularon la existencia de vínculos culturales entre estas dos regiones y que la ruta para el movimiento de dichos elementos fue el altiplano del noroeste de México vía la Sierra Madre Occidental, con su serie de cañones norte-sur. Por su parte Galinat y asociados (Galinat y Gunnerson 1963; Galinat y Campbell 1967; Galinat, Reinhart y Frisbie 1970; Galinat 1985; y Upham, MacNeish, Galinat y Stevenson, 1987) han investigado el origen y la difusión de Maíz de Ocho, uno de los maíces considerados más importantes en el origen de varias razas en México y lo que hoy son los EUA (Northern Flints, Northern Flour Corns y Harinoso de Ocho). Basado en gran medida de la evidencia arqueológica, Galinat ha concluido que tanto en México como en el suroeste de los Estados Unidos se sembraba la misma raza indígena antigua, Chapalote, la cual sufrió un cambio evolutivo lento por varios miles de años. La introgresión del Harinoso de Ocho le confirió al Chapalote beneficios adicionales como mayor rendimiento, menor dureza del grano y una mayor capacidad de adaptación; el movimiento del maíz fuera del noroeste de México y del suroeste de los Estados Unidos ocurrió a lo largo de múltiples vías. Galinat concluyó que la dirección de la difusión del Maíz Ocho en América del Norte fue del suroeste al noreste; al parecer, el Maíz de Ocho llegó a Nueva Inglaterra alrededor del año 1400 de nuestra era. La hipótesis de Galinat parece ser congruente con los análisis de isoenzimas de Doebley

et al. (1986, 1988). Con el descubrimiento de las razas Apachito, Azul, Gordo y la presencia de Cristalino de Chihuahua en Durango y Chihuahua y la presencia de Olotón y Mushito en Oaxaca y Michoacán, respectivamente, Hernández y Alanís (1970) llegaron a la conclusión de que existían dos vías de dispersión del centro de México al suroeste de los Estados Unidos. Una de las vías fue a lo largo de la costa del Pacífico a través de Jalisco, Nayarit, Sinaloa y Sonora.

Clasificación racial del maíz.

Al inicio del siglo 20, muy poco se había investigado en relación a la diversidad de las variedades de maíz en el ámbito mundial. Uno de los problemas que se han señalado para lograr una clasificación natural aceptable es el tipo de variación que existe en las poblaciones; cuando el tipo de variación es discreta, es decir, que existe una separación clara de las variedades con base en aspectos morfológicos y genéticos, el problema de la clasificación se simplifica. En el caso de maíz, la variación entre variedades y razas es continua, es decir, no existe una línea divisoria clara entre ellas. Entre otras cosas, la enorme diversidad de climas en los que se cultiva el maíz, los sistemas de producción, la selección humana e intercambio de semillas, la multitud de usos y el sistema de reproducción que depende de la fecundación cruzada, han creado la diversidad que se conoce en la actualidad, la cual ofrece un gran número de dificultades para la clasificación. A finales del siglo 19, Sturtevant (1880, 1899) propuso una clasificación del maíz en seis grupos basado principalmente en la composición del endospermo: *Zea identata* Sturt. (Dentado), *Zea everta* Sturt. (Palomero), *Zea indurata* Sturt. (Cristalino), *Zea saccharata* Sturt. (Dulce), *Zea tunicata* Sturt. (Tunicado), *Zea amylacea* Sturt. (Harinoso). Con la acumulación de información en citología, genética y antropología durante la primera mitad del siglo 20, Anderson y Cutler (1942) reconocieron formalmente que la clasificación de Sturtevant era sencilla y útil con fines comerciales pero demasiado artificiales dado que los caracteres de grano usados en dicha clasificación dependen de genes simples. Estos investigadores señalaron que una clasificación más natural puede ser difícil de lograr, puede ser incompleta y parcialmente subjetiva; en contraparte, una clasificación natural tendrá un gran valor dado que puede dar mayor confianza en el entendimiento de las relaciones y origen de los organismos en estudio. Para Anderson y Cutler (1942), el problema del reconocimiento de las razas de maíz es comparable a la de las razas humanas, por lo que propusieron la agrupación de *Zea mays* L. en razas y sub-razas. Anderson y Cutler (1942) definieron la palabra "raza" como "un grupo de individuos con suficientes características en común para permitir su reconocimiento como un grupo". Desde el punto de vista genético, la raza es "un grupo de individuos con un número significativo de genes en común, las razas principales con un menor número en común que las sub-razas"

La variabilidad del maíz de México

Ha sido objeto de varios estudios que han descrito las razas y las relaciones raciales a lo largo de casi un siglo. El primer estudio que documentó con gran detalle el maíz de México fue el de Chávez (1913) quien describió 56 variedades con base en caracteres del grano, olote, mazorca y el período de crecimiento vegetativo. Muchas de las variedades corresponden a las razas descritas recientemente y que se siembran en la actualidad. Como parte del esfuerzo de recolectar germoplasma de los diferentes cultivos a nivel mundial, Nikolai I. Vavilov y Bartolow, (1987) describieron el maíz de México a finales de la década de 1920. Kuleshov (1929, 1930) divide el maíz mexicano en tres tipos: (1). Centro de México: este tipo es endémico de los Valles Altos Centrales de México, con vainas de las hojas muy pubescentes, con presencia de antocianinas, hojas caídas, número reducido de ramas de la espiga, raíces superficiales (que puede conducir a un acame severo) y al parecer con cierto grado de resistencia al frío y a la sequía. (2). Dentados. Plantas con 18 a 25 hojas, con o sin amacollar, distribuidos en las tierras bajas y elevaciones intermedias. (3). Tipo de hojas largas y angostas. Variedades distribuidas en el sur de México, plantas con 18 a 35 hojas, con o sin amacollar, hojas caídas, largas y angostas con la presencia de antocianinas, con la coloración más intensa en Chiapas, y las hojas que cubren la mazorca son muy fuertes.

Diversidad del Teocintle

Los parientes silvestres del maíz conocidos colectivamente como teocintle, están representados por especies anuales y por especies perennes diploides y tetraploides. 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 hectárea hasta varios kilómetros cuadrados. En los últimos 25 años se han logrado grandes avances en la conservación *ex situ* y en el conocimiento de la distribución natural del teocintle en México (Sánchez, 2008). Durante gran parte del siglo 20, los trabajos de Collins fueron la referencia más completa acerca de la distribución del teocintle en México (Collins, 1921; Collins, Kempton y Stadelman, 1937); sin embargo, en la década de 1960 se publicó un trabajo muy completo por Wilkes (1967) que incluyó aspectos de etnobotánica, distribución geográfica, citología, fisiología y algunos aspectos morfológicos del teocintle de México y Guatemala. Con base en diversos estudios de variación isoenzimática y ADN, Doebley (1990) y Wilkes (2004) presentan la taxonomía del género *Zea* comparando las proposiciones de Wilkes (1967) y Doebley e Iltis (1980). Doebley define a la raza Huehuetenango como una subespecie independiente y no como una variante de *ssp. parviglumis*. Un aspecto que se enfatiza en los estudios de Doebley es la gran variación de *ssp. parviglumis* (Balsas) indicando que si

ssp. mexicana se divide en las razas Chalco, Mesa Central y Nobogame, ssp. *parviglumis* debería dividirse en las razas Jalisco, sureste de Guerrero y Balsas Central. Posterior al trabajo de Wilkes (1967), el trabajo más reciente de descripción detallada de la morfología, citología y distribución geográfica es el de Sánchez *et al.* (1998). Por su parte Fukunaga *et al.* (2005) y Buckler *et al.* (2006) analizaron aspectos de estructura genética y filogeografía con base en microsatélites e isoenzimas respectivamente. En general los estudios citados anteriormente muestran una separación de los teocintles anuales mexicanos en grupos claramente distinguibles, lo cual está más acorde con la clasificación racial de Wilkes (1967) que con la taxonomía del género *Zea* propuesta por Doebley e Iltis (1980), basada en especies y subespecies. Los teocintles perennes y guatemaltecos también tienden a distinguirse en cuatro entidades claramente diferenciables: *Z. perennis*, *Z. diploperennis*, *Z. luxurians* y el teocintle de Huehuetenango.

Valor de la diversidad del maíz y del teocintle

En la actualidad, la superficie sembrada con maíz en México es de alrededor 8 millones de hectáreas, con una producción total de 23 millones de toneladas. El consumo medio per cápita como alimento es de aproximadamente 128 kg / año, la más alta de las Américas. Todas las partes de la planta de maíz se usan de alguna forma, el Museo Nacional de Culturas Populares publicó un libro sobre recetas, que incluye 605 formas diferentes de cocinar el maíz (Museo Nacional de Culturas Populares, 1984). La mayoría de las razas conocidas de maíz de México fueron caracterizadas respecto a los componentes químicos del grano por Hernández (1986). Los resultados de ese estudio indican que existe gran variabilidad entre las razas para todos los parámetros estudiados (Triptofano, lisina, proteínas, almidón, aceite y el contenido de azúcar). Los resultados de Hernández (1986) se usaron para calcular promedios de varios grupos de razas con base en su uso, los datos se presentan en el Cuadro 1. Entre otras conclusiones, las razas comerciales, las más importantes desde el punto de vista económico, tuvieron una calidad nutricional inferior (Tuxpeño, Vandefío, Celaya y Chalqueño). Sin embargo, las razas de usos especiales como Maíz Dulce y Dulcillo del Noroeste presentaron los valores más altos para todos los parámetros de calidad, algunos de ellos con una calidad muy cerca de variedades opaco-2 (Quality Protein Maize). Además de los compuestos químicos relacionados con la calidad del grano, en los últimos años se han investigado los compuestos relacionados con los colores de grano. Por ejemplo en el maíz azul de los valles altos centrales, la capa de aleurona contiene pigmentos de antocianina que le dan el color; las antocianinas poseen propiedades químicas relacionadas con la reducción del colesterol y triglicéridos del torrente sanguíneo por lo que reducen las afecciones cardíacas. Las antocianinas del maíz también pueden ser la base en la

elaboración de colorantes naturales de vinos, mermeladas y jugos de fruta (Arellano *et al.*, 2003).

Uso potencial del teocintle en el mejoramiento del maíz

El uso potencial del teocintle en el mejoramiento del maíz se ha evaluado desde la década de 1950; varios investigadores concluyeron que el teocintle puede ser un germoplasma valioso para el mejoramiento del maíz, ofreciendo cierta resistencia a aspectos tales como las enfermedades y otros factores adversos. Adicionalmente, se ha comprobado que el germoplasma de teocintle puede ser transferido al maíz y persiste en las generaciones avanzadas de retrocruzamiento (Rincón, 2001; Kato y Sánchez, 2002). Reeves (1950) incorporó germoplasma de dos variedades de teocintle (Guatemala y Nobogame) a cuatro líneas Texas de maíz; la evaluación de las líneas recobradas se hizo con base en tolerancia al calor y aptitud combinatoria para rendimiento. La transferencia de germoplasma de teocintle incrementó la tolerancia al calor y a la sequía pero no cambió significativamente su aptitud de rendimiento en las combinaciones híbridas estudiadas. Los mejores rendimientos se obtuvieron con el uso del teocintle tipo Guatemala (*Zea luxurians*); algunas de las líneas dieron lugar a híbridos con caracteres no deseables y otras con mejores características que las líneas originales. Sehgal (1963) estudió los efectos heteróticos de germoplasma de teocintle en maíz concluyendo que en condición heterocigótica, los efectos heteróticos del germoplasma de teocintle se expresan principalmente en incremento en rendimiento, altura de planta, longitud de la rama central de la espiga y mayor precocidad; ciertos segmentos tienen efectos negativos cuando están en condición homocigótica. Cohen y Galinat (1984) y Casas *et al.* (2001, 2003) estudiaron los efectos de germoplasma de teocintle en caracteres cuantitativos de líneas de maíz; 13 en ambos casos se encontraron diferencias significativas en rendimiento de grano, heterosis y valores más altos de aptitud combinatoria. Magoja y Pischedda (1994) usaron *Zea perennis* y *Zea diploperennis* como fuentes de genes silvestres con el fin de incrementar la variabilidad genética y heterosis en diversas fuentes de maíz en Argentina. En base al método de retrocruzamiento y selección de plantas deseables en cada etapa de recuperación, estos autores indican que la variabilidad generada por el uso de teocintle perenne tetraploide es muy grande y que en la segunda retrocruza fue posible recobrar la mayor parte de los caracteres de importancia agronómica del maíz. Mangelsdorf (1958, 1985) encontró que en materiales modificados por germoplasma de teocintle anual han aparecido mutaciones espontáneas en frecuencias mayores que las producidas por dosis masivas de rayos X; algunas han sido estables y otras inestables; De acuerdo a este autor, los efectos mutagénicos de teocintle pueden ser debidos a que los cromosomas de teocintle no son completamente

homólogos a los de maíz y que debido a esto pueden ocurrir pequeñas deficiencias y duplicaciones no detectables citológicamente; así mismo, se sugiere que elementos móviles como los reportados por McClintock (1984) y otros pueden estar involucrados. Burak y Magoja (1990) encontraron resultados similares a los referidos anteriormente al usar *Zea perennis* como fuente de germoplasma de teocintle; Aún cuando se desconocen los mecanismos que generan las mutaciones, la introgresión de *Zea perennis* en maíz condiciona alta variabilidad que se expresa modificando tanto caracteres cuantitativos como de herencia simple.

Resistencia a enfermedades

Destacan los trabajos de Nault y colaboradores sobre chicharritas (*Dalbulus* spp.) y su relación con la transmisión de virus al maíz y al teocintle (Nault y Findley, 1981; Nault *et al.*, 1982; Findley *et al.*, 1983; Nault, 1983, 1993). Como resultado de sus observaciones estos investigadores indican que los teocintles anuales fueron susceptibles a los virus que atacan al maíz, mientras que los teocintles perennes presentaron resistencia a la mayoría de los virus estudiados. Eubanks y colaboradores han estudiado la resistencia de *Tripsacum dactyloides* y *Zea diploperennis* a plagas insectiles que atacan la raíz. Con base en bioensayos y trabajos de campo han encontrado que la cruce entre las dos especies referidas es resistente al daño de insectos rizófagos; la mayor parte de dichos trabajos han sido publicados en Maize Genetics Cooperation Newsletter (MNL 67: 39-41; 73: 29-30; 74: 27-32). Wang *et al.* (2008) incorporaron germoplasma de *Zea mays* ssp. Mexicana, a la línea élite Ye515 de China. Después de dos retrocruzas y cuatro ciclos de autofecundación se obtuvieron líneas recobradas las cuales mostraron gran variación con respecto a caracteres de mazorca, resistencia a diversas enfermedades y composición química del grano. Los contenidos de proteína y algunos aminoácidos esenciales se incrementaron, por lo que concluyeron que la introgresión de *Z. mays* ssp. Mexicana en maíz puede ayudar a producir líneas con mejor valor agronómico y mejor calidad nutricional.

Diversidad genética

La diversidad genética dentro de las especies es la razón principal por la que una determinada especie tenga la oportunidad de evolucionar bajo condiciones cambiantes del ambiente y presiones de selección; así mismo, el conocimiento de la diversidad genética es indispensable para diversificar las fuentes de germoplasma, tratar de minimizar los riesgos de vulnerabilidad genética e incrementar las probabilidades de detectar alelos favorables. No es común llevar a cabo estudios globales para evaluar la diversidad genética de un cultivo y de sus parientes silvestres; en un estudio muy amplio de la diversidad isoenzimática de las razas de maíz y teocintle, se caracterizaron alrededor de 1,200 accesiones, híbridos comerciales de México y líneas de

los estados Unidos por Goodman y Stuber (1997), en la Universidad de Carolina del Norte. Con el fin de mostrar la importancia de la diversidad genética de las poblaciones de *Zea* en Mesoamérica, respecto al resto de Las Américas, se presenta un resumen de los resultados más relevantes (adaptado de Sánchez *et al.*, 2000a; Doebley *et al.*, 1984). Las diferencias en la riqueza alélica en las razas de maíz entre las regiones estudiadas fueron significativas (Cuadro 3). Se registró un total de 250 alelos para México y Guatemala. El teocintle, las razas andinas y el área de Colombia-Venezuela tuvieron 208, 184 y 152, respectivamente. La región del Caribe, los híbridos de México y las líneas más populares de los EU registraron sólo 62, 57 y 35 alelos, respectivamente. Resultados similares se observan para el número de alelos por raza (NAR), los alelos privados, loci polimórficos (LP), la diversidad genética por raza (Hr) y la heterocigosidad observada (Ho).

Análisis de la diversidad del maíz y teocintle de México

Bases de datos, características y limitaciones Para estudiar la diversidad dentro y entre poblaciones se usaron diferentes tipos de marcadores: morfológicos, agronómicos, genéticos (isoenzimas, nudos cromosómicos) y marcadores moleculares (microsatélites). Los tipos de análisis se orientaron a la estimación de la diversidad genética entre y dentro de poblaciones; adicionalmente se llevaron a cabo análisis filogenéticos a fin de avanzar en el estudio de las relaciones evolutivas entre especies del género *Zea*. Para lograr lo anterior, se integraron diferentes bases de datos (Cuadro 4), las cuales son muy variables respecto al número de plantas, caracteres considerados, número de loci, número de razas y número de accesiones haciendo muy difícil la integración y comparación de resultados entre estudios. Por ejemplo, se dispone de datos de microsatélites (SSRs) de 454 plantas, mientras que la base de datos climáticos generada por el Dr. Hugo Perales incluye más de 13,000 accesiones. Dado que sería casi imposible estimar las relaciones entre accesiones, especialmente en las bases de datos con varios miles de registros, se decidió tomar a las razas como unidad de estudio.

Razas y Grupos raciales con base en los datos morfológicos, agronómicos y climáticos

Con excepción de las variables número de plantas y acamé de raíz de los datos LAMP (1991), en todos los casos la variabilidad entre razas es al menos 10 veces mayor que la variabilidad entre accesiones dentro de razas. Con base en lo anterior, los análisis de agrupamiento presentados en las figuras 1 a 7 se basaron en los promedios de razas; en el caso de los datos de LAMP (1991), las variables referidas anteriormente no se incluyeron en el análisis de agrupamiento. Como era de esperarse, los resultados presentados en las figuras 1 a 7 difieren en el número de grupos y en los

componentes de cada grupo, sin embargo hay consistencia en gran parte de los agrupamientos obtenidos. Los análisis con datos morfológicos que involucran caracteres de espiga, espiguilla, mazorca y planta tienden a dar agrupamientos congruentes con los agrupamientos descritos en estudios publicados anteriormente (Wellhausen *et al.*, 1951; Cervantes, 1978; Sánchez, 1989). Cuando se combinan los datos morfológicos e isoenzimáticos, se mejora la resolución y orden en los agrupamientos, algunas razas se ubican de tal manera que se apoya con gran claridad los resultados de los estudios usados como referencia. Los grupos definidos con suficiente claridad son Cónico, Sierra de Chihuahua, Ocho Hileras de Grano, Chapalote, Dentados Tropicales y Tardíos del Sureste. Pepitilla parece estar más cercanamente relacionado al grupo de Tropicales Tardíos, mientras que Ancho y Jala aparecen más relacionados con el grupo de Ocho Hileras. Los datos climáticos provenientes de Ruíz *et al.* (2008), y Perales (2010), dividen a las razas de maíz en cuatro grandes grupos, los cuales concuerdan en gran medida con los datos agronómicos del Programa Latinoamericano de Maíz (LAMP, 1991), los datos de mazorca de CONABIO y los datos del CIMMYT; en conjunto los grupos tienen una relación clara con las áreas de adaptación de las razas, la diferencia más notable ocurre, en donde las razas de la Sierra de Chihuahua parecen más semejantes a las del noroeste de México, que a las del Valle de México. Se considera que las diferencias encontradas en los agrupamientos son debidos sobre todo a efectos del muestreo, es decir, el origen de los datos, el número de variables consideradas y el número de accesiones para cada raza; a pesar de las diferencias entre agrupamientos, los resultados son bastante satisfactorios. Desde el punto de vista climático, las razas quedan agrupadas en: (i) Razas con adaptación a ambientes templados a semi-cálidos del Valle de México, Sierra de Chihuahua y áreas de precipitación mayor de 1000 mm de los estados de Veracruz, Oaxaca y Chiapas. Las dos primeras áreas corresponden en su mayoría al Grupo Cónico y al Grupo Sierra de Chihuahua descritos por Sánchez y Goodman (1992), mientras que la tercera área incluye gran parte de las razas conocidas como Tardíos del Sureste (Sánchez *et al.*, 2000b). (ii) La segunda división incluye razas adaptadas a ambientes semi-cálidos y cálidos de la Planicie Costera del Pacífico, partes del Bajío, Mesa del Norte y zonas intermedias de Guerrero; con excepción de Pepitilla y Tuxpeño Norteño, la mayoría de las razas involucradas aquí, se relacionan cercanamente con los grupos Chapalote y Ocho Hileras descritos por Sánchez *et al.* (2000b). (iii) El tercer grupo comprende las razas adaptadas a ambientes muy cálidos, incluyendo a los maíces tropicales tardíos y precoces del sureste de México como Tuxpeño, Vandeano, Tepecintle, Olotillo, los Zapalotes, NalTel y Conejo.

Datos morfológicos de teocintle

Se incluyeron datos de 102 accesiones, caracterizadas con base en 15 variables: Altitud del sitio de colecta, Días al floración masculina y femenina, Número de hojas, Longitud de hoja, Ancho de hoja, Altura de planta, Número de hijos, Peso de 100 semillas, Ramas de la espiga, Longitud de espiga, Longitud de la parte ramificada, Longitud de la rama central, Longitud y ancho de espiguilla. Los datos provienen del trabajo de Sánchez *et al.* (1998).

Origen

Aunque se ha dicho y escrito mucho acerca del origen del maíz, todavía hay discrepancias respecto a los detalles de su origen. Generalmente se considera que el maíz fue una de las primeras plantas cultivadas por los agricultores hace entre 7 000 y 10 000 años. La evidencia más antigua del maíz como alimento humano proviene de algunos lugares arqueológicos en México donde algunas pequeñas mazorcas de maíz estimadas en más de 5 000 años de antigüedad fueron encontradas en cuevas de los habitantes primitivos (Wilkes, 1979, 1985). Las varias teorías relacionadas con el centro de origen del maíz se pueden resumir en la siguiente forma:

Origen Asiático

El maíz se habría originado en Asia, en la región del Himalaya, producto de un cruzamiento entre *Coix spp.* y algunas *Andropogóneas*, probablemente especies de *Sorghum*, ambos parentales con cinco pares de cromosomas (Anderson, 1945). Esta teoría no ha tenido un gran apoyo y se reconoce es uno de los cultivos alimenticios que se originaron en el Nuevo Mundo. Sin embargo, la teoría de que el maíz es un anfidiplóide está ganando terreno a partir de estudios citológicos y con marcadores moleculares.

Origen andino

El maíz se habría originado en los altos Andes de Bolivia, Ecuador y Perú (Mangelsdorf y Reeves, 1959). La principal justificación para esta hipótesis fue la presencia de maíz reventón en América del Sur y la amplia diversidad genética presente en los maíces andinos, especialmente en las zonas altas de Perú. Una seria objeción a esta hipótesis es que no se conoce ningún pariente salvaje del maíz, incluyendo teocintle, en esa región (Wilkes, 1989). En los últimos años, Mangelsdorf descartó la hipótesis del origen andino.

Origen mexicano

Muchos investigadores creen que el maíz se habría originado en México donde el maíz y el teocintle han coexistido desde la antigüedad y donde ambas especies presentan una diversidad muy amplia (Weatherwax, 1955; Iltis, 1983; Galinat, 1988; Wilkes, 1989). El hallazgo de polen fósil y de mazorcas de maíz en cuevas en zonas arqueológicas apoyan seriamente la posición de que el maíz se había originado en México.

Evolución

El debate sobre el origen del maíz todavía continúa y comprender ese problema no es solo de interés meramente académico. Es importante para promover programas agresivos de mejoramiento y para la transferencia de caracteres deseables de especies silvestres afines y cultivares locales en la evolución y el continuo mejoramiento del maíz. Hay varios artículos que revisan y discuten el origen del maíz y para información más detallada el lector puede referirse a las Referencias que se encuentran al final de este capítulo. Las teorías sobre el origen del maíz actualmente aceptadas se resumen a continuación.

Origen del maíz tunicado

Mangelsdorf defendió la hipótesis de que el maíz se originó de una forma silvestre de maíz tunicado en las tierras bajas de América del Sur: propuso que el teocintle era un híbrido natural de *Zea* y *Tripsacum* (Mangelsdorf, 1947, 1952, 1974; Mangelsdorf y Reeves, 1939, 1959). Aunque finalmente Mangelsdorf descartó esta hipótesis, la misma generó y estimuló gran cantidad de investigación. En los últimos tiempos la hipótesis de participación de las tres especies, maíz tunicado, teocintle y *Tripsacum* fue rechazada al no estar apoyada por datos citotaxonómicos y citogenéticos del maíz y del teocintle.

Origen del maíz silvestre

El maíz se originó de una antigua forma salvaje de maíz nativo, ahora extinta, en las alturas de México o Guatemala (Weatherwax, 1954, 1955; Mangelsdorf 1974). Randolph (1959) sugirió que los ancestros del maíz cultivado eran alguna forma de maíz silvestre. El maíz primitivo, el teocintle y *Tripsacum* divergían entre ellos muchos miles de años antes de que el maíz silvestre evolucionara como para llegar a ser una planta cultivada. Como nunca se han encontrado el maíz silvestre o formas silvestres de plantas de maíz, esta teoría no recibe gran consideración.

Origen del teocintle

El maíz deriva del teocintle a través de mutaciones y por selección natural (Longley, 1941) o fue obtenido por los primeros agricultores fitomejoradores (Beadley, 1939, 1978, 1980). Es generalmente aceptado el hecho de que el teocintle es el antecesor silvestre y/o allegado al maíz y que ha participado directamente en el origen del maíz cultivado. La hipótesis de Beadley de que el maíz es una forma domesticada de teocintle ha encontrado considerable apoyo (Mangelsdorf, 1986; Galinat, 1988, 1995; Goodman, 1988; Doebley, 1990).

Los granos de teocintle están encastrados en frutos de envolturas rígidas. Los componentes de esas envolturas rígidas también están presentes en el maíz, pero su desarrollo está alterado de modo tal que los granos no están encastrados como en el teocintle, sino que están expuestos en la mazorca. Doebley y Stec (1991, 1993), Doebley *et al.* (1990) y Dorweiler *et al.* (1993) han identificado, descrito y mapeado genéticamente un locus de características cuantitativas (QTL), el tga 1 (arquitectura de gluma teocintle 1) el cual con-trola esta diferencia fundamental entre maíz y teocintle. Cuando este QTL de maíz, el tga 1, fue transferido al teocintle, su grano no fue retenido fuertemente dentro de la cúpula y quedó parcialmente expuesto. En el experimento contrario, cuando el QTL de teocintle fue transferido al maíz, la gluma se endureció y desarrolló características similares a las del teocintle. Este descubrimiento del tga 1 explica uno de los posibles pasos de la transformación del teocintle en maíz. Esto también ilustra el hecho de que la evolución de una nueva adaptación puede ser gobernada por un locus simple y que esa evolución puede ocurrir en relativamente pocas etapas amplias (Orr y Coyne, 1992). Doebley (1980) sugirieron que el maíz y el teocintle son dos subespecies de *Zea mays*. Esta opinión, sin embargo, no es muy aceptada por los fitomejoradores del maíz aunque cuenta con el apoyo de los botánicos.

Algunos experimentados estudiosos del maíz no están de acuerdo con la teoría de la evolución del teocintle a maíz y creen que el maíz se originó de antiguas formas de maíz silvestre (Mangelsdorf, 1986; Wilkes, 1985, 1989). Wilkes (1979) y Wilkes y Goodman (1995) han resumido en forma de diagrama varios modelos probables para el origen del maíz. Estos son: i) evolución vertical del maíz moderno a partir de maíz silvestre; ii) progresión de teocintle a maíz; iii) separación del maíz y el teocintle, originados ambos en un ancestro común, habiéndose separado durante el proceso evolutivo; y, iv) hibridación, habiéndose originado el maíz como un híbrido entre teocintle y una gramínea desconocida. Los últimos informes indican que la naturaleza anfiploide o tetraploide del cariotipo del maíz agrega un elemento más al enigma del origen del maíz.

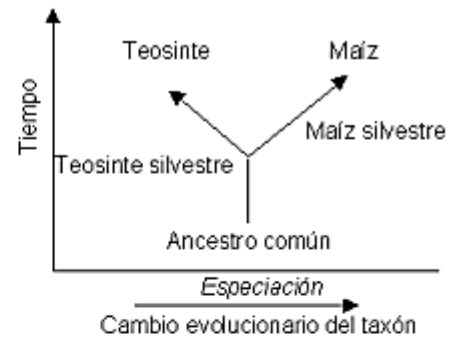
Ya sea que el maíz se haya originado del teocintle o que el teocintle y el maíz se originaron separadamente, hay un hecho indiscutido y es que el germoplasma del teocintle ha introgregado extensivamente en el del maíz durante su evolución y domesticación en México. A partir de las evidencias disponibles es posible concluir que el origen del maíz involucró la mutación de varios loci importantes en las formas antiguas de teocintle y de ahí esos genes se trasladaron a estructuras genéticas favorables bajo el efecto de numerosos loci menores (Galinat, 1988; Doebley, 1994). La notable transformación de una gramínea maleza a planta altamente productiva con una mazorca llena de granos comestibles y en tan corto tiempo, ya sea por selección natural o con la participación de agricultores-fitomejoradores, es sin embargo difícil de comprender.

FIGURA 1

Teorías relacionadas con la evolución del maíz



A. Evolución vertical: maíz de maíz silvestre



B. Evolución vertical: maíz y teosinte de un ancestro común pero con la domesticación del maíz a partir de maíz silvestre



C. Evolución progresiva: maíz de teosinte

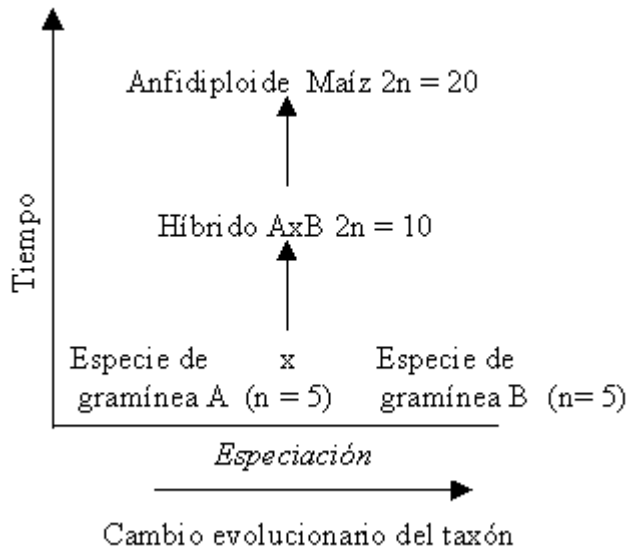


D. Origen híbrido del maíz

Fuente: adaptado de Wilkes and Goodman, 1995

FIGURA 2

Posible origen híbrido del maíz con duplicación de los cromosomas



Basados en la discusión anterior sobre la evolución del maíz, es posible considerar los siguientes escenarios para el futuro mejoramiento del maíz:

- Hasta el momento no hay ninguna evidencia de que haya habido introgresión de genes de Maydeas orientales en el maíz cultivado. Los intentos de cruzar especies de Coix con maíz cultivado no han sido exitosos (Koul y Paliwal, 1964; Kumar y Sachan, 1991). Los intentos para transferir genes de especies de Sorghum (tribu Andropogóneas) por medio de la hibridación convencional tampoco han dado resultados positivos.
- El teocintle y el maíz se cruzan libremente y los genes para resistencia y tolerancia a los estreses naturales presentes en el teocintle han sido transferidos al maíz. Sin embargo, ciertos segmentos de cromosomas de teocintle han sido aislados internamente de la libre recombinación con maíz. Galinat (1988), cree que la historia de la transformación de teocintle en maíz apoyada con la fuerza de la selección humana, abre grandes posibilidades para usar la variabilidad genética existente y la nueva variabilidad de las poblaciones de teocintle para llevar la sorprendente planta del maíz a aún mayores logros por medio de un fitomejoramiento creativo (ver también Wilkes, 1989). El descubrimiento de teocintle silvestre perenne diploide (*Zea*

diploperennis) ha abierto posibilidades adicionales que deben ser exploradas.

- *Tripsacum*, otro pariente silvestre del maíz, no se cruza libremente con el teocintle ni con el maíz. Sin embargo, *Tripsacum* es el único género con el cual se ha cruzado el maíz y con el cual se han producido híbridos viables que pueden crecer hasta alcanzar la madurez. Esto ha sido posible con especies diploides de 36 cromosomas (James, 1979). De Wet y Harlan (1974, 1978) y más recientemente Leblanc *et al.* (1995) han informado de algunos cruzamientos exitosos entre maíz y algunas formas tetraploides de *Tripsacum*. Algunos segmentos de cromosomas de *Tripsacum* pueden ser sustituidos por segmentos de maíz y de este modo puede haber ocurrido el intercambio genético entre esas especies. Los beneficios de tal introgresión experimental de *Tripsacum* han sido descritos por varios investigadores (Galinat, 1988; Wilkes, 1989). También se han desarrollado nuevas formas para cruzar exitosamente *Tripsacum* con maíz, abriendo así más posibilidades para transferir caracteres deseables al maíz (Jewell e Islam Faridi, 1994; Leblanc *et al.*, 1995). Esto podría drásticamente alterar el desarrollo del futuro del fitomejoramiento del maíz y facilitar el uso de semillas de variedades de alto rendimiento y de híbridos por parte de los agricultores en los países en desarrollo.

Difusión del maíz

- La difusión del maíz a partir de su centro de origen en México a varias partes del mundo ha sido tan notable y rápida como su evolución a planta cultivada y productora de alimentos. Los habitantes de varias tribus indígenas de América Central y México llevaron esta planta a otras regiones de América Latina, al Caribe y después a Estados Unidos de América y Canadá. Los exploradores europeos llevaron el maíz a Europa y posteriormente los comerciantes lo llevaron a Asia y África.
- Se considera que alrededor del año 1000 DC la planta de maíz comenzó a ser desarrollada por agricultores-mejoradores siguiendo un proceso de selección en el cual conservaban las semillas de las mazorcas más deseables para sembrar en la próxima estación. Esta forma de selección de las mazorcas más grandes todavía es usada por los agricultores en México para mantener la pureza deseada de las razas de maíz; en las alturas de México Central esto es aún un rito motivo de ceremonias religiosas anuales. Después de la cosecha del maíz los agricultores se reúnen para esas ceremonias y llevan consigo las mejores mazorcas en las que el productor y el propietario reciben los honores (Listman y Estrada, 1992).
- Cuando Cristóbal Colón llegó a Cuba en el año 1492 los agricultores americanos, desde Canadá a Chile, ya estaban cultivando variedades

mejoradas de maíz. Cuando regresó a España en 1493, probablemente llevó consigo semillas de varios cultivares locales de maíces duros. Hacia fines de los años 1500 el maíz era extensivamente cultivado en España, Italia y sur de Francia y la difusión del maíz continuó a otros países del Viejo Mundo. Se cree que los navegantes portugueses introdujeron el maíz en África a principios de 1500 ya que tenían motivos para su cultivo dentro del contexto del tráfico de esclavos. Miracle (1966), que ha llevado a cabo cuidadosos estudios sobre el maíz en África, piensa que el maíz fue introducido en África tropical en varios lugares distintos al mismo tiempo. La evidencia lingüística sugiere que muchas áreas de África tropical recibieron el maíz a través del Sahara, probablemente por medio de los mercaderes árabes.

- El maíz también llegó al sur del Asia a principios del 1500 (Brandolini, 1970), por medio de los comerciantes portugueses y árabes desde Zanzíbar. Es probable también que el maíz haya sido primeramente introducido en el noroeste de la región del Himalaya por los mercantes de la ruta de la seda, de donde posteriormente se difundió a muchas regiones vecinas (Dowswell, Paliwal y Cantrell, 1966). Hay una línea de pensamiento que opina que existieron contactos en épocas precolombinas entre el Nuevo y el Viejo Mundo, incluyendo Asia (Marszewski, 1978), y que las formas primitivas de maíz llegaron a Asia en esas oportunidades. Anderson (1945) y Stonor y Anderson (1949) sostienen que la región del Himalaya fue un centro secundario de origen del maíz; en la región del Himalaya, en Sikkim y Bhutan, se encuentran algunos tipos de maíz que no se encuentran en ninguna otra parte del mundo, por ejemplo, el maíz Primitivo Sikkim. Mangelsdorf (1974) cree, sin embargo, que no hay evidencia suficiente para sostener el origen asiático del maíz y ni siquiera la presencia de maíz en épocas precolombinas en India o en Asia.
- Ho (1956) indicó que el maíz fue introducido en China a principios del siglo XVI por rutas marítimas y terrestres. Suto y Yoshida (1956) informaron que el maíz fue introducido en Japón alrededor de 1580 por navegantes portugueses. El maíz se difundió como un cultivo alimenticio en el sur de Asia alrededor de 1550 y hacia 1650 era un cultivo importante en Indonesia, Filipinas y Tailandia. Alrededor de 1750 el cultivo del maíz estaba difundido en las provincias de Fukien, Hunan y Shechuan, en el sur de China. De esta manera, en menos de 300 años el maíz viajó alrededor del globo y se estableció como un importante cultivo alimenticio en numerosos países (Dowswell, Paliwal y Cantrell, 1996).

Morfología del maíz

La planta de maíz tropical es alta, con abundantes hojas y un sistema radical fibroso, normalmente con un solo tallo que tiene hasta 30 hojas. Algunas veces se desarrollan una o dos yemas laterales en la axila de las hojas en la mitad superior de la planta; estas terminan en una inflorescencia femenina la cual se desarrolla en una mazorca cubierta por hojas que la envuelven; esta es la parte de la planta que almacena reservas. La parte superior de la planta termina en una inflorescencia masculina o panoja; esta tiene una espiga central prominente y varias ramificaciones laterales con flores masculinas, todas las que producen abundantes granos de polen. Las comparaciones de las características morfológicas esenciales de la planta de maíz con aquellas de las especies más próximas como el teocintle y el *Tripsacum*. Más detalles y variaciones de la morfología de la planta de maíz y de las varias etapas del desarrollo de la planta se discuten en los párrafos siguientes.

Plántula

Las distintas partes de la semilla y del embrión del maíz se aprecian en la Figura 3. Una correcta descripción de las partes de la plántula de maíz es presentada por Onderdonk y Ketcheson (1972). Cuando la semilla se siembra en suelo húmedo, absorbe agua y comienza a hincharse, un proceso que procede más rápidamente a temperaturas altas como las que prevalecen en muchos ambientes tropicales en la estación húmeda; bajo estas condiciones, la semilla empieza a germinar en dos o tres días. En el invierno o en condiciones de bajas temperaturas del suelo como en las tierras altas, el proceso se demora y la emergencia de la radícula puede ocurrir a los seis u ocho días, dependiendo de la temperatura del suelo. Contrariamente a esto, la temperatura del suelo en algunos ambientes puede ser tan alta que la semilla puede morir, especialmente si falta humedad, por ejemplo en el cultivo de maíz de secano sembrado en suelo seco a la espera de las lluvias.

Sistema radicular

Las raíces seminales se desarrollan a partir de la radícula de la semilla a la profundidad a la que ha sido sembrada. El crecimiento de esas raíces disminuye después que la plúmula emerge por encima de la superficie del suelo y virtualmente detiene completamente su crecimiento en la etapa de tres hojas de la plántula. Las primeras raíces adventicias inician su desarrollo a partir del primer nudo en el extremo del mesocotilo. Esto ocurre por lo general a una profundidad uniforme, sin relación con la profundidad a que fue colocada la semilla. Un grupo de raíces adventicias se desarrolla a partir de cada nudo sucesivo hasta llegar a entre siete y diez nudos, todos debajo de

la superficie del suelo. Estas raíces adventicias se desarrollan en una red espesa de raíces fibrosas. El sistema de raíces seminales mencionado antes puede continuar activo durante toda la vida de la planta, pero sus funciones son insignificantes. El sistema de raíces adventicias es el principal sistema de fijación de la planta y además absorbe agua y nutrimentos. Mistrik y Mistrikova (1995) encontraron que el sistema de raíces adventicias seminales constituye cerca del 52% y que el sistema de nudos de las raíces es el 48% de la masa total de raíces de la planta de maíz.

Algunas raíces adventicias o raíces de anclaje emergen a dos o tres nudos por encima de la superficie del suelo; en algunos cultivares de maíz también se pueden desarrollar en un número mayor de nudos. La principal función de estas raíces es mantener la planta erecta y evitar su vuelco en condiciones normales. Se cree ahora que estas raíces también colaboran en la absorción de agua y nutrimentos (Feldman, 1994).

Corte de un grano maduro de maíz

Los distintos genotipos de maíz presentan marcadas diferencias en su sistema radical en lo que hace a su hábito, a su masa de raíces, al número de ramificaciones por unidad de longitud y a la difusión lateral de las raíces (Feldman, 1994). A causa de las dificultades que se encuentran para el estudio del sistema radical, invisible y subterráneo, las diferencias genéticas en el sistema radical del maíz no han sido debidamente estudiadas y explotadas. En el desarrollo de germoplasma tolerante a suelos ácidos la variabilidad en la longitud de las raíces de las plantas ha sido usada para seleccionar genotipos tolerantes en soluciones de nutrimentos (Magnavaca, Gardner y Clark, 1987) y en macetas en invernaderos (Urrea Gómez *et al.*, 1996). Algunos estudios recientes en líneas puras de maíz cultivadas bajo diferentes niveles de nitrógeno mostraron diferencias en la respuesta de la plasticidad del sistema radical a los distintos niveles de nitrógeno (Smith y Van Beem, 1995).

Sistema vegetativo

Las plántulas de maíz son visibles sobre la superficie cuando tienen tres hojas si bien sus puntos de crecimiento están aún bajo tierra. En esta etapa la planta muestra un crecimiento vigoroso el cual se origina en un solo punto de crecimiento que es el meristemo apical; todas las partes del tallo del maíz, tanto vegetativas como reproductivas, se producen a partir de este meristemo. El tallo consiste de cuatro estructuras básicas: los internodos, las hojas, el profilo y la yema o meristemo apical, que colectivamente son conocidas como el fitómero. El número de fitómeros producido durante la

fase vegetativa del desarrollo es regulada tanto por factores genéticos como ambientales (Galinat, 1959, 1994; Poething, 1994).

La anatomía de la hoja y del tallo del maíz han sido descritas por Esau (1977). El tallo tiene tres componentes importantes en sus tejidos: la corteza o epidermis, los haces vasculares y la médula. Los haces vasculares están ordenados en círculos concéntricos con una mayor densidad de haces y anillos más cercanos hacia la zona periférica epidérmica; su densidad se reduce hacia el centro del tallo. La mayor concentración de haces vasculares debajo de la epidermis proporciona al tallo resistencia contra el vuelco. Hunter y Dalbey (1937) compararon, en condiciones de campo, la anatomía del tallo de varias líneas puras que diferían en cuanto al vuelco. Las líneas con tallos más fuertes tenían más capas de esclerénquima de paredes gruesas debajo de la epidermis del tallo y también alrededor de los haces vasculares. Hay considerable variación entre los genotipos de maíz respecto al espesor de la epidermis, un carácter que es utilizado en la selección del germoplasma con mayor tolerancia al vuelco.

Sistema reproductivo

El maíz es una planta monoica; desarrolla inflorescencias con flores de un solo sexo las que crecen siempre en lugares separados de la planta. La inflorescencia femenina o mazorca crece a partir de las yemas apicales en las axilas de las hojas y la inflorescencia masculina o panoja se desarrolla en el punto de crecimiento apical en el extremo superior de la planta. Inicialmente, ambas inflorescencias tienen primordios de flores bisexuales; durante el proceso de desarrollo los primordios de los estambres en la inflorescencia axilar abortan y quedan así solo las inflorescencias femeninas. Del mismo modo, los primordios de gineceos en la inflorescencia apical abortan y quedan entonces solo inflorescencias masculinas. La determinación del sexo en el maíz es un proceso complejo que involucra una interacción entre determinantes genéticos (genes masculinizantes y feminizantes), ambientales, giberelinas y hormonas de la planta del tipo de los esteroides (Dellaporta y Calderón Urrea, 1994).

Muy pronto después, el extremo de la panoja también aparece por encima del verticilo de hojas. El pedúnculo de la panoja crece vigorosamente en esta etapa, llevando la panoja al extremo, por encima de toda la planta. La panoja es una estructura ramificada que está formada por una espiga central bastante conspicua en las plantas de maíz tropical. El número de ramificaciones laterales varía considerablemente y una espiga puede llegar a tener hasta 30 o 40 espiguillas.

La formación de la yema axilar que genera la mazorca está cubierta con 12 a 14 hojas modificadas. La formación que sostiene la mazorca se llama comúnmente caña y tiene nudos e internudos cortos aunque varía en longitud según las diversas razas de maíz. La mazorca normalmente no tiene ramificaciones laterales si bien algunas veces puede mostrar alguna ramificación o bifurcación en su base, lo cual es considerado un carácter indeseable. El eje de la mazorca recibe diferentes nombres según las regiones -olote, tusa, marlo- y se describe como la contraparte de la panoja central de la panoja principal. El olote lleva numerosas filas de óvulos, siempre en número par (Cheng Greyson y Walden, 1983; Stevens *et al.*, 1986; Hanway y Ritchie 1987; Cheng y Pareddy, 1994), han proporcionado descripciones detalladas del desarrollo de las flores y de la inflorescencia del maíz.

Granos de polen y estigmas

El polen de maíz es una estructura trinuclear; tiene una célula vegetativa, dos gametas masculinas y numerosos granos de almidón; su gruesa pared tiene dos capas, la exina y la intina y es bastante resistente. A causa de las diferencias de desarrollo entre las florecillas superiores e inferiores en las espiguillas masculinas y la maduración asincrónica de las espigas, el polen cae continuamente de cada espiga por un período de una semana o más.

Los estigmas son la prolongación del canal del estilo de los óvulos maduros en la mazorca. Dependiendo de la longitud de la mazorca y de las hojas que las cubren, los estambres pueden crecer hasta 30 centímetros o más para llegar al extremo de las hojas de cobertura o espatas. Los estambres están cubiertos por numerosos pelos o tricomas colocados en ángulo abierto con el estambre, donde serán retenidos los granos de polen. El desarrollo de las flores femeninas y de los óvulos en la mazorca es acropétalo, desde la base hacia arriba (Cheng y Pareddy, 1994). Sin embargo, y debido probablemente a la fertilización más temprana, el desarrollo del grano comienza a cinco centímetros por encima de la base de la mazorca. El desarrollo de los estambres continúa por varios días y los estambres receptivos aparecen en tres a cuatro días; permanecen receptivos y continúan creciendo por varios días más después de su emergencia por encima de las hojas de cobertura hasta que son polinizados.

Frutos y semillas

El grano o fruto del maíz es un cariopse. La pared del ovario o pericarpio está fundida con la cubierta de la semilla o testa y ambas están combinadas conjuntamente para conformar la pared del fruto. El fruto maduro consiste de tres partes principales: la pared, el embrión diploide y el endosperma

triploide. La parte más externa del endosperma en contacto con la pared del fruto es la capa de aleurona. Varios autores han presentado claras descripciones del grano de maíz: Esau (1977); Ritchie y Hanway (1992) y Hanway y Ritchie (1987). La estructura del endosperma del maíz es muy variable y le da al grano distintas apariencias. La clasificación del maíz en diferentes tipos basados en el endosperma se describe en el capítulo Tipos de maíz.

Fisiología del Maíz

La fisiología de los cultivos en general y la del maíz tropical en particular está descrita ampliamente en numerosas referencias (Evans, 1993; Hay y Walker, 1989; Squire, 1990; para maíz: Fischer y Palmer, 1984; Pearson y Hall, 1984). Esta sección señala las características fisiológicas del maíz que pueden ser manipuladas por medio del manejo del cultivo y por la selección de cultivares adaptados.

Captación del carbono y su uso

La producción de los cultivos depende de la intercepción de la radiación solar y de su conversión en biomasa. La cantidad de radiación incidente que es interceptada por el cultivo está determinada por el área foliar, por la orientación de la hoja y por su duración. El índice del área foliar (LAI) es importante para determinar la intercepción de la radiación hasta un valor cercano a 4 en el caso del maíz; después de este valor, el área adicional tiene poco efecto en la intercepción de la luz. La densidad de siembra es un factor determinante del LAI y de la intercepción de la radiación. Los cultivares de ciclo corto producen menos hojas para interceptar la radiación y requieren una mayor densidad de plantas para llegar a un rendimiento óptimo comparados con los cultivares tardíos.

Hay una amplia y altamente heredable variación genética para el ángulo de inserción de la hoja del maíz; además, el impacto de la arquitectura de la capa de hojas de las plantas en la intercepción y uso de la radiación han merecido considerable atención. Los efectos simulados indican que las hojas superiores erectas combinadas con las hojas horizontales inferiores dan lugar a un uso más eficiente de la radiación por parte de la capa total de hojas. Es de esperar que la importancia de este efecto sea mayor en las zonas tropicales donde el ángulo de incidencia de los rayos solares es mayor (Pearson y Hall, 1984), pero también el efecto es menor en cultivos C4 como el maíz, comparado con cultivos C3 (Hay y Walker, 1989). En el caso del maíz, la espata que cubre la mazorca contribuye a asimilar más materiales para la mazorca que otras hojas de la planta (Edmeades, Fairey y Daynard, 1979). Las hojas erectas por encima de la mazorca permiten una mayor

iluminación de las hojas que la recubren, obteniendo así un beneficio adicional de la arquitectura vertical de aquellas hojas. La iluminación de las hojas inferiores es importante para la continua absorción de nutrimentos durante la etapa de llenado de los granos y también es favorecida por las hojas erectas en la parte superior de la planta.

Distribución de los materiales asimilados

El maíz, como muchas otras plantas, tiende a mantener un equilibrio funcional entre la masa de raíces y la masa verde de tallos y hojas. Si uno de los recursos del suelo como el agua o los nutrimentos fuera un factor limitante, más materias asimiladas se trasladarían al sistema radical y el crecimiento de las raíces sería favorecido frente al crecimiento del resto de la planta. Si la radiación es el factor limitante del crecimiento ya sea a causa de la sombra o de la nubosidad, más materias asimiladas se dedican al crecimiento de la parte aérea y la relación raíz: tallo decrece.

Nutrimentos

Un cultivo de maíz que produce 4 000 kg/ha de grano requiere alrededor de 100 kg/ha de nitrógeno (N), 18 kg/ha de fósforo (P) y 68 kg/ha de potasio (K) (Sánchez, 1976). El sistema radical del maíz es capaz de absorber nutrimentos a través de toda la vida de la planta, pero la absorción declina durante la última parte del ciclo que corresponde al llenado del grano y a medida que comienza la senescencia de las hojas inferiores.

La respuesta en rendimiento del maíz a la fertilización nitrogenada es generalmente positiva y lineal hasta altas dosis cuando se lo compara a otros cultivos. El sistema radical del maíz no es ni relativamente simple ni altamente competitivo como el de las especies que tienen raíces más finas como los pastos.

Agua

Solo 3% de la radiación total que incide sobre el cultivo es usada para la fotosíntesis. Parte de la energía remanente calienta el follaje y este calor es disipado por medio de la transpiración y la evaporación de agua de las hojas. Un mm³ de agua es evaporado por 2,4 Mj de radiación solar. Un cultivo de maíz bien irrigado transpira cerca de 350 ml. de agua por cada gramo de materia seca producida sobre la tierra (Hay y Walker, 1989). En el campo hay pérdidas adicionales de agua por la evaporación del suelo. Solo una fracción de la materia seca producida forma el grano, lo que significa que un cultivo con buena disponibilidad de agua usa alrededor de 800 a 1 000 ml. de agua por cada gramo de grano producido.

Comportamiento de la floración

La temperatura es el elemento primario que influye sobre el desarrollo del maíz. Los cultivares se clasifican como de madurez temprana o tardía en base a sus requerimientos térmicos para cumplir ciertas etapas del desarrollo. El tiempo térmico es una medida de la temperatura acumulada por encima de un mínimo y por debajo de un máximo adecuados para el desarrollo. Las unidades de tiempo térmico son los grados-días. La floración es generalmente usada como el evento del desarrollo que caracteriza los cultivares como tempranos o tardíos.

Los cultivares de zonas tropicales altas parecen tener una base menor y/u óptimas temperaturas para el desarrollo que cultivares adaptados a zonas tropicales bajas. El rendimiento es seriamente afectado por la cantidad de radiación que el cultivo acumula por unidad de tiempo térmico. Un maíz tropical por lo general rinde menos que su homólogo de la zona templada porque las temperaturas en los trópicos son más altas y completa su ciclo vital en menos tiempo. Por la misma razón, los cultivares tempranos rinden menos que los tardíos. Cuando el rendimiento se expresa en base diaria, los rendimientos de los cultivares tempranos son iguales o algunas veces mayores que aquellos de los cultivares tardíos y tienden a tener un índice de cosecha más alto. Los efectos de la temperatura sobre el rendimiento del cultivo son tratados en el capítulo Estreses abióticos que afectan al maíz.

El maíz es un cultivo particular dentro de los cereales porque presenta las flores masculinas y femeninas separadas en el espacio en la panoja terminal y en las mazorcas laterales. La panoja terminal completa la mayor parte de su desarrollo antes del período de rápido desarrollo de la mazorca. Hay alguna evidencia de que la mazorca, o sea el órgano que se forma por último, puede ser un competidor relativamente débil por los materiales asimilados. Hay una influencia hormonal asociada con la dominancia apical que puede favorecer el crecimiento de la panoja y de la parte superior del tallo sobre el crecimiento de las mazorcas laterales, especialmente bajo condiciones de alta densidad de los cultivos. La selección para reducir el tamaño de la panoja en el maíz tropical ha estado asociado con un aumento en el número de granos por planta y con el rendimiento (Fischer, Edmeades y Johnson, 1987). Esto apoya, sin embargo, la hipótesis de que la panoja y la mazorca compiten por la materia asimilada en un momento crítico de la formación del rendimiento.

Llenado del grano

Una vez que se ha establecido el número de los granos por mazorca, el rendimiento final depende de la disponibilidad de materiales asimilados

corrientes y almacenados. El maíz no tiene una conexión vascular directa entre los granos y el olote. Los carbohidratos y otros nutrimentos se acumulan en el espacio libre debajo de los granos en desarrollo y se mueven hacia los granos siguiendo un gradiente de difusión. Una implicancia importante de este proceso es que los desbalances en el abastecimiento de los distintos constituyentes del grano pueden limitar su desarrollo. Por ejemplo, bajo las condiciones de baja disponibilidad de nitrógeno, el crecimiento del grano depende de una estricta estequiometría entre el carbono y el nitrógeno (Below, 1997). Si en el grano se acumula un exceso de carbohidratos, la concentración osmótica de la zona del pedicelo puede llegar a ser muy alta para una posterior entrada de carbono, hasta que otros compuestos estén disponibles para la conversión de los carbohidratos solubles en constituyentes del grano osmóticamente menos activos (Porter, Knievel y Shannon, 1987).

Secado del grano

En los trópicos, el maíz se cosecha generalmente con un contenido de humedad de 20%, sensiblemente menor a la humedad de 30-35% en la cual el maíz llega a su madurez fisiológica. En áreas templadas la tasa de secado es un factor crítico para la adaptación de los cultivares porque la cosecha debe ser completada antes del invierno. Estos cultivares se caracterizan por tener hojas finas de recubrimiento de la mazorca que se abren en la madurez, lo cual favorece su secado. En los trópicos, la sanidad y la protección de los granos son generalmente más importantes que la tasa de secado, y las variedades apropiadas para estas regiones se caracterizan por tener las espigas de la mazorca apretada y con un buen cierre del extremo. Las espigas abiertas o laxas permiten la entrada de plagas y patógenos, los que pueden ser particularmente dañinos cuando el grano es almacenado en la finca del productor con poco control de la temperatura y de la humedad. La implicación fisiológica de estos contrastes es que en los maíces tropicales se invierte una considerable cantidad de materia seca para la formación de las hojas de cobertura. Estas espigas representan una pérdida que se desarrolla al mismo tiempo que las panojas y las mazorcas y compite por materiales asimilables. Sin embargo, estas hojas de cobertura también sirven para almacenar carbohidratos solubles que pueden ser usados para llenar el grano. El impacto relativo de estos diferentes papeles de las hojas de cobertura sobre el rendimiento en grano de los distintos cultivares con un peso seco variable de las mismas no está sin embargo claro.

Citogenética del maíz

El maíz es una de las pocas especies diploides de cultivos alimenticios y tiene un juego básico de diez cromosomas. Otras especies del género *Zea* también son diploides con $2n=20$. La especie *Zea*

diploperennis, como su nombre lo indica es perenne. *Zea perennis*, otra especie perenne, es un tetraploide con $2n=40$. La otra especie emparentada con el maíz, *Tripsacum*, tiene un número básico de cromosomas de $n=18$. *Tripsacum dactyloides* es un diploide con $2n=36$. En las Maydeas orientales, el género *Coix* tiene el número de cromosomas básico más bajo de $n=5$. Ambos géneros, *Tripsacum* y *Coix*, tienen especies con más altos niveles de ploidía y un número variable de cromosomas.

Citología

Número básico de cromosomas de *Zea mays*

Muchos investigadores han considerado al maíz como un verdadero diploide con un juego básico de diez cromosomas, si bien la teoría de que es un anfidiplóide entre dos géneros, cada uno con $n=5$, está ganando apoyo. Sin embargo, el tema continua a ser motivo de discusión. Burnham (1962) informó que en el maíz habían muchos genes con loci duplicados. Majumdar y Sarkar (1974) y Ting (1985) observaron algunas asociaciones cromosómicas en maíz haploide y llegaron a la conclusión de que esta homología en el juego haploide indicaba que el maíz no era un verdadero diploide y que tenía algunas duplicaciones en su genomio. Bennet (1983) y Wendel *et al.* (1986) también mostraron la presencia de segmentos duplicados en el maíz, sugiriendo que no era un verdadero diploide y sosteniendo que era un tetraploide o un anfidiplóide.

Los cromosomas del maíz

Rhoades (1950, 1955) describió extensivamente la meiosis del maíz; discutió en detalle los cromosomas en la etapa de paquiteno y como se pueden distinguir uno de otro. Chen (1969) describió los cromosomas somáticos del maíz y su identificación en la mitosis. Neuffer, Jones y Zuber (1968) publicaron mapas detallados del ligamiento de los cromosomas del maíz. Una descripción detallada de la citogenética del maíz es presentada por Carlson (1988).

Hay considerable uniformidad en las características básicas de los cromosomas de las especies de maíz. Aún así, los cariotipos de maíz muestran un considerable polimorfismo en algunas de sus características importantes. Al respecto existe abundancia de información: identificación de cromosomas (Chen, 1969); heterocromatina y oletes de maíz y su uso en la identificación de las razas de maíz (McClintock, 1978; McClintock, Kato-Y y Blumenschein, 1981); cromosomas B (Carlson, 1978; Carlson y Chou, 1981); traslocaciones B-A (Beckett, 1978; Bircher y Hart, 1987); haploidía, (Chase, 1952, 1969; Coe, 1959; Sarkar, 1974); poliploidía y aneuploidía (Randolph, 1932; Rhoades y Dempsey, 1966); y aberraciones cromosómicas (Burnham,

1962). Dempsey (1994) redescubrió el método tradicional del carmín acético para preparar los cromosomas paquiténicos para su análisis y mostró las características de estos cromosomas. Las nuevas técnicas de bandas-C demostraron ser útiles para la identificación de los cromosomas somáticos y para la caracterización del maíz (Jewell e Islam-Faridi, 1994).

Los nudos cromosómicos

Longley (1939) informó acerca de 23 posiciones de formación de nudos en los cromosomas del maíz. Los nudos hetero-cromáticos de los cromosomas se encuentran tanto en maíz como en teocintle (Longley y Kato-Y, 1965; Kato-Y, 1976, 1984, 1990). Los cromosomas del teocintle mexicano tienen muchos nudos, terminales e intercalares (intersticiales), pero los nudos del teocintle guatemalteco son por lo común terminales. En general, las razas de maíz tienen menos nudos. Jotshi y Patel (1983) informaron que puede haber hasta 36 posiciones de nudos en los cromosomas del maíz. Un estudio de los modelos de los nudos puede ser una herramienta útil para la clasificación racial y geográfica de las razas de maíz y una indicación de diversidad racial (McClintock, Kato-Y y Blumenschein, 1981; Kato-Y, 1984). Se ha sugerido el uso de los modelos como una indicación de la diversidad genética para la expresión y la utilización de la heterosis pero, sin embargo, hasta ahora esto no ha sido demostrado claramente.

Cromosomas B y traslocaciones B-A

Ciertas razas de maíz poseen uno o más cromosomas adicionales por encima del juego básico de diez cromosomas. Estos cromosomas adicionales son de menor tamaño, compuestos sobre todo de heterocromatina y son llamados cromosomas B o cromosomas accesorios; no son considerados esenciales para el crecimiento y desarrollo normal de la planta y no parecen contener ningún gen esencial, Stark *et al.* (1996).

Desarrollo y uso de la haploidía

Se han hecho intentos durante un cierto tiempo para usar la haploidía en el maíz como forma de obtener líneas puras, un campo en el que Chase (1952) fue un pionero. Los genes Coe-stock 6 (Coe, 1959) y el gen mutante *ig* gametofito indeterminado Kermicle, (1969), han sido usados para incrementar la frecuencia de haploides y su interés se ha revivido con las nuevas técnicas que permiten un aumento de la frecuencia de recuperación de la haploidía. Se han seguido muchas líneas de trabajo, la primera de ellas es el uso de la cultura del polen o de las anteras. El maíz no responde fácilmente a la cultura *in vitro* de estos elementos. En China y en Europa, los investigadores han identificado unos pocos genotipos en los cuales esta

cultura es más simple y se han cruzado genotipos especiales que responden favorablemente a la cultura de microsporas y anteras. Genovesi (1990) y Petolino y Genovesi (1994) han descrito el germoplasma adecuado, los medios de cultivo y las técnicas necesarias para una androgénesis exitosa. Beaumont, Rocheford y Widholm (1995) identificaron seis regiones cromosómicas que están asociadas con la capacidad de inducir estructuras de tipo embrionario a partir de micro esporas durante la androgénesis, por medio de la cultura de anteras.

El uso de una amplia hibridación seguida por la completa eliminación de los cromosomas de uno de los progenitores es otra posibilidad para la producción de haploides. Hasta el momento no ha sido usada en el maíz, aunque los cruzamientos trigo x maíz se usan comúnmente para producir haploides de trigo (O'Donoghue y Bennett, 1994; Riera Lizarazú, Mujeeb-Kazi y William, 1992). El teocintle y el *Tripsacum* han sido usados para producir haploidía en trigo (Mujeeb-Kazi y Riera Lizarazú, 1996). También se han producido híbridos de avena (*Avena sativa* L.) x maíz (Riera Lizarazú, Rines y Phillips, 1996). Muchos de los híbridos después de la eliminación de los cromosomas del maíz fueron haploides de avena. Sin embargo, 31% de los híbridos fueron parcialmente estables con uno a cuatro cromosomas de maíz más el juego haploide de 21 cromosomas de la avena. Se estima que el maíz ha sido bastante exitoso como parental masculino en la hibridación amplia.

Genética

El maíz es una de las plantas más detalladamente estudiadas y existe un gran volumen de información sobre su genética. Esta información es actualizada anualmente en el Noticiero Cooperativo de Genética del Maíz (Maize genetics cooperative newsletter). El capítulo sobre genética del maíz escrito por Coe *et al.* (1988), es uno de los trabajos más exhaustivos que existen sobre el tema. Entre otras cosas, proporciona mapas detallados de ligamientos de los cromosomas del maíz y una lista de las existencias de sus recursos genéticos. En este trabajo discutiremos solamente algunos aspectos de la genética del maíz que tienen una relación directa con el mejoramiento del cultivo.

Elementos transponibles en el maíz

Barbara McClinton, en 1950, fue la primera en informar sobre estas entidades genéticas que se mueven de una parte a otra en el genomio de la planta y causan mutaciones en el maíz; su trabajo demostró que un particular gen disociador (Ds) bajo la influencia de un gen activador (Ac) se podía mover al sitio de un gen para color y alterar la formación del color del grano

dando lugar a sorprendentes modelos de colores variegados. A Barbara McClintock le fue concedido en 1983 el premio Nobel por su trabajo pionero en maíz sobre estos elementos transponibles. Hay abundancia de literatura sobre este tema; (McClintock, 1956, 1965, 1968; Doring y Starlinger, 1984; Fedoroff, 1989; Peterson, 1987, 1988).

Los elementos transponibles también pueden ser usados como un rótulo molecular para el aislamiento de un gen determinado en el cual el elemento transponible induce una mutación. Con los avances hechos en la genética molecular, los elementos transponibles podrán jugar un papel creciente para probar la estructura de los genes, sus funciones y su regulación (Shephard *et al.*, 1988; Dellaporta y Moreno, 1994; y Lisch, Chomet y Freeling, 1995). Cada uno de los cromosomas de maíz ha sido rotulado con un elemento, lo cual aumenta la frecuencia de los genes estrechamente ligados que son rotulados por el elemento transponible (Chang y Peterson, 1994).

Genética molecular

Varios tipos de marcadores, incluyendo marcadores genéticos han sido estudiados y usados por los investigadores del maíz como una herramienta indirecta de selección para características agronómicas deseadas. Hoy día existen marcadores moleculares más poderosos tales como el polimorfismo de restricción de longitud de los fragmentos (RFLP), los microsatélites y el polimorfismo de amplificación de longitud de los fragmentos (AFLP), los que han sido usados para identificar segmentos de genomas de maíz que llevan loci con características cuantitativas (QTL) que son responsables por características agronómicas importantes (Peterson *et al.*, 1988). Un mapa del ligamiento genético del maíz basado en los estudios con marcadores genéticos con el RFLP hechos por varios investigadores ha sido publicado por Helentjaris (1987). La frecuencia de la restricción del sitio del polimorfismo en el maíz es bastante alta y, por lo tanto, adecuada para la identificación y explotación de los marcadores moleculares. Ragoy y Hoisington (1993) describieron y compararon tres sistemas de marcadores moleculares: quimio-luminescente o c-RFLP; basado en la radioactividad o r-RFLP y polimorfismo del DNA amplificado al azar o RAPD.

Ingeniería genética

Una de las herramientas más útiles de la biotecnología usadas en el maíz es la ingeniería genética. La inserción de genes nuevos de otros organismos que transfieren características que no están disponibles en el maíz o que pueden ser fortalecidas y mejoradas, una operación que era imposible usando los métodos convencionales de mejoramiento, aumenta las opciones disponibles para los fitomejoradores. Se han llevado a cabo transformaciones

exitosas en el germoplasma de los maíces de zona templada (Fromm *et al.*, 1990; Gordon- Kamm *et al.*, 1990). Actualmente se han identificado líneas puras de germoplasma de maíces tropicales que pueden ser regeneradas por medio del cultivo de tejidos. Esto sugiere posibilidades de desarrollar maíces tropicales transformados con resistencia a insectos (Hoisington, 1995). El uso de la genética molecular y de la ingeniería genética en el mejoramiento del maíz tropical se discute más adelante en el capítulo Uso de herramientas especiales en el fitomejoramiento del maíz.

Tipos de maíz

El maíz tiene una gran variabilidad en el color del grano, textura, composición y apariencia. Se clasifica de acuerdo a: a) constitución del endosperma y grano; b) color del grano; c) ambiente en que es cultivado; d) madurez, y e) su uso. En este capítulo se discutirán los diferentes tipos de maíz basados en la apariencia del grano y del endosperma y en su uso. La clasificación basada en el ambiente se discutirá en otro capítulo (Dowswell, 1998).

Los tipos de maíz más importantes son duro, dentado, reventón, dulce, harinoso, ceroso y tunicado. Una buena descripción de los tipos de granos maíz con ilustraciones se encuentra en Maize publicado por Ciba Geigy en 1979. han descrito varios tipos de granos basados en la clasificación citada. La publicación specialty corns, cubre varios de esos tipos de maíz, su mejoramiento y usos (Hallauer ed., 1994).

Maíz duro

El maíz duro germina mejor que otros tipos de maíz, particularmente en suelos húmedos y fríos. Es por lo general de madurez temprana y se seca más rápidamente una vez que alcanzó la madurez fisiológica. Está menos sujeto a daño de insectos y mohos en el campo y en el almacenamiento. Sin embargo, los maíces duros rinden por lo general menos que los maíces dentados. Son preferidos para alimento humano y para hacer fécula de maíz ("maicena"). En los trópicos, los tipos de maíz duro color amarillo-anaranjado alcanzan un área de 20 millones de hectáreas, mientras que los de color blanco-cremoso llegan a 12,5 millones de hectáreas (Goertz *et al.*, 1978).

Maíz reventón

Maíz duro con endosperma duro ocupa la mayor parte del grano y una pequeña cantidad de almidón blando en la parte basal del mismo, granos pequeños, pericarpio grueso, varían en forma redondos a oblongos. Cuando se calienta el grano, revienta y el endospermo sale. Varias formas primitivas de maíz tienen granos de tipo reventón. El maíz Primitivo Sikkim que se

encuentra en Sikkim y Bhutan, en la región del Himalaya, tiene granos reventones parecidos al arroz. Uso principal para bocadillos (rositas o palomitas). Granos con bajo contenido de humedad -cerca de 14%- cuando se calientan a alrededor de 170°C, revientan, a mayor expansión mejor la calidad del producto final, planta baja con tallos débiles y de madurez temprana, produce más de dos mazorcas pequeñas pero de bajo rendimiento en peso, aunque no en número de granos, según Dowswell, Paliwal y Cantrell (1996).

Maíz dentado

En términos generales, el maíz dentado es el tipo de maíz cultivado más comúnmente para grano y ensilaje. El endosperma del maíz dentado tiene más almidón blando que los tipos duros y el almidón duro está limitado solo a los lados del grano. Cuando el grano se comienza a secar, el almidón blando en la parte superior del grano se contrae y produce una pequeña depresión. Esto da la apariencia de un diente y de aquí su nombre. Los maíces de granos dentados tienen una mayor profundidad de inserción en el olote y tienden a tener a ser más difíciles de trillar que los maíces duros. El maíz dentado es generalmente de mayor rendimiento que otros tipos de maíces, pero tiende a ser más susceptible a hongos e insectos en el campo y en el almacenamiento y demora más en secar que los maíces de granos de endosperma duro (Dowswell, 1998).

Maíz harinoso

El endosperma de los maíces harinosos está compuesto casi exclusivamente de un almidón muy blando, que se raya fácilmente con la uña. Aún cuando el grano no esté maduro y pronto para cosechar. Es el maíz predominante en las zonas altas de la región andina y de México. Los tipos de maíces harinosos muestran gran variabilidad en color de grano y textura (Grobman, Salhuana y Sevilla, 1961;). Estos maíces son casi únicamente usados como alimento humano y algunas razas se utilizan para la preparación de platos especiales y bebidas (Serna Saldívar, Gómez y Rooney, 1994). La variedad Cuzco Gigante, es un maíz harinoso del Perú que tiene granos grandes con solo ocho filas en la mazorca. En los últimos tiempos se ha difundido el consumo del maíz harinoso tostado. Las razas de estos maíces presentan una gran variedad de colores y de algunos de ellos se extraen colorantes. A causa de la naturaleza blanda del almidón del endospermo estos maíces son altamente susceptibles a la pudrición y a los gusanos de las mazorcas y a otros insectos que los atacan tanto en el campo como en el almacenamiento. Por otra parte, también es difícil mantener la buena germinabilidad de las semillas. El potencial de rendimiento es menor que el de los maíces duros y dentados.

Maíces cerosos

Actualmente estos maíces son cultivados en áreas muy limitadas de las zonas tropicales donde las poblaciones locales los prefieren para su alimentación; su nombre se debe a que su endospermo tiene un aspecto opaco y ceroso. El almidón en los maíces duros y dentados está comúnmente constituido por cerca 70% de amilopectina y 30% de amilosa; en cambio en los maíces cerosos está compuesto exclusivamente por amilopectina (Vasal, 1994). El mutante del maíz ceroso fue descubierto en China; es un maíz cultivado solo para algunos fines específicos y en algunas partes de Asia oriental es usado para hacer comidas típicas y para asar las mazorcas con los granos en estado de masa. El maíz ceroso obtiene buenos precios en algunos mercados industriales, en especial para obtener un almidón similar a la tapioca. En los últimos años la química de la amilopectina del maíz ceroso ha sido estudiada en detalle para sus fines industriales ya que su composición es muy distinta de la composición de la amilopectina de los maíces duros o dentados (Dintzis *et al.*, 1995)

Opaco-2 y maíces con proteínas de calidad (mpc)

Este tipo de maíz tiene un gen mutante recesivo *o2* que contiene cerca del doble de dos aminoácidos esenciales, lisina y triptófano, en su endospermo. Esto mejora sensiblemente la calidad de las proteínas del maíz, el cual normalmente es uno de los cereales con más bajo contenido proteico. En los MPC es afectada la calidad de las proteínas y no su cantidad. El grano típico de opaco-2 tiene un endosperma muy blando con una apariencia yesosa y opaca. El gen *o2* también causa algunos efectos indeseables tales como susceptibilidad a la pudrición de la mazorca, a los insectos de los granos almacenados y presenta un menor rendimiento. Estos defectos han sido eliminados por medio de cruzamientos y por la acumulación de genes modificadores adecuados los cuales han resultado en un grano con un aspecto muy similar a los maíces duros o dentados, con buen rendimiento y que retienen el gen *o2* y sus efectos positivos sobre la calidad de la proteína (Bjarnason y Vasal, 1992). Como este maíz no tenía apariencia opaca ni yesosa fue denominado maíz con proteínas de calidad - MPC. A pesar de los éxitos obtenidos en estos trabajos de fitomejoramiento los MPC no se han difundido en la zona tropical y su cultivo se limita a Brasil, China, Ghana y Sud África

Maíces dulces

Se cultivan principalmente para consumir las mazorcas aún verdes, ya sea hervidas o asadas. En el momento de la cosecha el grano tiene cerca de 70% de humedad y no ha comenzado aún el proceso de endurecimiento. Los

granos tienen un alto contenido de azúcar y son de gusto dulce. La conversión del azúcar a almidón es bloqueada por genes recesivos, por ejemplo, azucarado (su), arrugado (sh2) y quebradizo (bt1). Los granos en su madurez son arrugados debido al colapso del endospermo que contiene muy poco almidón. En este caso es difícil producir semillas con buena germinabilidad y esta tiende siempre a ser baja. Los tipos de maíz de grano dulce son susceptibles a enfermedades y son comparativamente de menor rendimiento que los tipos duros o dentados, por lo que no son comúnmente cultivados en forma comercial en las zonas tropicales. Sin embargo, en este momento existen algunas variedades e híbridos con los genes sh2 o bt1 para las zonas tropicales (Brewbaker, 1971, 1977) que están comenzando a cultivarse comercialmente en la zona del sudeste de Asia.

Maíz común para mazorcas verdes

En muchos ambientes tropicales los maíces duros y cerosos comunes se cultivan por sus mazorcas verdes a causa de los problemas que presentan los maíces de tipo dulce, si bien no se ha prestado mayor atención al desarrollo de genotipos de maíces duros para su consumo hervidos o asados. Existe considerable variabilidad del espesor del pericarpio y de la textura del almidón del endospermo que pueden ser explotadas para desarrollar tipos de maíz de mazorca verde como fuente de alimento y de energía (Vasal, 1975).

Maíz baby

Otro tipo de maíz que está ganando en popularidad es el maíz baby. Antes de la polinización, las mazorcas jóvenes son cosechadas y utilizadas como una hortaliza, consumidas frescas o envasadas. Los ambientes tropicales son particularmente favorables para cultivar este tipo de maíz y puede ser cultivado a lo largo de todo el año para su consumo fresco. En Tailandia se han obtenido buenos resultados con su producción (Chutaew y Paroda, 1994).

Usos del maíz

El endospermo del grano de maíz es la zona más importante de almacenamiento de los carbohidratos y de las proteínas sintetizadas por esta especie fotosintéticamente eficiente. En los tipos de maíces comunes, el endospermo comprende cerca del 84% del peso seco del grano, el embrión abarca el 10% y el pericarpio y el escutelo componen el restante 6%. Si bien la producción de grano es la razón principal del cultivo del maíz, todas las partes de la planta -hojas, tallos, panojas y olotes- son utilizadas para diversos fines (Watson, 1988; Fussell, 1992). El maíz es usado en formas

distintas que cualquier otro cereal; las formas principales en que se utiliza es como alimento humano, ya sea doméstico o industrial; alimento para animales y fermentado para varios productos industriales.

El maíz es, desde un punto de vista nutricional, superior a muchos otros cereales excepto en su contenido de proteínas, se compara favorablemente en valor nutritivo con respecto al arroz y al trigo; es más rico en grasa, hierro y contenido de fibra, pero su aspecto nutricional más pobre son las proteínas. Cerca de la mitad de las proteínas del maíz están compuestas por zeína la cual tiene un bajo contenido de aminoácidos esenciales, especialmente lisina y triptófano; esta deficiencia ha desaparecido en el maíz con proteínas de calidad que es el cereal de mayor valor nutritivo; este maíz y sus usos se discutirán más adelante en este capítulo (Byerlee y Saad, 1993).

El endospermo está en su mayor parte compuesto por almidón con algunas proteínas y trazas de aceites. La mayor parte de los aceites están contenidos en el germen que tiene además un alto contenido proteico. La mayor parte de los azúcares están almacenados en el germen (Pingali y Heisey, 1996).

Uso del maíz como alimento humano

Usado en una gran variedad de formas. Como es lógico, la mayor variación se encuentra en México, América Latina y África Sub-Sahariana, donde es un alimento básico. Las formas de preparación del maíz como alimento son sin duda más limitadas en el norte de África, Cercano Oriente y Asia. Miracle (1966), clasificó las distintas formas de preparación en base al estado de desarrollo del grano en el momento de ser consumido y si es usado como alimento, bebida u otros usos, por ejemplo como sustituto del tabaco. Fussell (1992) presentó una descripción histórica de los alimentos preparados con el maíz, desde el "piki" a los copos de maíz en las Américas. Serna Saldívar y Gómez y Rooney (1994) describieron varios procesos para el uso del maíz como alimento, los platos que se preparan con el mismo en distintas partes del mundo y también varios usos alimenticios industriales. Dowswell, Paliwal y Cantrell (1996) también describieron brevemente varias de las formas en las que es consumido el maíz en el mundo, tal como se resume a continuación.

Mazorcas verdes

- Asadas sobre carbón común en África, Asia y parte de las Américas;
- Hervidas, con o sin las espigas, en México es común hervirlas, en África, se hierven en agua salada; en Asia y América del Norte, se hierven en agua y se consumen con sal y mantequilla, mazorcas maíz

ceroso son preferidas en algunos países asiáticos para comer hervidas.

- En países granos de mazorcas hervidas se comen aún calientes en el olote o, en países africanos mazorcas hervidas se secan al sol, se almacenan y se usan posteriormente volviéndolas a hervir o recalentándolas.
- Mazorcas tostadas enteras para consumo inmediato.
- El jugo extraído de granos frescos, condimentado, cocido y llevado a punto de gelatina, se usa en África oriental.
- Los granos frescos sueltos se usan para hacer sopas.
- Los granos frescos sueltos molidos se usan en países para hacer sopas "atoles" en México.

Granos maduros secos

- a. Granos enteros
 - Los granos tostados, maíz duro, granos hervidos y machacados se usan en África y Asia se hacen reventar en arena caliente o en recipiente caliente.
 - Maíz harinoso tostado consumido en región andina y en los Estados Unidos de América.
 - En América consumen granos cocidos en lejía, sin el germen.
- b. Granos secos molidos para producir harinas gruesas o finas; se usan en una gran variedad de formas:
 - Para hacer una pasta cocida, con o sin fermentación, en África.
 - Para hacer una masa para preparar pan sin fermentación, muy fina como el "chapati" en Asia.
 - Para hacer una masa fermentada para pre-parar un "chapati" especial como el "injera" en Etiopía.
 - Para hacer harina de maíz, bizcochos, pan fermentado y pan de maíz.
 - Granos quebrados, con o sin germen, hervidos o consumidos como arroz, en África y Asia.
- c. Los granos remojados y cocidos en agua o en solución de cal, hechos una pasta, pueden usados en varias preparaciones:
 - A los granos remojados y cocidos y pelados se les quita total o parcialmente el germen, se parten y se cocinan y se comen como arroz.
 - En forma similar a la anterior los granos partidos se preparan en una pasta especial para ciertos tipos de panes como "arepas" y "sopas", populares en Venezuela y otros países de América del Sur.
 - Las gachas de maíz, fermentadas o no, se preparan como bebidas dulces, y son usadas sobre todo en África y América Latina.

d. Productos de maíz nixtamalizado

- Los granos remojados y cocidos es usada en México para hacer "tortillas", "tacos", o como "tamales".

Nixtamalización

Proceso desarrollado por pueblos indígenas de América, junto con el fitomejoramiento del cultivo del maíz y su uso en la dieta cotidiana. Hay varios artículos que describen su tecnología, el proceso químico y los efectos nutritivos sobre las tortillas y otros productos hechos a partir de su masa (Serna Saldívar y Gómez y Rooney, 1990, 1994). El componente esencial del proceso de nixtamalización es la cocción de los granos de maíz en cal, seguido por la remoción del pericarpio y su posterior molienda para hacer una masa. La cocción en cal tiene varias ventajas: facilita la remoción del pericarpio, controla la actividad microbiana, mejora la absorción de agua, aumenta la gelatinización de los gránulos de almidón y mejora el valor nutricional al aumentar la niacina. El remojado en agua de cal distribuye la humedad y la cal a todo el grano, lo cual proporciona el sabor característico de las tortillas (Bressani, 1990a).

Se han desarrollado métodos alternativos para hacer harina de masa seca tales como la cocción por extrusión (Bazua *et al.*, 1979), micronizando los granos machacados en la solución diluida de cal por medio de un tratamiento térmico con lámparas infrarrojas (Hart, 1985).

Harinas compuestas

El concepto de usar harinas compuestas para suplementar la harina de trigo para hacer pan y bizcochos no es nuevo. El incremento de la producción mundial de trigo a partir de la revolución verde y la reducción de su precio en términos reales, ha fortalecido su consumo en muchos países tropicales donde el clima no permite el cultivo de variedades de buena calidad panadera. Durante un cierto tiempo, dichos países han dependido del trigo importado o de la harina de trigo recibida como ayuda alimentaria de los excedentes de los países productores; muchos de estos países tienen ahora necesidad de divisas y por lo tanto, están limitando las importaciones de trigo o de harina de trigo (Vasal, 1994).

La inclusión de harina de maíz en el pan de trigo se limita a un máximo de 10 o 20%, de lo contrario la calidad del pan sería inaceptable para los consumidores. En bizcochos, la sustitución puede ser mayor (30%) (Dowswell *et al.*, 1996).

Maíces especiales y su uso como alimento humano

Además de los tipos de maíces duros y dentados que son fundamentalmente usados para la alimentación humana, hay algunos tipos de maíces que han sido obtenidos con propósitos específicos. Sus características especiales y sus usos específicos se describen a continuación (Paliwal, 1986).

Maíz harinoso

Este tipo de maíz se usa para hacer una gran variedad de comidas sobre todo en el altiplano andino. Comúnmente se usan como mazorcas asadas y parcialmente reventadas y los granos maduros tostados; otros productos típicos son la "kancha" y la "chicha", bebidas similares a la cerveza. Este maíz también se usa en Paraguay para hacer un tipo especial de pan llamado "sopa paraguaya".

Maíz reventón

Granos sometidos a altas temperaturas, en arena o un recipiente calientes, revientan; las rositas o palomitas son un bocadillo muy popular en todo el mundo (Rooney y Serna Saldívar, 1987). Para que haya una expansión óptima la temperatura de cocción debe ser de alrededor de 177°C (Watson, 1988).

Mazorcas baby

Es comúnmente conocido como maíz baby, lo cual es incorrecto porque esta mazorca no contiene granos. El uso como hortaliza de las mazorcas jóvenes inmaduras fue desarrollado y promovido en Tailandia y forma parte de la cocina típica del sudeste asiático. Su uso se está ahora difundiendo junto con otras comidas orientales. Las mazorcas inmaduras y muy jóvenes se cosechan cuando los estambres están por emerger fuera de las hojas de cobertura o cuando han recién aparecido, pero en todo caso antes de que los estambres hayan sido polinizados. Para asegurar que la polinización no ocurre, se corta la espiga masculina de las plantas antes de la dehiscencia de las anteras, tal como se hace en los surcos de plantas femeninas en la producción de semillas de maíz híbrido. Las mazorcas de maíz baby se comercializan con las espigas o desnudas y sin estambres (Vietmeyer (ed.), 1988).

Mazorcas verdes

En casi todos los países donde se cultiva maíz, el consumo callejero de las mazorcas verdes asadas o hervidas y el grano consumido directamente del

olote es muy popular. En algunos países esta modalidad está en aumento sobre todo cuando se le agrega chile como condimento. En muchos países tropicales las mazorcas de maíz duro son consumidas como alimento y fuente de energía. No existen, sin embargo, estadísticas al respecto, aunque algunos informes indican que en algunos países de África occidental más del 50% del área cultivada con maíz tiene este destino (Bressani, 1990b).

Maíces con proteínas de calidad

Este tipo de maíz contiene el gen opaco-2 (o2). El aspecto opaco del grano y otras características indeseables asociadas con el gen o2 han sido eliminadas por medio de la acumulación de modificadores genéticos y una prolongada selección durante varios años en el CIMMYT, en México, y en otros países, (Graham *et al.*, 1990; Mertz, 1990; Vasal, 1994). A pesar del valor de estos maíces su participación en la dieta humana es aún muy limitado y hay unos pocos países -Brasil, China, Ghana, Sur África- que están haciendo esfuerzos para difundir su cultivo. Hay alguna evidencia de que algunas variedades seleccionadas de estos maíces pueden ser adecuadas para usar como maíz verde y también para la preparación de harinas compuestas. El uso potencial de estos maíces para preparar bocadillos o para raciones animales, especialmente para cerdos, se discute más adelante en este capítulo.

Maíz para forraje

La planta de maíz es un excelente forraje para el ganado, especialmente para las vacas lecheras y los animales de tiro. Se utiliza como forraje en varias etapas del crecimiento de la planta, especialmente en el momento de la emisión de la panoja o más adelante. La planta de maíz no presenta problemas de ácido prúsico o ácido cianhídrico y, por lo tanto, puede ser usado aún antes de la floración o en tiempo seco. El maíz con los granos en estado pastoso es el más adecuado para usar como forraje y contiene más materia seca y elementos digestibles por hectárea que cualquier otro cultivo; este es también el mejor estado para preparar ensilaje, si bien el maíz ensilado se usa principalmente en los países templados donde el invierno limita su siembra y crecimiento; el ensilaje no es común en los países tropicales donde su cultivo puede ser prácticamente continuo o, por lo menos, cultivado en más de una estación. Los restos del maíz que quedan después de la cosecha también se usan como forraje, sobre todo las plantas que permanecen verdes y erectas después de la cosecha y que no están totalmente secas (Pinter *et al.*, 1995).

El maíz es un importante cultivo forrajero en el sur y el sureste asiático y en algunos países del Medio Oriente. Por lo general, las variedades de grano

son cultivadas a mayores densidades cuando se intentan usar como forraje ya que hay pocas variedades obtenidas específicamente con estos fines. Algunos híbridos de maíz con teocintle han sido usados para forraje. La densidad de plantas necesaria para el máximo rendimiento forrajero es mayor que para la producción de grano; sin embargo, no se conoce con precisión la respuesta de estos maíces a las altas densidades y su efecto sobre el rendimiento y el valor nutricional (Pinter *et al.*, 1990, 1994)

Maíz como alimento para ganado y aves

Cerca del 40% del maíz producido en los países tropicales es usado para la alimentación animal; el maíz proporciona la más alta tasa de conversión a carne, leche y huevos comparados con otros granos que se usan con el mismo propósito. Su alto contenido de almidón y bajo contenido de fibra hace que sea una alta fuente de concentración de energía para la producción de ganado. Las estadísticas detalladas para este elemento no están, sin embargo, disponibles, si bien se considera que en los países tropicales la mayor parte se destina a la producción avícola. El maíz amarillo es preferido para la alimentación del ganado y se le da como grano entero, roto o molido gruesamente, seco o cocido al vapor, y es generalmente suplementado con otras fuentes de vitaminas o proteínas. El uso de fórmulas alimenticias no está aún muy difundido en los países tropicales pero están surgiendo establecimientos avícolas comerciales que sin duda demandarán un mayor uso de raciones conteniendo maíz (López-Pereira, 1992).

En los Estados Unidos de América se encuentran más de 1 000 productos derivados total o parcialmente del maíz (Dowswell *et al.*, 1996). Estos productos incluyen tortillas, harinas de maíz, masa, varios bocadillos, cereales para el desayuno, espesantes, pastas, jarabes, endulzantes, aceite de maíz, bebidas sin alcohol, cerveza y güisqui, alimentos humanos o para los animales domésticos y productos industriales. El proceso de molienda húmeda se usa para la producción de almidón puro, endulzantes, dextrosa, fructosa, glucosa y jarabes, incluyendo jarabe de fructosa con proteínas, almidón industrial, fibras, etanol y aceite de maíz a partir del germen. El subproducto más importante son los alimentos para animales. Los maíces duros y dentados son los más apreciados por la industria para ser molidos. Los maíces especiales tales como los maíces cerosos se usan para la extracción de almidón de alta calidad similar al almidón de tapioca y el maíz de alto contenido de amilosa para la extracción del importante almidón industrial llamado almidón de amilomaíz los que también son extraídos por el proceso húmedo. El almidón de maíz es el producto más importante del procesamiento húmedo y es usado en numerosas aplicaciones alimenticias e industriales (Watson, 1988). La extracción de almidón y aceite comprenden cerca del 70% de los productos; el 30% restante está principalmente en la

forma de fibras -sobre todo celulosa y hemicelulosa- las cuales son en su mayoría convertidas en alimento para animales (Elander y Russo, 1993).

Enfermedades del maíz

Algunas enfermedades: mildios lanuginosos en Asia, virus estriado del maíz en África subsahariana, enanismo del maíz en México, América Central y América del Sur. Pudrición de la semilla y enfermedades de las plántulas Wellman (1972); semillas de maíz en proceso de germinación (Renfro, 1985). Tizones, (Poehlman, 1987), pudrición de las raíces, Krueger (1991); pudrición del tallo, (Diwakar y Payak, 1975); pudriciones del tallo después de la floración (CIMMYT, 1988); enfermedades foliares, (Elander y Russo, 1993); tizones de las hojas, (Hooker, 1977; Ullstrup, 1977; Mercado y Lantican, 1961); manchas de las hojas, (Halseth, Pardee y Viands, 1991); royas de la hoja, (Kim y Brewbaker, 1977); enfermedades de la inflorescencia, Stromberg *et al.*, 1984; Bernardo, Bourrier y Oliver (1992); pudrición de la mazorca, (De León y Pandey, 1989; Gendloff *et al.*, 1986; Hart, Gendloff y Rossmann, 1984), mohos del almacenamiento, (Smith y White, 1988); enfermedades causadas por virus, (Jiang *et al.*, 1992; Renfro, 1985; Kim y Adetimirun, 1995).

Estreses abióticos que afectan el maíz,

Sequía

La sequía afecta la producción agrícola en cerca del 60% de las tierras de los trópicos (Sánchez, Nicholaidis y Couto, 1977). Las sequías reducen los rendimientos del maíz en cerca de 15% anualmente en las tierras bajas tropicales y subtropicales, llegando a causar pérdidas estimadas en 16 millones de toneladas de grano (Edmeades, Bolaños y Lafitte, 1992), en algunos años y en algunas regiones particulares esas pérdidas pueden ser mucho mayores; por ejemplo, en la región austral de África la sequía en 1991-1992 causó pérdidas del 60%, estas fluctuaciones pluviométricas pueden dar lugar a sufrimiento de los seres humanos y a problemas políticos y económicos, las sequías cercanas a la época de floración tienen un efecto multiplicador sobre el rendimiento, aparentemente porque reducen la formación de reservas. El número de granos por planta puede reducirse a causa de dificultades en la polinización o porque los óvulos fertilizados detienen su crecimiento (Westgate, 1994). El crecimiento de los estambres es muy sensible al contenido de agua de la planta y su emergencia se demora con la sequía; la ejerción de la panoja y el derrame del polen son menos afectados por el menor contenido de agua de la planta, aunque los últimos estambres que emergen pueden no ser polinizados, si la polinización ocurre en plantas bajo estrés hídrico en los cuatro primeros días de la

emergencia de los estambres, un bajo contenido de agua de las mazorcas conduce al aborto de los cigotos recién formados, si los estambres de plantas bajo estrés hídrico son polinizados después de los cuatro días de la emergencia de las espatas, probablemente no permitan el crecimiento del tubo polínico ya que entran en un período de senescencia natural (Zinselmeier *et al.*, 1995; Edmeades *et al.*, 1992).

Estrés de baja fertilidad

En los trópicos la deficiencia de nitrógeno es casi universal, excepto en las tierras nuevas (Sánchez, Nicolaidis y Couto, 1977). Esto significa que las necesidades de nitrógeno deben ser satisfechas por medio de la adición de fertilizantes orgánicos o inorgánicos, el maíz tiene una fuerte respuesta positiva al abastecimiento de nitrógeno y su déficit es el más importante, después del déficit del agua, en la producción de maíz tropical, Aún cuando haya nitrógeno disponible en el suelo la competencia de las malezas puede llevar a una deficiencia nitrogenada en el cultivo (Below, 1997). Como que el nitrógeno es necesario para la formación de proteínas estructurales y de proteínas enzimáticas, la falta de nitrógeno lleva inmediatamente a reducir el crecimiento de las hojas y del grano y también afecta la conversión a materia seca por la radiación interceptada (Morgan, 1990).

Mientras que una deficiencia de cualquiera de los nutrimentos esenciales puede limitar el crecimiento del maíz, las dos deficiencias más comunes después del nitrógeno, son el fósforo y el zinc, la deficiencia de fósforo aparece por lo general en suelos ácidos; la fijación del fósforo en formas poco solubles también ocurre en otros suelos tropicales y se estima que hay una alta fijación de este elemento perjudicando a un 36% del área tropical de cultivo (Sánchez, Nicolaidis y Couto, 1977). Los síntomas de la deficiencia de fósforo son un menor crecimiento, las hojas toman un color rojizo y las mazorcas son de tamaño pequeño. La deficiencia de zinc se manifiesta por bandas blancuzcas cerca de la base de las hojas en crecimiento y un menor crecimiento de las mismas (Turner *et al.*, 1994).

Acidez del suelo y alta saturación de aluminio

Los suelos ácidos están ampliamente difundidos en los trópicos ya que cerca del 43% del área está incluida en esa clasificación, estos suelos se caracterizan por la toxicidad de varios minerales como aluminio y manganeso y deficiencias de fósforo, calcio y magnesio, en más del 80% de los suelos ácidos de los trópicos el crecimiento de las plantas es limitado por la toxicidad de aluminio, o sea, saturación de aluminio de más de 60% (Sánchez *et al.*, 1977). A esos niveles de aluminio, se reduce el crecimiento de las raíces y se perjudica su funcionamiento, por lo que el cultivo sufre no

solo del aumento del estrés de agua sino también de los efectos tóxicos directos de los minerales. La base molecular del daño causado por el aluminio no está, sin embargo, clara. Algunas plantas tolerantes al aluminio lo excluyen pero otras lo acumulan (Blum, 1988). En los suelos ácidos que no tienen altos niveles de aluminio, el principal efecto de la acidez del suelo es hacer que ciertos nutrimentos, en particular el fósforo, sean puestos en una situación indisponible para el cultivo. La deficiencia de fósforo da lugar a un menor crecimiento y a una pobre formación de mazorcas (Duque Vargas *et al.*, 1994).

Temperatura

Las principales regiones de producción de maíz en las zonas tropicales se caracterizan como ambientes de tierras bajas, de media altitud y de tierras altas, si bien esta clasificación se basa en la altitud, el factor abiótico que las distingue es la temperatura, el maíz de tierras altas se caracteriza por crecer y desarrollarse a temperaturas más bajas que los cultivares adaptados a las tierras bajas o de media altitud, la temperatura óptima para el desarrollo del maíz en las tierras bajas y de media altitud está entre 30° y 34°C, y se considera que para los maíces tropicales de tierras altas está alrededor de 21°C (Ellis *et al.*, 1992)

Aún en el caso de que las temperaturas no fueran lo suficientemente extremas como para causar daños físicos, la planta puede pasar una gran parte del día fuera de los límites favorables para el crecimiento. Se ha sugerido que las distintas especies y tal vez diferentes cultivares dentro de una especie pueden tener lisosomas que funcionan óptimamente en un rango muy estrecho de temperaturas, lo que puede afectar su productividad en distintos ambientes (Burke, Mahan y Hatfield, 1988). Por ejemplo, en el maíz de zona templada la enzima soluble del almidón, la sintetasa, parece tener un rango de temperatura limitado entre 25° y 30° C para su acción óptima (Keeling *et al.*, 1994). El rango térmico de las enzimas de ciertos cultivos coincidió con el rango de temperaturas para la máxima fluorescencia de la clorofila (Burke, 1990), lo que apoya dicha hipótesis, por el contrario, un estudio sobre los cultivares de maíz de tierras altas y de tierras bajas encontró que la estimación del rango térmico de las enzimas, el cual está basado en valores K_m aparentes para algunas enzimas importantes, puede ser confundido por las condiciones del ensayo (Turner *et al.*, 1994; Phillips, 1992).

Altas temperaturas

El maíz cultivado en las zonas tropicales bajas puede a menudo estar en un ambiente con condiciones de temperatura del aire por encima de las óptimas.

Cuando las hojas transpiran libremente, la temperatura de las mismas estará 1° o 2°C por debajo de la temperatura del aire evitando el daño a los tejidos. Si la transpiración se reduce a causa de un cierre parcial de los estomas, la temperatura de la hoja puede llegar a ser de 3° a 6°C superior a la temperatura del aire y si el cierre de los estomas es total, la temperatura de la hoja puede ser hasta 10°C más alta que la temperatura del aire (Squire, 1990). La fotosíntesis disminuye a temperaturas de la hoja mayores de 40°C, aparentemente a causa del daño a las membranas -fotoinhibición- y el daño es más severo en condiciones de alta radiación (Pollock *et al.*, 1993). En un principio esta fotoinhibición es reversible, pero los daños pueden ser irreversibles si la duración de las altas temperaturas es prolongada o si la temperatura de las hojas excede de 45°C, llegando así en los casos extremos a la muerte de los tejidos, las altas temperaturas que encuentran los maíces tropicales en el campo también pueden tener efecto sobre las raíces; las temperaturas de más de 45°C en la zona de las raíces en los primeros 10 cm de suelo no son raras al inicio de la estación en zonas semiáridas. Esto puede afectar la producción de hormonas -especialmente ácido abscísico y citoquininas- lo cual puede a su vez restringir el desarrollo de los cloroplastos y reducir la actividad fotosintética en los vástagos (Paulsen, 1994; Jorgensen y Nguyen, 1995).

Bajas temperaturas

El maíz es un cultivo sensible al frío y sufre daños a temperaturas entre 0° y 10° C si está expuesto a la luz normal, y a temperaturas entre 10° y 15°C cuando está expuesto a la luz intensa, dependiendo de los cultivares estudiados. Los efectos de las bajas temperaturas se manifiestan tanto sobre las funciones enzimáticas como sobre las propiedades de las membranas y se ponen en evidencia por la reducción de la fotosíntesis, del crecimiento, de la extensión de las hojas y por la absorción de agua y nutrimentos (Miedema, 1982). Las temperaturas entre 0° y 10°C pueden también resultar en un desarrollo radical anormal y en la pérdida de turgencia (Aloni y Griffith, 1991).

En el maíz de las tierras altas tropicales es común tener bajas temperaturas, que son precisamente las que definen esos ambientes (Eagles y Lothrop, 1994). Además de las adaptaciones bioquímicas a las bajas temperaturas, el maíz tropical de zonas altas se caracteriza por una morfología que conserva el calor. Los tallos son pubescentes y las hojas son típicamente gruesas. Los tallos y las hojas que recubren la mazorca contienen niveles altos de antocianinas y se ha encontrado que la coloración rojiza está asociada a temperaturas más altas del tallo (Eagles y Lothrop, 1994). Estas características morfológicas no se encuentran en los maíces de zonas templadas, la fotosíntesis es seriamente afectada por las bajas temperaturas, especialmente en presencia de luz intensa (Miedema, 1982; Tollenaar *et al.*, 1993).

Inundación

El drenaje pobre limita el cultivo en el 19% de las tierras tropicales (Sánchez *et al.*, 1977). Algunos nuevos sistemas intensivos de producción en Asia y América del Sur usan el maíz en rotación con arroz, muy frecuentemente en campos donde una capa impermeable de suelo limita el movimiento vertical del agua (Carangal, 1988). El daño directo al sistema radical ocurre a causa de la acumulación de productos tóxicos originados por la respiración anaeróbica. Mientras que el ácido láctico es el primer producto formado, el cambio resultante en el pH de las células favorece rápidamente la formación de aceto-aldehído, el cual es convertido en etanol por medio de la actividad de la dehidrogenasa alcohólica (Sachs *et al.*, 1996). Los efectos de las inundaciones sobre el crecimiento de las plantas son similares a los efectos del etileno y la respuesta a la anoxia puede ser facilitada por esta hormona (Morgan, 1990).

Salinidad

El maíz es muy sensible a la salinidad, con una pérdida de 10% de rendimiento en los suelos en que la conductividad eléctrica supera 2,5 mS/cm., el umbral para la reducción del crecimiento se estima en cerca de 1,7 mS/cm (Cramer, 1994). Se considera que la salinidad afecta un área reducida -5%- de los maíces tropicales cuando se la compara con otros estreses abióticos, y ocurre por lo general en zonas irrigadas (Cramer, 1994).

El primer síntoma de estrés de salinidad es marchitamiento (Blum, 1988; Shalhevet, 1993). Se han desarrollado líneas de maíz de zona templada casi isogénicas que difieren en las tasas de acumulación de materia seca y de expansión de las hojas bajo condiciones salinas (Saneoka *et al.*, 1995). En estas líneas, la tolerancia se ha asociado con el ajuste osmótico a través de la formación de glicinabetaína y parece haber en ellas un solo gen que permite su acumulación.

Producción de Semillas

La semilla es el producto final de los programas de fitomejoramiento, también es significativo que algunos programas de fitomejoramiento hayan sido denominados Proyectos de mejoramiento de semillas, para enfatizar la importancia de estas, la importancia de las semillas es algo que nadie discute (Hanson *et al.*, 1982; Swaminathan, 1993; Paliwal, 1997).

En los ambientes templados casi el 100% del área sembrada con maíz está cubierta con semillas de híbridos (Sharanjit y Douglas, 1992).

Por otro lado, la adopción y el intercambio entre agricultores de las variedades de polinización abierta son más simples y pueden dar lugar a una mayor cobertura del área de siembra, esto explica porque las variedades de polinización abierta son necesarias en muchas zonas maiceras de los trópicos, a pesar del mayor potencial de rendimiento que ofrecen los híbridos, las estadísticas sobre el uso de semillas mejoradas en los países en desarrollo presentan una paradoja; alrededor del 81% del área en los ambientes tropicales es sembrada con variedades de polinización abierta, mejoradas o no; solo 20% de esta área es sembrada con variedades mejoradas, el área sembrada con híbridos es casi la misma -19%- que la sembrada con variedades de polinización abierta (Douglas 1980; Dowswell *et al.*, 1996; FAO; 1977, 1987; Feistritzer, 1975; Feistritzer y Redl, 1975; Feistritzer y Kelly, 1978; Wych, 1988)

El sistema de producción y distribución de semillas de híbridos, que está sobre todo bajo el control del sector privado, está mejor organizado y es más eficiente que el sistema para las variedades de polinización abierta, que está, en general, en manos del sector público (Shivaji Pandey, 1999).

Variedades de polinización abierta

Los métodos para el mejoramiento de las poblaciones de maíz y el desarrollo de variedades de polinización abierta han sido descritos en el capítulo Mejoramiento del maíz por selección recurrente y Mejoramiento del maíz híbrido. Bastante a menudo, las semillas cosechadas en el último ciclo de una población de maíz mejorada son entregadas como una variedad. Tales variedades son altamente variables y es difícil describir sus características distintivas para los propósitos de la producción de semillas. CIMMYT (1984), Córdova (1991), Córdova *et al.* (1992), Pandey y Gardner (1992) y Pandey (1997), han descrito varios métodos por los que se pueden obtener semillas de variedades de polinización abierta, mejoradas, de alto rendimiento y uniformes.

Las variedades de polinización abierta están formadas combinando solamente la fracción superior de la población que se está mejorando con un esquema de selección recurrente

Mantenimiento y producción de semillas de variedades de polinización abierta

Aparte del número de familias que fueron usadas en la composición de una variedad de polinización abierta, estas, cuando son entregadas para la producción de semillas y el gran cultivo, tienen solo un componente, estas

semillas reciben el nombre de semillas del mejorador o semillas de categoría breeder y son las semillas genéticamente más puras de la variedad; la cantidad de estas semillas es siempre limitada, al máximo unos pocos kilos, estas semillas pasan por sucesivas etapas de multiplicación para obtener volúmenes importantes para la distribución a los agricultores y la producción de maíz comercial, la multiplicación de las semillas de maíz debe continuar y ser hecha numerosas veces más, durante el tiempo que la variedad permanezca bajo cultivo; por lo tanto, el proceso de producción de semillas debe ser sistemático y seguir un sistema pre-establecido (Córdova (1991), Córdova *et al.* (1992). Esto podrá asegurar que la semilla comercial que se distribuye a los agricultores es fiel a la variedad en características genéticas y morfológicas y en los caracteres de calidad, con el potencial de rendimiento que tenía cuando fue obtenida y liberada al público (Córdova *et al.* (1992). Lamentablemente, en muchos ambientes tropicales, los mejoradores se desentienden de ese proceso una vez que la variedad es liberada. Los procedimientos y las normas para la producción e incremento de las semillas de las variedades de polinización abierta muchas veces no son seguidos estrictamente, por lo que la variedad pierde sus características originales. No debe sorprender, por lo tanto, que el área cubierta con variedades mejoradas en los trópicos sea baja y que el área cubierta con razas locales y variedades de los agricultores sea alta.

Como regla general, los mejoradores deberían ser responsables por el mantenimiento de los progenitores y de una pequeña cantidad de semillas puras de cada variedad, al menos por el tiempo en que estas permanecen en el gran cultivo. Debe ser mantenido un número mínimo de generaciones para el incremento de las semillas, desde las semillas breeder hasta la semilla certificada comercial que se distribuirá a los agricultores para la producción de grano. La secuencia producción/incremento de las categorías de semillas de variedades de polinización abierta es: i) semilla pura de la variedad mantenida por el mejorador; ii) primer incremento de semilla por el mejorador para obtener la semilla breeder; iii) segundo incremento de semillas para producir la semilla fundación (también llamada a veces semilla básica); iv) tercer incremento de semilla para producir la semilla certificada o comercial, para distribución a los agricultores.

En algunos casos, la semilla que se obtiene en el tercer incremento es llamada semilla registrada y es usada para un cuarto incremento para producir semillas certificadas, si las necesidades así lo exigen. Es recomendable desarrollar un sistema de producción de semillas en el cual solo haya tres, o al máximo cuatro, incrementos de semillas a contar desde la semilla del mejorador hasta la producción comercial para distribución a los agricultores. Este sistema debe continuar todos los años mientras la variedad continúe bajo cultivo. Los procedimientos para el mantenimiento de existencias de semillas genéticamente puras por parte del mejorador y las

sucesivas etapas de producción de semillas son descritas por (Douglas, 1980; CIMMYT (1984).

Mantenimiento de existencias de semillas puras de variedades de polinización abierta y producción de semillas breeder; El CIMMYT (1984) sugirió dos métodos simples y eficientes para que los mejoradores mantengan las semillas puras de las variedades de polinización abierta y al mismo tiempo produzcan semillas breeder, estos son el método de polinización masiva y el método de los bloques de cruzamientos de medio hermanas de mazorca por surco, la elección del método depende de las preferencias del mejorador y de si la semilla pura de la variedad es conservada y mantenida por el mejorador como semilla después de desgranar las mazorcas o si la semilla es conservada en las mazorcas, si las semillas son conservadas desgranadas, entonces se puede usar el método de la polinización masiva; el tamaño del criadero para mantener la semilla pura de la variedad y producir semilla breeder dependerá de la cantidad de semilla pura de que se disponga y también de la cantidad de semilla a ser producida para las etapas sucesivas de multiplicación.

Producción de semilla fundación

El primer incremento de la semilla de categoría breeder produce la semilla fundación, la cual algunas veces es llamada semilla básica. La responsabilidad de la producción de la semilla fundación recae en algunos casos en una Agencia para la Producción de Semilla Fundación o en otros casos en una institución que se asume la responsabilidad de producción esas semillas a partir de las semillas recibidas de los mejoradores. La semilla breeder es sembrada en parcelas aisladas de cualquier otra fuente de polen de maíz para evitar la contaminación. Una distancia de 200 metros de otros maíces en el momento de la floración puede ser considerada adecuada. La producción de semilla fundación se lleva a cabo por la polinización abierta de las plantas sembradas con la semilla breeder de la variedad. Todas las plantas fuera del tipo aceptable de acuerdo a descriptores de las variedades para la producción de semilla fundación son eliminadas antes de que derramen el polen. La eliminación de plantas por las características indeseables de la mazorca y los granos se hace en el momento de la cosecha y antes del desgranado. El rango de variación aceptable en la semilla fundación es más amplio que en la semilla breeder, y está alrededor de $\pm 1,55$ s para los caracteres cuantitativos y de $\pm 5\%$ s para los caracteres cualitativos. Es altamente deseable que los mejoradores responsables del mantenimiento de la variedad y de la producción de semilla breeder inspeccionen las parcelas de producción de semilla fundación durante la floración y las operaciones de entresacado. Las parcelas de

semilla fundación también deberían ser inspeccionadas por los técnicos de la agencia de certificación, responsable por la emisión de las tarjetas correspondientes. La semilla fundación será usada para la producción de semilla certificada, la cual a su vez será distribuida a los agricultores para la producción comercial de maíz. En algunas situaciones de emergencia la cantidad de semillas de la primera generación de semilla fundación puede ser menos de la necesaria para producir la cantidad requerida de semilla certificada. En tal caso, es posible producir otra generación de semilla fundación para producir una segunda generación de semilla, llamada en este caso semilla registrada. La semilla fundación 2 es producida con los mismos procedimientos y precauciones descritos líneas arriba para la producción de la primera generación de semilla fundación (Steele, 1978; Jugenheimer, 1985; Wych, 1988).

Semilla certificada

La semilla certificada es producida a partir de la semilla fundación -o de la segunda generación de semilla fundación. Esta es la última etapa del proceso de producción de semillas. La semilla certificada se obtiene por la polinización cruzada de las plantas cultivadas a partir de la semilla fundación, en parcelas aisladas 200 metros de cualquier otra parcela de maíz que florezca al mismo tiempo. El sistema de producción es el mismo descrito antes para la semilla fundación, con la diferencia en los estándares para entresacar plantas fuera de tipo y un mayor rango aceptable de los escritores varietales. Por lo general se quitan 5% de las plantas antes de la floración. El rango de variación en la producción de semillas certificadas es de $\pm 1,96$ s para los caracteres cuantitativos y $\pm 8\%$ s para los caracteres cualitativos. El entre-sacado de mazorcas basado en las características de las mazorcas y de los granos, incluyendo las mazorcas con granos enfermos, es hecha en el momento de la cosecha y nuevamente al desgranar (Córdova *et al.*, 1992).

Producción de semillas de híbridos

Los procedimientos para la producción de semillas de maíz híbrido han sido descritos por), Ramírez y Córdova (1972), Dowswell, Paliwal y Cantrell (1996) y Agrawal *et al.* (1997). A diferencia de las variedades de polinización abierta donde solo un parental está involucrado en la producción de semillas, en el maíz híbrido la producción de semillas requiere de dos a cuatro parentales, por lo tanto, una operación más compleja, necesita un mejor nivel de competencia técnica y requiere más inversiones para el mantenimiento de las líneas endocriadas y otros parentales, así como también en las etapas de semilla fundación y certificada. Varios tipos de maíz híbrido han sido descritos en el capítulo Mejoramiento de maíz híbrido. La responsabilidad de

mantener los parentales y de producir la semilla breeder debe recaer en los mejoradores Ramírez y Agrawal *et al.* (1997). Las líneas endocriadas son líneas puras con un alto nivel de homocigosis y la pureza genética y los estándares de uniformidad de las líneas endocriadas parentales deben ser cuidadosamente observadas y mantenidas. Las líneas endocriadas normalmente son mantenidas por cruzamientos naturales al azar entre parientes, con un cuidadoso entresaque de todas las plantas fuera de tipo antes de la polinización. La semilla breeder de las líneas endocriadas también es producida de la misma forma. Bastante a menudo, las semillas parentales y algunas veces las semillas breeder de las líneas endocriadas son producidas muy cuidadosamente en mayores cantidades y almacenadas a bajas temperaturas para su uso en años sucesivos. Esto asegura la disponibilidad de semillas de las líneas endocriadas en la cantidad necesaria y también reduce la deriva genética (Dowswell *et al.*, 1996), prepararon una guía similar para la planificación de la producción de semillas de híbridos de doble cruce para la siembra comercial de 200 000 hectáreas. El mayor costo de las semillas de los parentales contribuye al mayor costo de las semillas del híbrido, pero sin embargo, es provechoso para los agricultores pagar por ese mayor precio de la semilla si las ganancias esperadas por su uso son adecuadas en términos de productividad y económicos. CIMMYT (1987, 1994), López Pereira y Filippello (1995) y Dowswell, (1996) han discutido varios aspectos de la economía de la producción de semillas en los países en vías de desarrollo.

Cosecha y procesamiento de las semillas

La cosecha de la semilla de maíz y su procesamiento, incluyendo secado, limpieza, separación por tamaño, tratamiento, embolsado y almacenamiento hasta su distribución a los agricultores, han sido descritos en varios libros y otras publicaciones (Jugenheimer, 1985; Singh, 1987; Wych, 1988; Dowswell, Paliwal y Cantrell, 1996; Agrawal *et al.*, 1997). La semilla de maíz está técnicamente pronta para ser cosechada cuando se ha formado la capa negra en el punto de inserción en el olote y la semilla ha alcanzado la madurez fisiológica. La semilla de maíz alcanza en este momento su mejor calidad, y después, a medida que pasa el tiempo y es sometida a varias fuerzas externas, comienza a declinar. Todas las operaciones a partir de la cosecha hasta su siembra por parte del agricultor deben estar dirigidas a conservar a los niveles más altos la longevidad y la germinabilidad.

Secado

La humedad de la semilla debe ser llevada a menos de 15% para su desgranado y procesamiento. Hay tres sistemas de secado dependiendo de la cantidad de mazorcas a secar y de las facilidades disponibles. El secado al

sol extendiendo las mazorcas en una capa fina y removiéndolas frecuentemente es el sistema más económico y puede ser eficientemente usado cuando la cantidad de mazorcas es escasa y está planificada la producción de una pequeña cantidad de semillas. Las etapas siguientes del procesamiento de las semillas -desgranado, limpieza, clasificación por forma y tamaño, tratamiento con funguicida e insecticida, embolsado y almacenamiento- están bien estandarizadas. Las normas de certificación de semillas y los procedimientos para análisis de semillas están claramente establecidos en muchos de los países en desarrollo; es posible decir que en algunos de estos países estos últimos aspectos del control de calidad están más desarrollados que los procedimientos para la producción de semillas (Jaffee y Shrivastava, 1993).

MATERIALES Y MÉTODOS

Con la finalidad de realizar de manera adecuada la recopilación de la información, referente a algunas de las características en la evolución genética de los maíces en México, se procedió a la revisión de literatura en diversas revistas técnico-científicas.

CONCLUSIONES

Una gran diversidad de investigadores que trabajan en el desarrollo del maíz tropical cree que su futuro en esas áreas es más prometedor de lo que fue en el pasado y de lo que es en la actualidad. El aumento de la productividad del maíz, su producción y utilización no son una elección sino una necesidad. Muchos países en los trópicos están sometidos a una fuerte presión demográfica y encaran una alta tasa de incremento de la población. Estos miles de millones de personas no solo deben ser alimentados a niveles de sustentación sino que deben urgentemente mejorar su nivel nutricional, especialmente los sectores de menos recursos. El potencial para incrementar la producción de maíz que satisfaga esas necesidades alimenticias es sin duda superior en el caso del maíz que en el de otros cereales. La calidad nutricional del maíz puede ser más fácilmente mejorada con los métodos convencionales de fitomejoramiento y con las tecnologías emergentes de ingeniería genética. Los usos diversificados del maíz como alimento llevarán a un mayor consumo *per cápita* y de su demanda. Con un mejoramiento de la economía y un aumento del ingreso *per cápita* en los países en desarrollo acompañados por el consecuente mejoramiento en el poder adquisitivo, muchas personas más podrán permitirse adquirir y consumir proteínas animales, lo cual llevará a una demanda mayor aún de maíz. Con un incremento a nivel mundial de la demanda de maíz como alimento para animales y el potencial de mejoramiento de la producción de maíz en los trópicos, este podría llegar a ser el cereal más importante en las próximas décadas, tanto en lo que se refiere al área cultivada como al volumen de su producción. Hay indicadores positivos de que la producción podría ser aumentada para satisfacer esos desafíos por medio de una revolución del maíz, algo que se entrevé en el horizonte y necesita ser estimulado para materializarse.

La mayor parte del incremento de la producción de maíz provendrá de un incremento de la productividad. El aumento del área del maíz tendrá, comparativamente, un impacto menor, si bien se espera que el maíz participe más en rotaciones intensivas de cultivos y se expanda a nuevos ambientes. Si bien el maíz es una planta tropical, su potencial de rendimiento es bajo en ambientes tropicales típicos, con altas temperaturas diurnas y nocturnas. Su potencial de rendimiento se expresa mejor en ambientes templados y subtropicales con altas temperaturas diurnas y noches frescas; el cultivo del maíz en los trópicos continuará a moverse hacia ambientes con temperaturas nocturnas más bajas; esa expansión estará basada en consideraciones económicas. Por otro lado, los tipos de maíz con alto potencial de rendimiento en ambientes verdaderamente tropicales serán posiblemente desarrollados a partir de una intensa hibridación y con la ayuda de la ingeniería genética para la transferencia de genes.

LITERATURA CITADA

- Agrawal, P.K., Agarwal, B.D., Venkat Rao, P. & Singh, J. 1998. Maize seed multiplication, conditioning, and storage. In M.L. Morris, ed. Maize seed industries in developing countries. Boulder, CO, USA, Lynne Rienner Publishers.
- Aloni, R. & Griffith, M. 1991. Xylem in the root:shoot junction of cereals. *Planta*, 184: 123-129.
- Anderson, E. and H.C. Cutler. 1942. Races of *Zea mays*. I. Their recognition and classification.
- Angus, J.F., Hasegawa, S., Hsiao, T.C., Liboon, S.P. & Zandstra, H.C. 1983. The water balance of post-monsoonal dryland crops. *J. Agric. Sci. Camb.*, 10: 699-710.
- Arellano V., J.L., C. Tut C., A.M. Ramírez, Y. Salinas M., O.R. Taboada G. 2003. Maíz Azul de los Valles Altos de México. I. Rendimiento de grano y caracteres agronómicos. *Revista Fitotecnia Mexicana* 26: 101-107.
- Bazua, C.D., Guerra, R. & Sterner, H. 1979. Extruded corn flour as an alternative to lime heated corn flour for tortilla preparation. *J. Food Sci.*, 44: 940.
- Beaumont, V.H., Rocheford, T.R. & Widholm, J.M. 1995. Mapping the anther culture response genes in maize (*Zea mays* L.). *Genome*, 38: 968-975.
- Beckett, J.B. 1978. B-A translocations in maize. *J. Hered.*, 69: 27-36.
- Below, F.E. 1997. Growth and productivity of maize under nitrogen stress. In G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson & C.B. Peña-Valdivia, eds. *Developing Drought and Low-Nitrogen Tolerant Maize. Proc. Symp., CIMMYT, El Batan, México, 25-29 Mar. 1996. Mexico, DF, CIMMYT.*
- Bennett, M.D. 1983. The spatial distribution of chromosomes. In *Kew Chromosome Conf. II*, p. 71-79. London, George Allen and Unwin.
- Bernardo, R., Bourrier, M. & Olivier, J.L. 1992. Generation means analysis of resistance to head smut in maize. *Agronomy J.* 12: 303-306.
- Birchler, J.A. & Hart, J.R. 1987. Interaction of endosperm size factors in maize. *Genetics*, 117: 309-317.
- Blum, A. 1988. *Plant breeding for stress environments*. Boca Raton, FL, USA, CRC Press. 222 pp.
- Brandolini, A. 1970. Maize. In O.H. Frankel & E. Bennett, eds. *Genetic resources in plants: their exploration and conservation*, p. 273-309. Philadelphia, PA, USA, F.A. Davis.
- Bressani, R. 1990a. Chemistry, technology and nutritive value of maize tortillas. *Foods Rev. Int.*, 62: 225.
- Bressani, R. 1990b. Nutritional value of high-lysine maize in humans. In E.T. Mertz, ed. *Quality protein maize*, p. 205. St Paul, MN, USA, American Association of Cereal Chemists.

- Buckler IV, E.S., Goodman, M.M., Holtsford, T.P., Doebley, J.F., Sanchez G., J. 2006. Phylogeography of the wild subspecies of *Zea mays*. *Maydica* 51: 123-134.
- Burak, R. y J. L. Magoja. 1990. Perennial teocintle introgressed population: seed mutants and mutation
- Burke, J.J. 1990. Variation among species in the temperature dependence of the reappearance of variable fluorescence following illumination. *Plant Physiol.*, 93: 652-656.
- Burke, J.J., Mahan, J.R. & Hatfield, J.L. 1988. Crop-specific thermal kinetic windows in relation to wheat and cotton biomass production. *Agron. J.*, 80: 553-556.
- Burnham, C.R. 1962. *Discussions in cytogenetic*. Minneapolis, MN, USA, Burgess Publ.
- Byerlee, D. & Saad, L. 1993. CIMMYT's economic environment to 2000 and beyond - a revised forecast. Mexico, DF, CIMMYT.
- Carangal, V.R. 1988. Maize in rice-based cropping systems. In C. De Leon, G. Granados & R.N. Wedderburn, eds. *Proc. 3rd Asian Reg. Maize Workshop*, Kunming, PR, China, 8-15 Jun. 1988, p. 119-140. Mexico, DF, CIMMYT.
- Carlson, W.R. & Chou, T.S. 1981. B chromosomes non-disjunction in corn: control by factors near the centromere. *Genetics*, 97: 379-389.
- Carlson, W.R. 1978. The B chromosomes of corn. *Ann. Rev. Genet.*, 12: 5-23.
- Carlson, W.R. 1988. The cytogenetic of corn. In G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement*, 3rd ed., p. 259-343. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.
- Carter, G.F. 1945. *Plant geography and culture history in the American Southwest*. Viking Fund Publications in Anthropology 5:1-140.
- Casas S., J.F., J.J. Sánchez G., J.L. Ramírez D., J. Ron P. y S. Montes H. 2001. Rendimiento y sus componentes en retro cruza maíz-teocintle. *Revista Fitotecnia Mexicana* 24: 17-26.
- Casas S., J.F., J.L. Ramírez D., J.J. Sánchez G., J. Ron P. y S. Montes H. 2003. Características Agronómicas en retro cruza maíz-teocintle. *Revista Fitotecnia Mexicana* 26(4):239-248.
- Cervantes S., T., M.M. Goodman, E. Casas D. and J.O. Rawlings. 1978. Use of genetic effects and genotype by environmental interactions for the classification of Mexican races of maize. *Genetics* 90: 339-348.
- Chang, R.Y. & Peterson, P.A. 1994. Chromosome labelling with transposable elements in maize. *Theor. Appl. Genet.*, 87: 650-656.
- Chase, S.S. 1952. Production of homozygous diploids of maize from monoplasts. *Agron. J.*, 44: 263-267.
- Chase, S.S. 1969. Monoplasts and monoplast derivatives of maize (*Zea mays* L.). *Bot. Rev.*, 35: 117-167.
- Chávez, E. 1913. *El cultivo del maíz*. Secretaría de Fomento, Dirección General de Agricultura, Boletín 74 (Estación Agrícola Central). México.

- Chen, C.C. 1969. The somatic chromosomes of maize. *Can. J. Genet. Cytol.* 11: 752-764.
- Cheng, P.C. & Pareddy, D.R. 1994. Morphology and development of the tassel and ear. In M. Freeling & V. Walbot, Eds. *The maize handbook*, p. 37-47. New York, NY, USA, Springer-Verlag.
- Cheng, P.C., Greyson, R.I. & Walden, D.B. 1983. Organ initiation and the development of unisexual flowers in the tassel and ear of *Zea mays*. *Am. J. Bot.*, 70: 450-462.
- CIMMYT. 1984. Development, maintenance and seed multiplication of open-pollinated maize varieties. Mexico, DF.
- CIMMYT. 1987. 1986 world maize facts and trends: the economics of commercial maize seed production in developing countries. Mexico, DF.
- CIMMYT. 1994. 1993/94 world maize facts and trends: maize seed industries revisited: emerging role of the public and private sectors. Mexico, DF.
- Coe, E.H., Jr. 1959. A line of maize with high haploid frequency. *Am. Nat.*, 91: 381-385.
- Coe, E.H., Jr., Neuffer, M.G. & Hoisington, D.A. 1988. The genetics of corn. In G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement*, p. 81-258. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.
- Collins, G.W., J.H. Kempton, R. Stadelman 1937. Maize investigations. *Carnegie Institution of Washington, Yearbook* 36: 149-150.
- Córdova, H. 1991. Desarrollo y mejoramiento de germoplasma para resistencia a factores adversos bióticos y abióticos y producción de semilla: estrategias y logros 1986-91. CIMMYT Regional Maize Program for Central America and the Caribbean, Guatemala City, Guatemala, 1990.
- Cramer, G.R. 1994. Response of maize (*Zea mays* L.) to salinity. In M. Pessaraki, ed. *Handbook of plant and soil stresses*, p. 449-459. New York, NY, USA, M. Dekker.
- De León, C. & Pandey, S. 1989. Improvement of resistance to ear and stalk rots and agronomic traits in tropical maize gene pools. *Crop Sci.*, 29: 12-17.
- De Wet, J.M.J. & Harlan, J.R. 1974. *Tripsacum*-maize interaction: a novel cytogenetic system. *Genetics*, 78: 493-502.
- De Wet, J.M.J. & Harlan, J.R. 1978. *Tripsacum* and the origin of maize. In D.B. Walden, ed. *Maize breeding and genetics*, p. 129-141. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.
- Dellaporta, S.L. & Calderón-Urrea, A. 1994. The sex determination process in maize. *Science*, 94: 1501.
- Dellaporta, S.L. & Moreno, M.A. 1994. Gene tagging with *Ac/Ds* elements in maize. In M. Freeling & Y. Walbot, eds. *The maize handbook*, p. 219-233. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

- Dempsey, E. 1994. Traditional analysis of maize pachytene chromosomes. In M. Freeling & Y. Walbot, Eds. The maize handbook, p. 432-441. New York, NY, USA, Springer-Verlag.
- Dintzis, F.R., Bagley, E.B. & Felker, F.C. 1995. Shear thickening and flow-induced structure in a system of DMSO containing waxy maize starch. *J. Rheology*, 39: 1399-1409.
- Diwakar, M.C. & Payak, M.M. 1975. Germoplasm reaction to *Pythium* stalk rot of maize. *Indian Phytopath.* 28: 548-549.
- Doebley, J. & Stec, A. 1991. Genetic analysis of the morphological differences between maize and teocintle. *Genetics*, 129: 285-295.
- Doebley, J. & Stec, A. 1993. Inheritance of the morphological differences between maize and teocintle: comparison of results for two F2 populations. *Genetics*, 134: 559-570.
- Doebley, J. 1990. Molecular evidence and the evolution of maize. *Econ. Bot.*, 44: 6-27.
- Doebley, J. 1994. Genetics and the morphological evolution of maize. In M. Freeling & V. Walbot, Eds. The maize handbook, p. 66-77. New York, NY, USA, Springer-Verlag.
- Doebley, J., Stec, A., Wendel, J. & Edwards, M. 1990. Genetic and morphological analysis of a maize-teocintle F2 population: implications for the origin of maize. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 87: 9888-9892.
- Doebley, J.F. 1990. Molecular evidence and the evolution of maize. *Econ. Bot.* 44: 6-27. Doebley, J.F. and H.H. Iltis. 1980. Taxonomy of *Zea* (Gramineae) I. A subgeneric classification with key to taxa. *Amer. J. Bot.* 67: 982-993.
- Doebley, J.F., J.D. Wendel, J.S.C. Smith, C.W. Stuber and M.M. Goodman. 1988. The origin of Corn Belt maize: The isozyme evidence. *Econ. Bot.* 42: 120-131.
- Doebley, J.F., M.M. Goodman and C. W. Stuber. 1985. Isozyme variation in races of maize from Mexico. *Amer. J. Bot.* 72: 629-639. Doebley, J.F., M.M. Goodman and C.W. Stuber. 1986. Exceptional genetic divergence of Northern Flint corn. *Amer. J. Bot.* 73: 64-69.
- Doebley, J.F., M.M. Goodman and C.W. Stuber. 1987. Patterns of isozyme variation between maize and Mexican annual teocintle. *Econ. Bot.* 41: 234-246.
- Doring, H.P. & Starlinger, P. 1986. Molecular genetics of transposable elements in plants. *Ann. Rev. Genet.*, 20: 175-200.
- Dorweiler, J., Stec, A., Kermicle, J. & Doebley, J. 1993. Teocintle glume architecture 1: a genetic locus controlling a key step in maize evolution. *Science*, 262: 233-235.
- Dowswell, C.D., Paliwal, R.L. & Cantrell, R.P. 1996. *Maize in the third world*. Boulder, CO, USA, Westview Press.
- Duque-Vargas, J., Pandey, S., Granados, G., Ceballos, H. & Knapp, E. 1994. Inheritance of tolerance to soil acidity in tropical maize. *Crop Sci.*, 34: 50-54.

- Eagles, H.A. & Lothrop, J.E. 1994. Highland maize from Central Mexico - its origin, characteristics, and use in breeding programs. *Crop Sci.*, 34: 11-19.
- Edmeades, G.O., Fairey, N.A. & Daynard, T.B. 1979. Influence of plant density on the distribution of ¹⁴C-labelled assimilate in maize at flowering. *Can. J. Plant Sci.*, 59: 577-584.
- Elander, R.T. & Russo, L.J. 1993. Production of ethanol from corn fiber. Paper presented at the 1st Biomass Conf. of the Americas: Energy, Environment, Agriculture and Industry, Burlington, VT, USA.
- Ellis, R.H., Summerfield, R.J., Edmeades, G.O. & Roberts, E.H. 1992. Photoperiod, temperature, and the interval from sowing to tassel initiation in diverse cultivars of maize. *Crop Sci.*, 32: 1225-1232.
- Esau, K. 1977. *Anatomy of seed plants*, 2nd Ed. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.
- Eubanks, M. 1993. Corn rootworm resistance conferred to maize via *Tripsacum*, x *Zea diploperennis*. *Maize Genetics Cooperation Newsletter* 67: 40-41.
- Evans, L.T. 1993. *Crop evolution, adaptation, and yield*. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
- Fedoroff, N.V. 1988. Mobile genetic elements in maize. In G.M. Malacinski, ed. *Developmental genetics of higher organisms. Primer in developmental biology*, p. 97-125. London, MacMillan Publ.
- Fischer, K.S. & Palmer, A.F.E. 1984. Tropical maize. In P.R. Goldsworthy & N.M. Fisher, Eds. *The physiology of tropical field crops*, p. 213-248. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.
- Fischer, K.S., Edmeades, G.O. & Johnson, E.C. 1987. Recurrent selection for reduced tassel branch number and reduced leaf area density above the ear in tropical maize populations. *Crop Sci.*, 27: 227-243.
- Fromm, M.E., Morrish, F., Armstrong, C., Williams, R., Thomas, J. & Klein, T.M. 1990. Inheritance and expression of chimeric genes in the progeny of trans-genic maize plants. *Bio/Technology*, 8: 833-839.
- Fukunaga, K., J. Hill, Y. Vigoroux, Y. Matsuoka, J. Sanchez G., K. Liu, E.S. Buckler and J. Doebley. 2005. Genetic diversity and population structure of teocintle. *Genetics* 169: 2241-2254. Galinat, W.C. and J.H.
- Fussell, B. 1992. *The story of corn*. New York, NY, USA, Alfred A. Knopp.
- Galinat, W.C. and R.G. Campbell. 1967. The diffusion of eight-rowed maize from the Southwest to the Central Plains. *Mass. Agric. Exp. Sta., Univ. of Mass., Amherst. Monograph Series No. 1*. 16p.
- Galinat, W.C. 1959. The phytomer in relation to floral homologies in the American Maydeae. *Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ.*, 19: 1-32.
- Galinat, W.C. 1988. The origin of corn. In G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement*, p. 1-31. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.
- Galinat, W.C. 1994. The patterns of plant structures in maize. In M. Freeling & V. Walbot, Eds. *The maize handbook*, p. 61-65. New York, NY, USA,

- Galinat, W.C. 1995. El origen del maíz: el grano de la humanidad - The origin of maize: grain of humanity. *Econ. Bot.*, 49: 3-12.
- Galinat, W.C., T.R. Reinhart and T.R. Frisbie. 1970. Early eight-rowed maize from the Middle Rio Grande Valley, New Mexico. *Bot. Mus. Leafl. Harvard Univ.* 22: 313-331.
- Gendloff, E.H., Rossman, E.C., Casale, W.L., Isleib, T.G. & Hart, L.P. 1986. Components of resistance to *Fusarium* ear rot in field corn. *Phytopathology*, 76: 684-688.
- Genovesi, A.D. 1990. Maize (*Zea mays* L.): in vitro production of haploids. In Y.P.S. Bajaj, ed. *Biotechnology in agriculture and forestry*, vol. 12, p. 176-203. Berlin, Springer-Verlag.
- Goldsworthy, P.R. 1984. Crop growth and development: the reproductive phase. In P.R. Goldsworthy & N.M. Fisher, Eds. *The physiology of tropical field crops*, p. 163-212. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.
- Goodman, M.M. 1988. The history and evolution of maize. *CRC Crit. Rev. Plant Sci.*, 7: 197-220.
- Gordon-Kamm, W.J., Spencer, T.M., Mangano, M.L., Adams, T.R., Daines, R.J., Start, W.G., O'Brien, J.V., Chambers, S.A., Adams, W.R., Willets, N.G., Rice, T.V., Mackey, C.J., Krueger, R.W., Kazsch, A.P. & Lemaux, P.G. 1990. Transformation of maize cells and regeneration of fertile transgenic plants. *Pl. Cell*, 2: 603-618.
- Graham, G.G., Lembcke, J. & Morales, E. 1990. Quality protein maize as the sole source of dietary protein and fat for rapidly growing young children. *Pediatrics*, 85: 85.
- Hay, R.K.M. & Walker, A.J. 1989. *An introduction to the physiology of crop yield*. Essex, UK, Longman Scientific and Technical.
- Helentjaris, T. 1987. A genetic linkage map for maize based on RFLPs. *Trends Genet.*, 3: 217-221.
- Hernández C., J.M. 1986. Estudio de caracteres químicos del grano de las razas Mexicanas de maíz y clasificación racial. Tesis M.C. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 79 p.
- Hernández X., E. and G. Alanís F. 1970. Estudio morfológico de cinco nuevas razas de maíz de la Sierra Madre Occidental de México: Implicaciones filogenéticas y fitogeográficas. *Agrociencia* 5: 3-30.
- Ho, P.T. 1956. The introduction of American food plants into China. *Am. Anthropol.*, 57: 191-201.
- Hoisington, D.A. 1995. The role of biotechnology techniques in stress tolerance. In D.C. Jewell, S.R. Waddington, J.K. Ransom & K.V. Pixley, eds. *Maize Research for Stress Environments*. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf., Harare, Zimbabwe, 1994, p. 215-218. Mexico, DF, CIMMYT.
- Hulbert, S.H., Richter, T.E. & Axtell, J.D. 1990. Genetic mapping and characterization of sorghum and related crops by means of maize DNA probes. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 87: 4251-4255.

- Jaffee, S. & Srivastava, J. 1992. Seed system development: the appropriate roles of the public and private sector. World Bank Discussion Paper 167. Washington, DC.
- James, J. 1979. New maize and *Tripsacum* hybrids for maize improvement. *Euphytica*, 28: 1-9.
- Jewell, D.C. & Islam-Faridi, N. 1994. A technique for somatic chromosome preparation and C-banding of maize. In M. Freeling & Y. Walbot, Eds. *The maize handbook*, p. 484-493. New York, NY, USA, Springer-Verlag.
- Jewell, D.J. & Islam Faridi, N. 1994. Use of maize x *Tripsacum* hybrids for stress breeding in maize. In G.E. Edmeades & J.A. Deutsch, eds. *Stress tolerance breeding: maize that resists insects, drought, low nitrogen and acid soils*, p. 93-95. Mexico, DF, CIMMYT.
- Jiang, X.Q., Meinke, L.J. & Wright, R.J. 1992. Maize chlorotic mottle virus in Hawaiian-grown maize: vector relations, host range and associated viruses. *Crop Prot.*, 11: 248-254.
- Jorgensen, J.A. & Nguyen, H.T. 1995. Genetic analysis of heat shock proteins in maize. *Theor. Appl. Genet.*, 91: 38-46.
- Jotshi, P.N. & Patel, K.A. 1983. Knobs in Kashmir maize. *Maize Genet. Coop. Newsl.*, 57: 134-137.
- Jugenheimer, R.W. 1985. *Corn improvement, seed production and uses*. Malabar, FL, USA, Robert E. Krieger Publishing.
- Kato Y., T.A. y J.J. Sánchez G. 2002. Introgression of chromosome knobs from *Zea diploperennis* into maize. *Maydica* 47: 33-50.
- Kato-Y, T.A. 1984. Chromosome morphology and the origin of maize and its races. In M.K. Hecht, B. Wallace & G.T. Prentice, eds. *Evolutionary biology* 17, p. 219-253. New York, NY, USA, Plenum Press.
- Keeling, P.L., Banisadr, R., Barone, L., Wasserman, B.P. & Singletary, G.W. 1994. Effect of temperature on enzymes in the pathway of starch biosynthesis in developing wheat and maize grain. *Austr. J. Plant Physiol.*, 21: 807-827.
- Kermicle, J.L. 1969. Androgenesis conditioned by a mutation in maize. *Science*, 166: 1422-1424.
- Kim, S.K. & Adetimirin, V.O. 1995. Overview of tolerance and resistance of maize to *Striga hermonthica* and *S. asiatica*. In D.C. Jewell, S.R. Waddington, J.K. Ransom & K.V. Pixley, eds. *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.*, Harare, Zimbabwe, 1994, p. 255-262. Mexico, DF, CIMMYT.
- Kim, S.K. & Brewbaker, J.L. 1977. Inheritance of general resistance in maize to *Puccinia sorghi* Schw. *Crop Sci.*, 17: 456-461.
- Kiniry, J.R. & Knievel, D.P. 1995. Response of maize seed number to solar radiation intercepted soon after anthesis. *Agron. J.*, 87: 228-234.
- Kiniry, J.R., Ritchie, J.T. & Musser, R.L. 1983. Dynamic nature of the photoperiod response in maize. *Agron J.*, 75: 700-703.

- Koul, A.K. & Paliwal, R.L. 1964. Morphology and cytology of a new species of Coix with 32 chromosomes. *Cytologia*, 29(4): 375-386.
- Krueger, W. 1991. Investigations into the relationship between root and stalk rot of maize. *Zeitschrift fuer Pflanzenk. Und Pflanzens.* 98: 39-46.
- Kuleshov, N.N. 1929. The geographical distribution of varietal diversity of maize in the world. *Bull. Appl. Bot. Gen. Pl. Br. (Trudy Po Prikladnoi Botanike, Genetike I Seleksii)* 20: 506-510.
- Kuleshov, N.N. 1930. Maices de México, Guatemala, Cuba, Panamá y Colombia (Según las colecciones de N.S. Bukasov). Pp. 40-53 In: *Las Plantas Cultivadas de México, Guatemala y Colombia. Traducción al Español por Jorge León.* CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1981. 173 p.
- Kumar, M. & Sachan, J.K.S. 1991. Maize and its Asiatic relatives. In K.R. Sarkar, N.N. Singh & J.K.S. Sachan, eds. *Maize genetics perspectives*, p. 35-52. New Delhi, IARI.
- LAMP. 1991. *Catálogo del Germoplasma de Maíz, Tomo 2. Proyecto Latinoamericano de Maíz (LAMP).* Agricultural Research Service, USA.
- Leblanc, O.D., Grimanelli, D., González de León, D. & Savidan, Y. 1995. Detection of the apomixis mode of reproduction in maize-Tripsacum hybrids using maize RFLP markers. *Theor. Appl. Genet.*, 90: 1198-1203.
- Lisch, D., Chomet, P. & Freeling, M. 1995. Genetic characterization of the mutator system in maize: behaviour and regulation of Mu transposons in a minimal line. *Genetics*, 139: 1777-1796.
- Listman, G.M. & Estrada, F.P. 1992. Mexican prize for the giant maize of Jala: source of community pride and genetic resources conservation. *Diversity*, 8: 14-15.
- Longley, A.E. & Kato-Y, T.A. 1965. Chromosome morphology of certain races of maize in Latin America. *CIMMYT Res. Bull.* 1.
- Longley, A.E. 1939. Knob positions on corn chromosomes. *J. Agric. Res.*, 59: 475-490.
- López-Pereira, M.A. & Filippello, M.P. 1995. Emerging roles of the public and private sectors of maize seed industries in the developing world. *CIMMYT Economics Working Paper 95/01*, Mexico, DF.
- López-Pereira, M.A. 1992. The economics of quality protein maize as an animal feed. Case studies of Brazil and El Salvador. *CIMMYT Economics Working Paper 92-06*. Mexico, DF.
- Magnavaca, R., Gardner, C.O. & Clark, R.B. 1987. Evaluation of inbred lines for aluminum tolerance in nutrient solution. In H.W. Gabelman & B.C. Longman, eds. *Genetic aspects of plant-mineral nutrition*, p. 255-265. Dordrecht, Netherlands, Martinus Nijhoff Publ.
- Magoja, J.L. and G. Pischedda. 1994. Maize x Teosinte hybridization. pp. 85-101. In: Y.P.S. Bajaj (Ed) *Biotechnology in agriculture and forestry. Vol. 25 Maize.* Springer-Verlag.

- Majumdar, G. & Sarkar, K.R. 1974. Chromosome associations during meiosis in haploid maize. *Cytologia*, 39: 83-89.
- Mangelsdorf, P.C. 1958. The mutagenic effect of hybridizing maize and teosinte. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 23: 409-421.
- Mangelsdorf, P.C. 1985. Teosinte introgression, a probable source of mobile genetic elements. *Maize Genetics Cooperation Newsletter* 59: 26-28.
- Mangelsdorf, P.C. 1986. The origin of corn. *Sci. Am.*, 255(2): 72-78.
- Marszewski, T. 1978. The problem of the introduction of primitive maize into Southeast Asia. *Folio Orient.* 19: 127-163.
- McClintock, B. 1956. Controlling elements and the gene. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 21: 197-216.
- McClintock, B. 1965. The control of gene action in maize. *Bookhaven Symp. Biol.*, 18: 162-184.
- Mertz, E.T. 1990. Discovery of high lysine, high tryptophan cereals. In E.T. Mertz, ed. *Quality protein maize*, p. 9. St Paul, MN, USA, American Association of Cereal Chemists.
- Miedema, P. 1982. The effects of low temperature on *Zea mays*. *Adv. Agron.*, 35: 93-129.
- Miracle, M.P. 1966. *Maize in tropical Africa*. Madison, WI, USA, The University of Wisconsin Press.
- Mistrik, I. & Mistrikova, I. 1995. Uptake, transport and metabolism of phosphates by individual roots of *Zea mays* L. *Biologia (Bratislava)*, 50: 419-426.
- Moll, R.H., Kamprath, E.J. & Jackson, W.A. 1987. Development of nitrogen-efficient prolific hybrids of maize. *Crop Sci.*, 27: 181-186.
- Morgan, P.W. 1990. Effects of abiotic stresses on plant hormone systems. In R.G. Alscher & J.R. Cumming, eds. *Stress responses in plants: adaptation and acclimation mechanisms*. *Plant Biology*, vol. 12, p. 113-146. New York, NY, USA, Wiley-Liss.
- Muchow, R.C. & Sinclair, T.R. 1994. Nitrogen response of photosynthesis and canopy radiation use efficiency in field-grown maize and sorghum. *Crop Sci.*, 34: 721-727.
- Muchow, R.C. 1994. Effect of nitrogen on yield determination in irrigated maize in tropical and subtropical environments. *Field Crops Res.*, 38: 1-13.
- Nault, L.R. 1983. Origins of leafhopper vectors of maize pathogens in Mesoamerica. In: Gordon, D.T., J.K. Knoke, L.R. Nault and R.M. Ritter (Eds.). *Proceedings International Maize Virus Disease Colloquium and Workshop*, 2-6 August 1982. The Ohio State University, Ohio Agricultural Research and Development Center, Wooster. EUA. p. 75-82
- Nault, L.R. 1993. Evolución de una plaga de insectos: El maíz y las chicharritas. Un estudio de caso. In: Benz; B (Compilador). *Biología*,

- ecología y conservación del género *Zea*. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal. Méx. p. 179-202.
- Nault, L.R. and W.R. Findley. 1981. *Zea diploperennis*: A primitive relative offers new traits to improve corn. Ohio Report on Research and Development in Agriculture, Home Economics and Natural Resources 66(6): 90-92.
- Nault, L.R., D.T. Gordon, V.D. Damsteegt and H.H. Iltis. 1982. Response of annual and perennial teocintle (*Zea*) to six maize viruses. Plant disease 66(1): 61-62.
- Nei, M., S. Kumar. 2000. Molecular evolution and phylogenetics. Oxford University Press. 333p.
- Neuffer, M.G., Jones, L. & Zuber, M.S. 1968. The mutants of maize. Madison, WI, USA, Crop Sci. Soc. Am.
- Norman, M.J.T., Pearson, C.J. & Searle, P.G.E. 1995. The ecology of tropical food crops. New York, NY, USA, Cambridge University Press. 430 pp.
- O'Donoghue, L.S. & Bennett, M.D. 1994. Durum wheat haploid production using maize wide crossing. Theor. Appl. Genet., 89: 559-566.
- Onderdonk, J.J. & Ketcheson, J.W. 1972. A standardization of terminology for the morphological description of corn seedlings. Can. J. Plant Sci., 52: 1003-1006.
- Orr, H.A. & Coyne, J.A. 1992. The genetics of adaptation - a reassessment. Am. Nat., 140: 725.
- Paulsen, G.M. 1994. High temperature responses of crop plants. In K.J. Boote, J.M. Bennett, T.R. Sinclair & G.M. Paulsen, eds. Physiology and determination of crop yield, p. 365-389. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.
- Pearson, C.J. & Hall, A.J. 1984. Maize and pearl millet. In C.J. Pearson, ed. Control of crop productivity, p. 141-158. New York, NY, USA, Academic Press.
- Perales R., H.R. 2010. Base de datos climáticos preparada para el análisis de la diversidad de los maíces nativos de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).
- Perales R., H.R. 2010. Maíz, riqueza de México. Ciencias, Núm. 92 - 93, octubre-marzo, 2009, pp. 46-55.
- Petolino, J.F. & Genovesi, A.D. 1994. Anther and microspore culture. In M. Freeling & V. Walbot, Eds. The maize handbook, p. 701-704. New York, NY, USA, Springer-Verlag.
- Phillips, R.L. 1992. Genetic dissection of maturity using RFLPs. In D. Wilkinson, ed. Proc. 47th Ann. Corn and Sorghum Ind. Res. Conf., Chicago, Illinois, Dec. 1992. Washington, DC, ASTA.
- Pingali, P.L. & Heisey, P.W. 1996. Cereal crop productivity in developing countries: past trends and future prospects. In Proc. Conf. Global Agric. Sci. Policy for the 21st Cent., Melbourne, Australia, p. 51-94.
- Pinter, L., Alfoldi, Z., Burucs, Z. & Paldi, E. 1994. Feed value of forage maize hybrids varying in tolerance to plant density. Agron. J., 86: 799-804.

- Pinter, L., Burucs, Z. & Alfoldi, Z. 1995. Comparison of normal and opaque-2 maize genotypes used for corn cob mix in pig feeding. *Agron. J.*, 87: 547-550.
- Pinter, L., Schmidt, J., Jozsa, S. Szabo, J. & Kelemen, G. 1990. Effect of plant density on the feeding value of forage maize. *Maydica*, 35: 73-79.
- Poehlman, J.M. 1987. *Breeding field crops*, 3rd ed. Westport, CT, USA, AVI Publishing.
- Poethig, R.S. 1994. The maize shoot. In M. Freeling & V. Walbot, Eds. *The maize handbook*, p. 11-17. New York, NY, USA, Springer-Verlag.
- Pollock, C.J., Eagles, C.F., Howarth, C.J., Schunmann, P.H.D. & Stoddard, J.L. 1993. Temperature stress. In L. Fowden, T. Mansfield & J. Stoddart, eds. *Plant adaptation to environmental stress*, p. 109-132. New York, NY, USA, Chapman-Hall.
- Porter, G.A., Knievel, D.P. & Shannon, J.C. 1987. Assimilate unloading from maize (*Zea mays* L.) pedicel tissues. I. Evidence for regulation of unloading by cell turgor. *Plant Physiol.*, 83: 131-136.
- Ragoy, M. & Hoisington, D.A. 1993. Molecular markers for plant breeding: comparisons of RFLP and RAPD genotyping costs. *Theor. Appl. Genet.*, 86: 975-984.
- Renfro, B.L. 1985. Breeding for disease resistance in tropical maize and its genetic control. In A. Brandolini & F. Salamini, eds. *Breeding strategies for maize production improvement in the tropics*, p. 341-365. Rome, FAO, Florence, Italy, Istituto Agronomico per L'Oltremare.
- Riera-Lizarazú, O., Mujeeb-Kazi, A. & William, M.D.H.M. 1992. Maize (*Zea mays* L.) mediated polyhaploid production in some Triticale using a detached tiller method. *J. Genet. Breed.* 46: 335-346.
- Riera-Lizarazú, O., Rines, H.W. & Phillips, R.L. 1996. Cytological and molecular characterization of oat x maize partial hybrids. *Theor. Appl. Genet.*, 93: 123-135.
- Rincón E., G. 2001. Análisis molecular del flujo genético teocintle-maíz en México. Tesis de Maestría, Colegio de Postgraduados, Montecillo, México.
- Ritchie, S.W. & Hanway, J.J. 1992. How a corn plant develops. Special report No. 48. Ames, IA, USA, Iowa State University.
- Ruiz C., J.A., N. Durán P., J.J. Sánchez G., J. Ron P., D.R. González E., G. Medina G., J. Holland. 2008. Climatic adaptation and ecological descriptors of 42 maize races. *Crop Science* 48(4): 1502-1512
- Sachs, M.M., Subbaiah, C.C. & Saab, I.N. 1996. Anaerobic gene expression and flooding tolerance in maize. *J. Exp. Bot.*, 47: 1-15.
- Sánchez G, J.J. 1989. Relationships among the Mexican races of maize. Tesis Ph.D., North Carolina State University, Raleigh. 187p.
- Sánchez G., J.J. 2008. Distribución geográfica del teocintle (*Zea spp.*) en México y situación actual de las poblaciones. Informe final de actividades 2007-2008, preparado para la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

- Sánchez G., J.J., M.M. Goodman and C.W. Stuber. 2000b. Isozymatic and morphological diversity in the races of maize of Mexico. *Economic Botany* 54: 43-59. Sanchez G., J.J., Goodman MM, Bird RM, CW Stuber. Isozyme and morphological variation in maize of five Andean countries *MAYDICA* 51 (1): 25-42
- Sánchez G., J.J., T.A. Kato Y., M. Aguilar S., J.M. Hernández C., A. López R. y J.A. Ruíz C. 1998. Distribución y caracterización del teocintle. Libro Técnico Núm. 2. Centro de Investigación Regional del Pacífico Centro, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. 150p.
- Saneoka, H., Nagasaka, C., Hahn, D.T., Yang, W.J., Premachandra, G.S., Joly, R.J. & Rhodes, D. 1995. Salt tolerance of glycinebetaine-deficient and -containing maize lines. *Plant Physiol.*, 107: 631-638.
- Sehgal, S.M. 1963. Effects of teosinte and "Tripsacum" introgression in maize. The Bussey Institution of Harvard University.
- Serna-Saldívar, S.O., Gómez, M.H. & Rooney, L.W. 1994. Food uses of regular and specialty corns and their dry-milled fractions. In A.R. Hallauer, ed. *Specialty corns*, p. 263-298. Boca Raton, FL, USA, CRC Press.
- Shalhevet, M. 1993. Plants under salt and water stress. In L. Fowden, T. Mansfield & J. Stoddart, eds. *Plant adaptation to environmental stress*, p. 133-154. New York, NY, USA, Chapman-Hall.
- Shepherd, N.S., Sheridan, W.F., Mattes, M.G. & Deno, G. 1988. The use of mutator for gene tagging: cross referencing between transposable element systems. In O.E. Nelson, ed. *Plant-transposable elements*, p. 137-147. New York, NY, USA, Plenum Press.
- Sinclair, T.R. & Horie, T. 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: a review. *Crop Sci.*, 29: 90-98.
- Singh, J., ed. 1987. *Maize seed production and certification*. New Delhi, AICMIP, IARI.
- Smith, D.R. & White, D.G. 1988. Diseases of corn. In G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement*, 3rd ed., p. 687-766. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.
- Smith, J.S.C., M.M. Goodman and T.A. Kato Y. 1982. Variation within teosinte. II. Numerical analysis of chromosome knob data. *Econ. Bot.* 36: 100-112.
- Smith, M.E., Miles, C.A. & Van Beem, J. 1995. Genetic improvement of maize for nitrogen use efficiency. In D.C. Jewell, S.R. Waddington, J.K. Ransom & K.V. Pixley, eds. *Maize Research for Stress Environments*. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf., Harare, Zimbabwe, 1994, p. 39-43. Mexico, DF, CIMMYT.
- Squire, G.R. 1990. *The physiology of tropical crop production*. Oxon, UK, CAB International. 236 pp.
- Squire, G.R. 1990. *The physiology of tropical crop production*. Oxon, UK, CAB International. 236 pp.

- Stark, E.A., Connerton, I. & Forster, J.W. 1996. Molecular analysis of the structure of the maize B-chromosome. *Chromosome Res.*, 4: 15-23.
- Stevens, S.J., Stevens, E.J., Lee, K.W., Flowerday, A.D. & Gardener, C.O. 1986. Organogenesis of the staminate and pistillate inflorescences of pop and dent corns: relationship to leaf stages. *Crop Sci.*, 26: 712-718.
- Stuber, C.W., M.M. Goodman and F.M. Johnson. 1977. Genetic control and racial variation of β -glucosidase isozymes in maize (*Zea mays* L.). *Biochem. Genet.* 15: 383-394.
- Ting, Y.C. 1985. Meiosis and fertility of anther culture derived plants. *Maydica*, 30: 161-169.
- Tollenaar, M., McCullough, D.E. & Dwyer, L.M. 1993. Physiological basis of the genetic improvement of corn. In G.A. Slafer, ed. *Genetic improvement of field crops*, p. 183-236. New York, NY, USA, M. Dekker.
- Tollenaar, M., McCullough, D.E. & Dwyer, L.M. 1993. Physiological basis of the genetic improvement of corn. In G.A. Slafer, ed. *Genetic improvement of field crops*, p. 183-236. New York, NY, USA, M. Dekker.
- Turner, L.B., Pollock, C.J. & Edmeades, G.O. 1994. Thermal kinetics of glutathione reductase and their relation to thermotolerance in diverse cultivars of maize. *Ann. Bot.*, 74: 245-250.
- Upham, S. R.S. MacNeish, W.C. Galinat and C.M. Stevenson. 1987. Evidence concerning the origin of Maiz de Ocho. *American Anthropologist* 89: 410-419.
- Urrea-Gómez, R., Ceballos, H. & León, L. 1996. A greenhouse screening technique for acid soil tolerance in maize. *Agron. J.*, 88: 806-811.
- Vasal, S.K. 1975. Use of genetic modifiers to obtain normal-type kernels with the opaque-2 gene. In *High quality protein maize*, p. 197. Stroudsburg, PA, USA, Hutchinson Ross Publishing.
- Vasal, S.K. 1994. High quality protein corn. In A.R. Hallauer, ed. *Specialty corns*, p. 79-121. Boca Raton, FL, USA, CRC Press.
- Vigoroux, Y., J.C. Glaubitz, Y. Matsuoka, M.M. Goodman, J. Sanchez G., J. Doebley. 2008. Population structure and genetic diversity of New World maize landraces assessed by DNA microsatellites. *American Journal of Botany* 95: 1240-1253.
- Wang, L., A. Yang, C. He, M. Qu, J. Zhang. 2008. Creation of new maize germplasm using alien introgression from *Zea mays* ssp. *mexicana*. *Euphytica* 164:789–801.
- Watson, S.A. 1988. Corn marketing, processing, and utilization. In G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement*, p. 882-940. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.
- Weaver, M.P. 1981. The Aztecs, Maya, and their Predecessors. *Archaeology of Mesoamerica*. 2nd. Ed. Academic Press. p 481-504. Wilkes, H.G.

1967. Teosinte: the closest relative of maize. Bussey Inst. Harvard Univ. 159p.
- Weber, D.F. 1994. Use of maize monosomics for gene localization and dosage studies. In M. Freeling & V. Walbot, Eds. The maize handbook, p. 350-358. New York, NY, USA, Springer-Verlag.
- Wellhausen, E.J., L.M. Roberts, E. Hernández X., en colaboración con P.C. Mangelsdorf. 1951. Razas de maíz en México. Folleto Técnico No. 5. Oficina de Estudios Especiales, Secretaría de Agricultura y Ganadería. México. 223 p.
- Wendel, J.F., Stuber, C.W., Edwards, M.D. & Goodman, M.M. 1986. Duplicated chromosome segments in maize (*Zea mays* L.): further evidence from hexokinase isozymes. *Theor. Appl. Genet.*, 72: 178-185.
- Westgate, M.E. 1994. Water status and development of the maize endosperm and embryo during drought. *Crop Sci.*, 34:76-83.
- Widstrom, N.W., McWilliams, W.W. & Wilson, D.M. 1984. Contamination of preharvest corn by Aflatoxin. In H.D. Loden & D. Wilkinson, eds. Proc. 39th Ann. Corn and Sorghum Ind. Res. Conf., Chicago, Illinois, p. 68-83. Washington, DC, ASTA.
- Wilkes, G.H. 2004. Corn, Strange and Marvelous: But Is a Definitive Origin Known? Pp.3-63 In: C.W. Smith (Ed) *Corn: Origin, History, Technology, and Production*. John Wiley & Sons.
- Wilkes, H.G. & Goodman, M.M. 1995. Mystery and missing links: the origin of maize. In S. Taba, ed. *Maize genetic resources*, p. 1-6. Mexico, DF, CIMMYT.
- Wilkes, H.G. 1979. Mexico and Central America as a centre for the origin of agriculture and the evolution of maize. *Crop Improv.* 6(1): 1-18.
- Wilkes, H.G. 1985. Teocintle: the closest relative of maize revisited. *Maydica*, XXX: 209-223.
- Wilkes, H.G. 1989. Maize: domestication, racial evolution and spread. In D.R. Harris & G.C. Hillman, eds. *Forage and farming*, p. 440-454. London, Unwin Hyman.
- Wych, R.D. 1988. Production of hybrid seed corn. In G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement*, 3rd ed., p. 565-607. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.