

EL FACTOR GAMETOFÍTICO-1 (*ga1*) EN HÍBRIDOS COMERCIALES DE MAÍZ DE MÉXICO

THE GAMETOPHYTE FACTOR 1 (*ga1*) IN MEXICAN COMMERCIAL HYBRIDS OF MAIZE

Lino De la Cruz Larios^{1*}, José de Jesús Sánchez González¹, José Ron Parra¹, Fernando Santacruz Ruvalcaba¹, Baltazar Baltazar Montes³, José Ariel Ruíz Corral² y Moisés Martín Morales Rivera¹

¹Instituto de Manejo y Aprovechamiento de Recursos Fitogenéticos (IMAREFI), Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA), Universidad de Guadalajara. Km 15.5 Carretera Guadalajara-Nogales. Apartado Postal 129. 45110, Las Agujas, Nextipac, Zapopan, Jalisco, México. Tel. y Fax: 33 36 82 07 43. ²Centro de Investigación Regional del Pacífico Centro, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). Parque Los Colomos s/n, 44660, Guadalajara, Jalisco, México. ³Pioneer Hi-Bred International, Inc., México. Camino Viejo a Valle de Banderas, Km. 3, No. 19 Tapachula, Nayarit. México, (hasta Junio de 2006). Domicilio actual: Monsanto Company, 800 North Lindbergh Blvd., St. Louis, MO 63167 USA.

*Autor para correspondencia (linocucba@hotmail.com)

RESUMEN

En este estudio se caracterizó la composición alélica del locus de incompatibilidad *gal* (*Factor gametofítico-1*), de 84 híbridos comerciales de maíz (*Zea mays* L.) de áreas subtropicales, tropicales y de valles altos de México. Como referencia se usaron siete razas de maíz con composición alélica conocida, y como probadores a: P-3394 (recesivo *gal/gal*) y las cruza simples entre líneas de origen tropical por templado, NC354 x W22-P4830 y NC354 x W22-P5270, cuyo genotipo es *Gal-S/Gal-S*. Los híbridos se agruparon con base en su origen (institución pública o privada) y las diferencias entre los grupos para la variable llenado de mazorca fueron determinadas con base en los procedimientos GLM y MIXED del Sistema de Análisis Estadístico (SAS). La constitución alélica dentro y entre instituciones resultó muy variable, con predominio de materiales homocigotos *Gal-m/Gal-m* (55 %), seguido de homocigotos recesivos (*gal/gal*) en cerca de 25 %, y 20 % fueron heterocigotos *Gal-m/gal*; en ningún material se encontró el alelo *Gal-S*.

Palabras clave: *Zea mays*, incompatibilidad, probadores.

SUMMARY

In this study we determined the allelic composition of the incompatibility locus *gal* (*Gametophyte Factor-1*), of 84 Mexican maize (*Zea mays* L.) commercial hybrids planted in tropical, subtropical and highland areas of México, plus seven races of maize with known allelic composition included as checks. P-3394 (*gal/gal*) and the single crosses between tropical and temperate inbreds, NC354 x W22-P4830 and NC354 x W22-P5270 (*Gal-S/Gal-S*), were used as testers. Commercial hybrids were grouped by public or private institution and differences among groups were determined based on ear seed set by means of two procedures, GLM and MIXED from the Statistical Analysis System. Allelic constitution within and among institutions was variable. Most materials were homozygous *Gal-m/Gal-m* (55 %), while about 25 % were homozygous *gal/gal*, and 20% were heterozygous *Gal-m/gal*. Allele *Gal-S* was not found in any of the commercial hybrids tested.

Index words: *Zea mays*, cross-incompatibility, testers.

INTRODUCCIÓN

El término factor gametofítico (*ga*) en maíz (*Zea mays* L.) se utiliza para referirse específicamente a los alelos que se expresan en la generación gametofítica; los granos de polen con el alelo dominante *Ga* tienen ventaja competitiva sobre los granos de polen con el alelo recesivo *ga* en estigmas del tipo *Ga/Ga* o *Ga/ga*, y en ocasiones esa ventaja es completa. Los factores gametofíticos en maíz son numerosos y se han ubicado en los Cromosomas 1 (*ga4* y *ga6*), 2, 3 (*ga7*), 4 (*ga1*), 5 (*ga2* y *ga10*), 6,7 (*ga3*) y 9 (*ga8*) (Nelson, 1996).

El locus gametofítico identificado como *gal* ha sido sujeto de numerosos estudios (Mangelsdorf y Jones, 1926; Schwartz, 1950; Nelson, 1952, 1996; Kermicle *et al.*, 2006). Este factor, situado en el brazo corto del Cromosoma 4, fue descubierto en maíces palomeros por Correns en 1902 (Mangelsdorf y Jones, 1926); el locus *gal* se considera muy importante debido a que el alelo *Gal-S* condiciona esterilidad no-recíproca con el alelo *gal*. Una planta con genotipo *Gal-S/Gal-S* no puede ser fecundada con polen del alelo recesivo *gal*; sin embargo, el polen de plantas con el alelo dominante *Gal-S* induce el llenado completo de grano en plantas con genotipo *gal/gal*. El grano de polen con el alelo *Gal-S* tiene una ventaja competitiva para la fertilización sobre el polen que presenta el alelo *gal*, en estigmas de plantas con genotipo dominante *Gal-S/Gal-S* o heterocigoto *Gal-S/gal*, pero no en estigmas de plantas con genotipo recesivo *gal/gal*.

Un tercer alelo del locus *gal* tiene un comportamiento neutral desde el punto de vista de compatibilidad porque

fertiliza todos los genotipos, incluyendo al genotipo dominante *Gal-S/Gal-S*. Este alelo se ha designado *Gal-m* por su acción por medio del gameto masculino. Nelson (1996) indica que los granos de polen que no involucran el alelo *Gal-S*, en especial los del tipo recesivo *gal*, reducen el crecimiento del tubo polínico y posteriormente mueren al intentar fecundar los estigmas con genotipo *Gal-S/Gal-S*. Según Nelson (1996) y Kermicle (1997), la distribución de los alelos del locus *gal* no es aleatoria; en los Estados Unidos de América (EE. UU.) el alelo *Gal-S* se encuentra predominantemente en los maíces palomeros del grupo heterótico South American; sin embargo las líneas derivadas en los años 1950s del grupo heterótico Supergold no poseían el alelo *Gal-S*, mientras que la mayoría de los maíces dentados y cristalinos son *gal/gal*. Los estudios de distribución de los alelos del locus *gal* son pocos a nivel internacional; en México, el único estudio sobre incompatibilidad no-recíproca fue realizado por Cíntora en 1963 (citado por Molina, 1992), en más de 200 accesiones del Programa Interamericano de Maíz; como probadores utilizó razas de maíz con genotipos *gal/gal* y *Gal-S/Gal-S* para conocer la constitución gametofítica de las colecciones.

El estudio de los sistemas de incompatibilidad podría ser de importancia pues estos caracteres pueden emplearse para mantener la pureza genética de variedades o híbridos, en la producción de alimentos orgánicos o productos especiales como maíz dulce, maíz de alta lisina, maíces cerosos, maíces eloteros y maíces palomeros (el mercado europeo y ciertos segmentos del mercado en EE. UU. y México demandan grano de este cereal libre de organismos genéticamente modificados). Así mismo, en regiones del continente americano donde tradicionalmente se encuentran poblaciones de los parientes silvestres del maíz (teocintle; *Zea* spp.) y variedades nativas de maíz, la información de la constitución genética de nuevas variedades e híbridos podría ser útil para diseñar estrategias de conservación *in situ* y sistemas de monitoreo de las poblaciones. Durante la última década, los sistemas de incompatibilidad en maíz se han considerado una alternativa segura para el aislamiento reproductivo; en los EE. UU. (US Patent and Trademark Office, www.uspto.gov) se han patentado recientemente métodos de producción que involucran a los *loci Gametophyte-1* USPTO 6875905, así como en el ámbito internacional (referencia WO0245487 y *Teosinte crossing barrier-1*, (USPTO 7074984).

El objetivo del presente trabajo fue caracterizar la composición gametofítica de 84 híbridos comerciales de maíz del sector público y privado de México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de estudio

Los experimentos se efectuaron en el Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA) de la Universidad de Guadalajara y en el Centro de Investigaciones de Pioneer Hi-Bred Internacional en Tapachula, Nayarit, México. El CUCBA está situado en Nextipac, Zapopan, Jalisco, México a 20° 45' LN y 103° 31' LO, a una altitud de 1650 m, con temperatura media durante junio-octubre de 23.6 °C y precipitación media anual de 816 mm. Tapachula está situada a 20° 49' LN y 105° 55' LO, a 26 m de altitud, con temperatura media durante los meses de enero a junio de 25 °C, y por lo general no se registran lluvias en estos meses. Las siembras experimentales fueron en el ciclo de Otoño-Invierno 2004 en Tapachula, Nay. y en los ciclos Primavera-Verano de 2003, 2004 y 2005 en el CUCBA.

Material genético

Se sembraron 80 híbridos comerciales y cuatro variedades de polinización libre de los sectores público y privado, en los que no se tenía información de su constitución genética respecto al *Factor gametofítico-1 (gal)*; en este trabajo se usa de manera general el término "híbridos comerciales" para señalar esos 84 materiales. Se usó además un híbrido comercial de los EE. UU. (P-3394)¹ recesivo para *gal*, y tres líneas homocigóticas para el alelo *Gal-S* de áreas templadas: NC354, derivada de germoplasma tropical del programa de mejoramiento de la Universidad de Carolina del Norte, Raleigh, EE. UU., donada por el Dr. M.M. Goodman; y dos variantes de la línea W22 (P4830 y P5270) de la Universidad de Wisconsin, Madison, EE. UU., donadas por el Dr. J. Kermicle. Con el fin de lograr mayor adaptación a las condiciones del CUCBA, las líneas se cruzaron (NC354 x W22-P4830 y NC354 x W22-P5270) para generar dos probadores de cruce simple en condición homocigota (*Gal-S/Gal-S*). Los 84 híbridos comerciales se cultivan en áreas tropicales, subtropicales y en valles altos de México.

Los híbridos evaluados por empresa fueron: Aspros (AS-902, AS-721, AS-722, AS-820); Ceres (XR-Fuego, Ciclón-XR, Tornado, Tornado-XR, Tornado-XR2, CME-560, CME-561); ConLee (Matador, Ranchero, Milenio, SCM-2801); Hartz Seed (Z21, Z806, Z25, Z30, Z31, Z60); Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) en Jalisco (Remaco-37, Remaco-38, Remaco-39, Remaco-40, HV-313, H-318, H-

¹ La mención de nombres de híbridos e instituciones públicas y privadas no es con fines de recomendación.

319, H-321, H-357, H-358, H-359, H-360); INIFAP en Guerrero (VS-529, H-516, V-531, VS-535, VS-521); INIFAP-Valles Altos (H-40, H-48, H-50); Instituto de Investigaciones Agrícolas Acuícolas y Pecuarias del Estado de México, ICAMEX (HIT-7); Monsanto (C-343, Tigre, Lobo, Pantera, Potro, León, Nutria, Puma, Leopardo, Venado, Lince, A-7573, Gavilán, Condor, Halcón, DK-867, DK-880, DK-1060, DK-2000, DK-2002, DK-2010, DK-2020); NOVASEM (Novasem 9614); Pioneer (P-30G40, P-30G54, P-30G57, P-30G88, P-30F94, P-30F98, P-32R21, P-3025W, P-3028W, P-3029, P-30G45, P-3066W, P-3086, P-30F83, P-30F97, P-32R92); Semillas RICA (Hoja de plata); Universidad de Guadalajara (Cruza simple y Cruza trilineal).

Como testigos, con constitución genética conocida, se usaron accesiones de razas mexicanas de maíz: Tams-66 (Ratón), Chih-13 (Tuxpeño Norteño) y el híbrido P-3028, con genotipo *gal/gal*; Chis-39 (Comiteco) y Mex-5 (Palomero Toluqueño) y el híbrido A-7573, con genotipo *Gal-m/Gal-m*; y Nay-39 (Reventador), Sin-25 (Dulcillo del Noroeste) y Jal-304 (Maíz Dulce), con genotipo *Gal-S/Gal-S*. La semilla de estas accesiones fue proporcionada por el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT).

Estimaciones de sincronía floral

Durante los ciclos de Otoño-Invierno 2003 en Tapachula, Nay. y Primavera-Verano 2003 en el CUCBA, se sembraron todos los materiales y se obtuvieron sus datos de días a floración al registrar las fechas de inicio y de 50 % de liberación del polen y de aparición de los estigmas. Con base en la información de los dos ciclos, se programaron las fechas de siembra apropiadas para la formación de los probadores *Gal-S/Gal-S* y para llevar a cabo las pruebas de incompatibilidad. La semilla de los probadores se obtuvo durante el ciclo de Otoño-Invierno 2004 en Tapachula, Nay.

Caracterización de la constitución genotípica

La caracterización de los híbridos comerciales se llevó a cabo durante los ciclos de Otoño-Invierno 2004 en Tapachula y en el Verano 2004 y 2005 en el CUCBA, con dos tipos de probadores:

(1) Como probador macho se usó el híbrido P-3394 (*gal/gal*), que proporcionó el polen a todos los materiales, para separar plantas con los alelos *Gal-m* o *gal* (con producción de grano) de las plantas con el alelo *Gal-S* (sin producción de grano); y (2) Como probadores hembra (*Gal-S/Gal-S*) se usaron las cruza NC354 x W22-P4830 y NC354 x W22-P5270, que recibieron polen de cada uno

de los materiales, para separar las plantas con el alelo *Gal-m* (con grano) de aquéllas con el alelo *gal* (sin grano).

Parte de las cruza con el probador macho se hizo en un lote aislado en Tapachula, Nay. Se sembraron 45 híbridos comerciales, en parcelas de un surco de 5 m en bloques de cuatro surcos "hembra" para usarse como progenitores femeninos, y cuatro surcos con tres fechas de siembra (a tiempo, 8 y 16 d después de la siembra de la hembra) del probador macho P-3394; previo a la liberación del polen, se eliminaron las espigas de cada surco hembra. En el CUCBA durante 2004 y 2005, cada híbrido se sembró en un surco de 5 m de longitud, mientras que cada probador se sembró en 20 surcos de 5 m en cuatro fechas de siembra (a tiempo, 8, 15 y 22 d después de la siembra de los híbridos), para asegurar sincronía en floración. Se hicieron cruzamientos manuales de plantas individuales: cinco plantas con el probador macho P-3394 y cinco plantas a cada uno de los probadores hembra NC354 x W22-P4830 y NC354 x W22-P5270. Por lo general, las polinizaciones manuales se llevaron a cabo entre las 12 y las 14 h, en estigmas de 5 a 8 cm de longitud.

Evaluación del llenado de grano

El llenado de grano fue la variable clave para definir los genotipos a través de las cruza con los probadores macho y hembra. Cada mazorca proveniente de los cruzamientos con los tres probadores se examinó individualmente, y las variaciones en longitud y número de granos entre mazorca sirvieron para estimar el llenado de grano con base en la metodología propuesta por Kermicle y Allen (1990) y Kermicle *et al.* (2006), la cual considera el lado de la mazorca que dio mejor llenado, con una aproximación de 10 %; esto es, al llenado inferior a 5 % se le asigna 0 %, con 5 a 15 % de llenado se asigna un valor de 10 %, y así en adelante hasta llegar al llenado de 95 % al cual fue asignado un valor de 100 %. Adicionalmente, se tomaron fotografías de las mazorcas individuales resultantes de las cruza de los materiales de interés con los tres probadores.

Análisis estadístico

Los datos de llenado de grano de los híbridos con cada probador se analizaron con base en dos procedimientos:

(1) Se aplicó un análisis de varianza con la fuente de variación debida a híbridos, con el Procedimiento GLM del Sistema de Análisis Estadístico (SAS Institute, 1992) y las medias se compararon con base en la prueba de Dunnett a 0.05 de probabilidad; la prueba se llevó a cabo

con respecto a los testigos homocigóticos para *gal*, *Gal-m* y *Gal-S*. Cuando se analizaron los datos con el probador recesivo, se usaron como testigos Jal-304 (*Gal-S/Gal-S*) y P-3028W (*gal/gal*). Cuando se analizaron los datos con los probadores homocigóticos para *Gal-S*, se usaron como testigos en la prueba de Dunnett a A-7573 (*Gal-m/Gal-m*) y P-3028W (*gal/gal*). También, se hicieron comparaciones con base en una prueba aproximada de Z (Hicks, 1982).

(2) Los híbridos se agruparon según su origen (institución pública o privada) y las diferencias entre los grupos se calcularon con base en los procedimientos GLM y MIXED del SAS.

Determinación del grupo gametofítico

Esta determinación se hizo mediante los resultados de las pruebas de comparación de medias en los análisis estadísticos con los tres probadores y criterios adicionales. Los criterios fueron:

(1) **Probador macho recesivo.** Cuando la prueba de Dunnett indicó que el llenado de grano de los híbridos con el probador macho P-3394 fue estadísticamente igual a la cruce testigo (Jal-304 x P-3394: polen *gal* sobre estigmas *Gal-S/Gal-S*), es decir no hubo llenado de grano, el material tiene una constitución *Gal-S/Gal-S*. Cuando la prueba de Dunnett indicó que el llenado de grano fue estadísticamente igual a la cruce testigo *gal/gal* (P-3028W x P-3394), es decir con llenado de grano completo, entonces el híbrido puede tener el genotipo *Gal-m/Gal-m*, *Gal-m/gal* o *gal/gal*.

(2) **Probadores hembra dominantes (*Gal-S/Gal-S*).** Después de excluir del análisis los materiales con genotipo *Gal-S/Gal-S*, se procedió a comparar el resto de los materiales. El llenado de grano de los materiales con los probadores hembra homocigóticos *Gal-S/Gal-S* puede ser

completo, en cuyo caso será significativamente igual a la cruce con el testigo A-7573 (polen con el alelo *Gal-m* sobre estigmas con genotipo *Gal-S/Gal-S*). Resultados así indican que los híbridos tienen un genotipo *Gal-m/Gal-m*. Por su parte, si el llenado es cero o significativamente igual a la cruce con el testigo P-3028W (*gal/gal*), es decir polen con el alelo *gal* sobre estigmas con genotipo *Gal-S/Gal-S*, entonces el genotipo del híbrido es *gal/gal*.

(3) Es posible que se presenten híbridos heterocigotos *Gal-m/gal*, *Gal-S/Gal-m* o *Gal-S/gal* debido a que sus progenitores pueden diferir en su constitución alélica respecto al locus *gal*. Estos casos pueden determinarse, en primer término, con base en el promedio de llenado de grano y posteriormente mediante examen de las mazorcas individuales que resulten de cruzar el material de interés con los probadores (*gal/gal* y *Gal-S/Gal-S*). Por lo general, se espera que el llenado de grano de las mazorcas individuales tenga valores de 100 % o de 0 %, lo que dependerá del probador en cuestión.

(4) Pueden darse casos de llenado de grano parcial en las mazorcas individuales con promedios semejantes a los mencionados en el punto anterior; la explicación más probable de estos casos sería atribuida a la presencia de genes modificadores de la acción de *Gal-S* y a la constitución heterocigótica con diferentes combinaciones alélicas.

RESULTADOS

Los análisis de varianza indicaron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) entre materiales genéticos, para los tres probadores (Cuadro 1). El coeficiente de variación y los valores de Dunnett a 5 % fueron marcadamente inferiores cuando se usó el probador macho *gal/gal* que con los probadores hembra *Gal-S/Gal-S*.

Cuadro 1. Cuadrados medios del análisis de varianza, y valores de Dunnett (5 %) para llenado de grano (%) de los híbridos comerciales con los probadores macho P-3394 y hembra NC-354 x W22-P4830 y NC-354 x W22-P5270.

FV	gl	P-3394 (<i>gal/gal</i>)	P4830 (<i>Gal-S/Gal-S</i>)	P5270 (<i>Gal-S/Gal-S</i>)
Genotipos	90	1673 **	9534 **	8232**
Error	378	84	448	642
CV (%)		10	33	40
Dunnett (0.05)		19	44	52

** Significativos a $P \leq 0.01$; gl = Grados de libertad; FV= Fuentes de variación; CV = Coeficiente de variación.

Los análisis con el probador macho P-3394 (*gal/gal*) indicaron que además de las poblaciones Sin-25, Nay-39 y Jal-304, únicamente Matador, Milenio y CME-560 presentaron un promedio de llenado de grano significativamente menor que el testigo P-3028W (Cuadro 2). Cuando se usó al testigo Jal-304 (*Gal-S/Gal-S*) en la prueba de Dunnett como referencia, únicamente Nay-39 y Sin-25 tuvieron promedios de llenado iguales a éste. Estos resultados indican que todos los híbridos evaluados tienen únicamente los alelos *gal* y *Gal-m*.

Los análisis con los probadores hembra *Gal-S/Gal-S* mostraron que 37 % de los híbridos tuvieron un llenado significativamente inferior al llenado del testigo A-7573 (*Gal-m/Gal-m*) cuando se usó NC354 x W22-P4830, y 39 % cuando se usó NC354 x W22-P5270; dichos híbridos probablemente tienen genotipo *gal/gal* o son heterocigotos con bajas frecuencias de *Gal-m*.

Los híbridos restantes, cuyos valores de llenado son cercanos a 100 %, tienen predominantemente el genotipo *Gal-m/Gal-m* y algunos heterocigotos con frecuencias bajas de *gal*. Lo anterior se confirma con los resultados obtenidos cuando se usó como testigo a P-3028W (*gal/gal*); 36 % de los híbridos con llenado significativamente igual al testigo con NC354 x W22-P4830, y 40 % con NC354 x W22-P5270.

Para evaluar las diferencias o semejanzas entre los dos probadores hembra *Gal-S/Gal-S* respecto a su capacidad de discriminación, se hizo un análisis de correlación con los datos de llenado de grano de los 91 materiales. El coeficiente estimado fue de 0.84, significativo ($P \leq 0.01$), lo que indica que las cruzas de prueba con los dos probadores presentaron similares promedios de llenado de grano, y refleja un alto grado de estabilidad en la discriminación de los materiales. Algunos casos en los que los resultados de llenado de grano no concuerdan entre probadores *Gal-S*, fueron: Ciclón-XR, CME-561, Tornado, Ranchero, Remaco-37, Halcón, P-3066W, P-30G45, P-30G57 y la Cruz trilineal de la Universidad de Guadalajara (Cuadro 2).

Constitución alélica de los híbridos

Complementario a los análisis de varianza y a las pruebas de medias, se revisaron los datos de las mazorcas

individuales y las fotografías de cada una de las cruzas de prueba para determinar la constitución alélica de cada uno de los híbridos evaluados (Cuadro 2). De los 84 híbridos, 55 % fueron *Gal-m /Gal-m*, 25 % homocigotos recesivos *gal/gal* y 20 % heterocigotos *Gal-m/gal*. Los híbridos con genotipo *gal/gal* pertenecen a INIFAP, Hartz Seed, Monsanto y Pioneer. Todos los híbridos de la empresa Aspros, todos los de INIFAP-Valles Altos y cerca de 70 % de los de Monsanto e INIFAP-Jalisco fueron *Gal-m/Gal-m*. Es notoria la ausencia del alelo *Gal-S* en los 84 híbridos comerciales estudiados.

Diferencias entre instituciones

En el Cuadro 3 se presentan los análisis de varianza, en los que los tratamientos se dividieron en: diferencias entre razas e híbridos comerciales, instituciones y razas, y accesiones dentro de instituciones y razas. Se detectaron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) en todas las fuentes de variación y probadores, con excepción de accesiones dentro de instituciones y razas para el probador P-3394 (*gal/gal*).

Los promedios de llenado de grano de materiales de cada institución, para cada grupo de razas y los tres probadores, y el número de híbridos por institución, clasificados de acuerdo con su constitución alélica se muestran en el Cuadro 4. Para el probador recesivo macho P-3394 (*gal/gal*), únicamente los híbridos comerciales de ConLee mostraron promedios significativamente inferiores a 100 % de llenado de grano. Como era de esperarse, las razas con el alelo *Gal-S* mostraron incompatibilidad completa al recibir polen del probador recesivo; es decir, no llenaron grano (0 %). El llenado de grano para los probadores hembra (*Gal-S/Gal-S*) fue mucho más variable entre y dentro de instituciones; únicamente los materiales de Aspros e INIFAP-Valles Altos mostraron valores de llenado de grano cercanos a 100 %. Los valores promedio de llenado de grano corresponden con la determinación de la constitución alélica. Así, por ejemplo, todos los híbridos de Aspros e INIFAP-Valles Altos y el mayor porcentaje de Monsanto presentan genotipo *Gal-m/Gal-m*; por su parte, los bajos de llenado de grano en los materiales de INIFAP-Guerrero y Pioneer indican un alta frecuencia de materiales con genotipo *gal/gal* y *Gal-m /gal*.

Cuadro 2. Porcentajes de llenado de grano de los híbridos comerciales con los probadores macho (P-3394) *gal/gal* y hembra (NC-354 x W22-P4830 y NC-354 x W22-P5270) *Gal-S/Gal-S* y su constitución alélica propuesta.

Híbrido	Institución/ Empresa	P-3394	P4830	P5270	Genotipo propuesto
AS-721	Aspros	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
AS-722	Aspros	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
AS-820	Aspros	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
AS-902	Aspros	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Ciclón-XR	Ceres	100	80	40 ¶¶¶¶	<i>Gal-m/gal</i>
CME-560	Ceres	76 ++	34 +++¶	50 ¶¶¶	<i>Gal-m/gal</i>
CME-561	Ceres	100	26 +++¶	89	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Tornado	Ceres	100	100	46 ¶¶¶¶	<i>Gal-m/gal</i>
Tornado-XR	Ceres	100	84	66	<i>Gal-m/gal</i>
Tornado-XR2	Ceres	100	84	78	<i>Gal-m/Gal-m</i>
XR-Fuego	Ceres	100	100	76	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Matador	ConLee	80 ++	78	92	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Milenio	ConLee	80 ++	72	72	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Ranchero	ConLee	84	40 +++	80	<i>Gal-m/gal</i>
SCM-2801	ConLee	88	100	96	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Z21	Hartz Seed	100	20 +++¶	0 ¶¶¶¶	<i>gal/gal</i>
Z25	Hartz Seed	100	67	63	<i>Gal-m/gal</i>
Z30	Hartz Seed	100	0 +++¶	0 ¶¶¶¶	<i>gal/gal</i>
Z31	Hartz Seed	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Z60	Hartz Seed	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Z806	Hartz Seed	100	0 +++¶	0 ¶¶¶¶	<i>gal/gal</i>
H-516	INIFAP-Guerrero	100	20 +++¶	0 ¶¶¶¶	<i>gal/gal</i>
V-531	INIFAP-Guerrero	100	20 +++¶	20 ¶¶¶¶	<i>Gal-m/gal</i>
VS-521	INIFAP-Guerrero	100	0 +++¶	0 ¶¶¶¶	<i>gal/gal</i>
VS-529	INIFAP-Guerrero	100	0 +++¶	0 ¶¶¶¶	<i>gal/gal</i>
VS-535	INIFAP-Guerrero	100	0 +++¶	0 ¶¶¶¶	<i>gal/gal</i>
H-318	INIFAP-Jalisco	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
H-319	INIFAP-Jalisco	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
H-321	INIFAP-Jalisco	100	84	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
H-357	INIFAP-Jalisco	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
H-358	INIFAP-Jalisco	100	0 +++¶	0 ¶¶¶¶	<i>gal/gal</i>
H-359	INIFAP-Jalisco	100	40 +++¶	40 ¶¶¶¶	<i>gal/gal</i>
H-360	INIFAP-Jalisco	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
HV-313	INIFAP-Jalisco	100	100	74	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Remaco-37	INIFAP-Jalisco	100	60	0 ¶¶¶¶	<i>Gal-m/gal</i>
Remaco-38	INIFAP-Jalisco	100	0 +++¶	0 ¶¶¶¶	<i>gal/gal</i>
Remaco-39	INIFAP-Jalisco	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Remaco-40	INIFAP-Jalisco	100	60	70	<i>Gal-m/Gal-m</i>
H-40	INIFAP-V.Altos	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
H-48	INIFAP-V.Altos	100	100	80	<i>Gal-m/Gal-m</i>
H-50	INIFAP-V.Altos	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
HIT-7	INIFAP-V.Altos	100	100	96	<i>Gal-m/Gal-m</i>
A-7573	Monsanto	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Condor	Monsanto	100	84	90	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Gavilán	Monsanto	100	100	88	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Halcón	Monsanto	97	67	17 ¶¶¶¶	<i>Gal-m/gal</i>
Leon	Monsanto	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Leopardo	Monsanto	100	40 +++¶	80	<i>Gal-m/gal</i>
Lince	Monsanto	100	100	80	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Lobo	Monsanto	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Nutria	Monsanto	100	100	64	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Pantera	Monsanto	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Potro	Monsanto	100	100	92	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Puma	Monsanto	100	100	80	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Tigre	Monsanto	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
Venado	Monsanto	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>
C-343	Monsanto	100	20 +++¶	20 ¶¶¶¶	<i>Gal-m/gal</i>
DK-1060	Monsanto	100	100	100	<i>Gal-m/Gal-m</i>

DK-2000	Monsanto	100	100	100	Gal-m/Gal-m
DK-2002	Monsanto	100	0 + + +, ¶	0 ¶¶, ¶¶¶	gal/gal
DK-2010	Monsanto	100	0 + + +, ¶	0 ¶¶, ¶¶¶	gal/gal
DK-2020	Monsanto	100	100	100	Gal-m/Gal-m
DK-867	Monsanto	100	0 + + +, ¶	0 ¶¶, ¶¶¶	gal/gal
DK-880	Monsanto	100	0 + + +, ¶	14 ¶¶, ¶¶¶	gal/gal
9614	Novasem	100	20 + + +, ¶	40 ¶¶, ¶¶¶	Gal-m/gal
P-3025W	Pioneer	100	60	80	Gal-m/gal
P-3028W	Pioneer	100	0 + + +, ¶	0 ¶¶, ¶¶¶	gal/gal
P-3029	Pioneer	100	100	88	Gal-m/Gal-m
P-3066W	Pioneer	100	100	40 ¶¶, ¶¶¶	Gal-m/gal
P-308	Pioneer	100	100	100	Gal-m/Gal-m
P-30F83	Pioneer	100	0 + + +, ¶	0 ¶¶, ¶¶¶	gal/gal
P-30F94	Pioneer	100	20 + + +, ¶	40 ¶¶, ¶¶¶	Gal-m/gal
P-30F97	Pioneer	100	0 + + +, ¶	0 ¶¶, ¶¶¶	gal/gal
P-30F98	Pioneer	100	0 + + +, ¶	0 ¶¶, ¶¶¶	gal/gal
P-30G40	Pioneer	100	0 + + +, ¶	0 ¶¶, ¶¶¶	gal/gal
P-30G45	Pioneer	100	1 + + +, ¶	100	Gal-m/Gal-m
P-30G54	Pioneer	100	0 + + +, ¶	0 ¶¶, ¶¶¶	gal/gal
P-30G57	Pioneer	100	80	36 ¶¶, ¶¶¶	Gal-m/gal
P-30G88	Pioneer	100	100	100	Gal-m/Gal-m
P-32R21	Pioneer	100	0 + + +, ¶	0 ¶¶, ¶¶¶	gal/gal
P-32R92	Pioneer	100	80	100	Gal-m/Gal-m
Hoja de plata	Semillas RICA	100	1 + + +, ¶	20 ¶¶, ¶¶¶	Gal-m/gal
UdeG-CS-Blanca	Univ. de Guadalajara	100	100	76	Gal-m/Gal-m
UdeG-CT-Blanca	Univ. de Guadalajara	100	100	20 ¶¶, ¶¶¶	Gal-m/gal
Testigos:					
Chis-39	Comiteco	100	100	88	Gal-m/Gal-m
Mex-5	Palomero Toluqueño	100	100	100	Gal-m/Gal-m
Sin-25	Dulcillo del Noroeste	0 + , + +	100	100	Gal-S/Gal-S
Nay-39	Reventador	0 + , + +	100	100	Gal-S/Gal-S
Jal-304	Maíz Dulce	0 + , + +	100	100	Gal-S/Gal-S
Tams-66	Ratón	100	0 + + +, ¶	20 ¶¶, ¶¶¶	gal/gal
Chih-13	Tuxpeño Norteño	100	0 + + +, ¶	20 ¶¶, ¶¶¶	gal/gal

- + Promedio estadísticamente igual a la cruz testigo (Jal-304 x P3394, polen *gal* en estigmas *Gal-S/Gal-S*)
- + Promedio estadísticamente diferente a la cruz testigo (P-3028W x P3394: polen *gal* en estigmas *gal/gal*)
- + + + Promedio estadísticamente menor a la cruz testigo (P-4830 x A-7573: polen de *Gal-m* en estigmas *Gal-S/Gal-S*)
- ¶ Promedio estadísticamente igual a la cruz testigo (P-4830 x P-3028W: polen *gal* en estigmas *Gal-S/Gal-S*)
- ¶¶ Promedio estadísticamente menor a la cruz testigo de P-5270 x A-7573: polen de *Gal-m* en estigmas *Gal-S/Gal-S*)
- ¶¶¶ Promedio estadísticamente igual a la cruz testigo (P-5270 x P -3028W: polen *gal* en estigmas *Gal-S/Gal-S*)

Cuadro 3. Cuadrados medios del análisis de varianza jerárquico para el llenado de grano (%) en razas e híbridos comerciales de maíz con los probadores macho (P-3394) y hembra (NC354 x W22-P4830 y NC354 x W22-P5270).

FV	gl	P-3394 (gal/gal)	P4830 (Ga-l-S/Gal-S)	P5270 (Gal-S/Gal-S)
Razas vs. Híbridos	1	56457 **	13468 **	5679 **
Instituciones y Razas	13	7029 **	24763 **	19265 **
Accesiones /Inst.	76	36	6877 **	6215 **
Error	365	84	448	642
CV (%)		10	33	40

** Significativo a P ≤ 0.01; FV = Fuentes de variación; gl = Grados de libertad; CV = Coeficiente de variación

Cuadro 4. Medias de llenado de grano (%) por institución y número de híbridos y razas de maíz agrupados por constitución alélica con base en probadores macho *gal/gal* (P-3394) y hembra *Gal-S/Gal-S* (NC354 x W22-P4830 y NC354 x W22-P5270).

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

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

DISCUSIÓN

En México la distribución de semilla de los híbridos comerciales así como el intercambio de semillas tradicionales es amplia, y el movimiento de germoplasma mejorado por parte de las instituciones públicas y privadas es intenso. Debido a lo anterior, la constitución alélica para los híbridos comerciales entre y dentro de instituciones aquí reportada parece un tanto aleatoria; sin embargo, estos resultados son similares a los encontrados por Cíntora en 1963 (citado por Molina, 1992) para colecciones de las razas de maíz de México, pues determinó que de 229 colecciones estudiadas, 74 % fueron *Ga* (probablemente *Gal-m/Gal-m*), 17 % *gal/gal*, 3 % *Gal-S/Gal-S*, y el restante 6 % no fue clasificado.

Una posible explicación de la predominancia del alelo *Gal-m* en México es que es receptivo tanto a polen *gal* como *Gal-S* y al mismo tiempo puede fecundar estigmas de todos los tipos. Esta capacidad de *Gal-m* parece indicar que no existe restricción alguna para su distribución, que podría dispersarse y desplazar a otros genotipos de materiales no mejorados y silvestres dentro de las diferentes zonas productoras de maíz en el país. Estudios recientes indican que el polen con el alelo *Gal-S* fertiliza más eficientemente a estigmas con genotipo *Gal-S/Gal-S* que el polen con el alelo *Gal-m*, cuando los dos tipos de polen están presentes en los estigmas *Gal-S/Gal-S* (Kermicle *et al.*, 2006). Con base en lo anterior y dado que la mayor parte de las poblaciones de las razas Maíz Dulce, Dulcillo y Reventador contienen el alelo de

incompatibilidad *Gal-S* o el alelo neutral *Gal-m* (Cíntora en 1963, citado por Molina, 1992), el flujo genético proveniente de los híbridos comerciales con el alelo *Gal-m* es altamente probable, aunque podría verse limitado por competencia con el polen *Gal-S* de las razas antes señaladas.

Los resultados encontrados con los diferentes probadores son por lo general consistentes, y muestran un alto grado de estabilidad en discriminar materiales. Aun así, a pesar de una alta correlación con los probadores hembra *Gal-S/Gal-S*, se pudieron encontrar algunos casos de diferencias significativas entre ellos. Entre los factores que pueden explicar estos resultados están: el tamaño de muestra, los efectos ambientales diferenciales debido a la hora del día y a la etapa de crecimiento de los estigmas en que se hizo la polinización, y la existencia de modificadores de la acción de *Gal-S*. Nelson (1952) encontró algunas diferencias entre años y entre horarios de polinizaciones manuales para el mismo cruzamiento, y concluyó que las condiciones ambientales juegan un papel importante en la reacción de incompatibilidad.

México se considera centro de origen y diversidad del género *Zea*, por lo que se ha cuestionado desde hace más de una década el riesgo de la introducción de maíz transgénico, además de los híbridos modernos no-transgénicos a las zonas de distribución del teocintle y en las de alta diversidad del maíz (Serratos *et al.*, 1997). La Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO) describió un método de análisis

de riesgo en la liberación de organismos vivos modificados genéticamente (OVMs), (Barrios *et al.*, 2006). En el esquema de análisis se consideran variables relacionadas con el flujo genético y se determinan las posibilidades de hibridación con los OVMs; este esquema parece demasiado general pero puede ser útil en las primeras etapas del análisis. Sin embargo, con base en los resultados de este trabajo y los reportados por Cántora en 1963, se considera que el tema del flujo genético y análisis de riesgo “caso por caso” entre y dentro de especies de *Zea* en México, es mucho más complejo que lo presentado por Barrios *et al.* (2006). Por tanto, debería tenerse disponible una caracterización puntual y detallada de los sistemas de incompatibilidad de los híbridos comerciales, especies silvestres y de las razas de maíz de México, como un componente para poder prevenir el flujo genético no deseado. Sería deseable continuar este tipo de estudios con mayor número de individuos por muestra, más probadores y más instituciones y regiones de México.

CONCLUSIONES

La constitución alélica de híbridos comerciales dentro y entre instituciones es muy variable, pero predominan materiales homocigotos para el alelo *Gal-m*; en ningún caso se encontró *Gal-S*, alelo responsable de la incompatibilidad no-recíproca.

El conocimiento de la constitución alélica de los híbridos comerciales permitirá planear la siembra de los maíces de usos especiales (alta amilosa, cerosos, alta calidad de proteína, dulces, palomeros y algunos tipos de maíz para elotes) y se evitaría en gran medida la contaminación tanto al producto final como durante la producción de semilla para siembra.

En áreas de México donde se distribuyen las especies silvestres y variedades nativas de usos especiales, debería programarse la siembra de híbridos comerciales u otras

poblaciones que usen exclusivamente los recesivos para el locus *gal*.

AGRADECIMIENTOS

A los Drs. J. Kermicle, M. M. Goodman y S. Taba por haber proporcionado parte del material genético usado en este estudio. A Pioneer Hi-Bred International. por el financiamiento parcial a través del proyecto “Maize and teosinte biodiversity studies in México” y por las facilidades para el incremento de algunos materiales en su estación experimental de Tapachula, Nayarit.

BIBLIOGRAFÍA

- Barrios A, O Oliveros, C. Sánchez, E. Huerta, F Acevedo (2006) El análisis de riesgo en la liberación de organismos vivos modificados. *Biodiversitas* 67:6-11.
- Hicks C R (1982) *Fundamental Concepts in the design of Experiments*. Holt, Rinehart and Winston, Inc, New York. 425 p.
- Kermicle J L y J O Allen (1990) Cross-incompatibility between maize and teosinte. *Maydica* 35:399-408.
- Kermicle J L (1997) Cross-compatibility within the genus *Zea*. In: *Gene Flow Among Maize Landraces, Improved Maize Varieties, and Teosinte: Implications for Transgenic Maize*. J A Serratos, M C Willcox, F Castillo (eds). CIMMYT, México, D.F. pp:40-43
- Kermicle J L, S Taba, M M S Evans (2006) The Gametophyte-1 locus and reproductive isolation among *Zea mays* subspecies. *Maydica* 51:219-225.
- Mangelsdorf P C, D F Jones (1926) The expression of Mendelian factors in the gametophyte of maize. *Genetics* 11:423-455.
- Molina G J D (1992) *Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa*. AGT Editor S. A., México. 349 p.
- Nelson O E (1952) Non - reciprocal cross-sterility in maize. *Genetics* 37:101-124.
- Nelson O E (1996) The gametophyte factors of maize. In: *The Maize Handbook*. M Freeling, V Walbot (eds). Springer-Verlag. New York. pp:496-503.
- SAS Institute (1992) SAS Technical Report P-229. SAS/STAT Software: Changes and Enhancements. SAS Institute, Inc., Cary, NC.
- Schwartz D (1950) The analysis of a case of cross-sterility in maize. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 36:719-724.
- Serratos, J A, M C Willcox, F Castillo (1997) *Gene Flow Among Maize Landraces, Improved Maize Varieties, and Teosinte: Implications for Transgenic Maize*. CIMMYT, México, D.F. 122 p.