



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA

**MEJORAMIENTO DE LA VIRULENCIA DEL
HONGO, Y LA SUSCEPTIBILIDAD Y
RESISTENCIA DEL MAÍZ AL HUITLACOCHÉ
(*Ustilago maydis* Cda.)**

TESIS

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

**MAESTRO EN CIENCIAS
EN HORTICULTURA**

PRESENTA:

LAURO MARTÍNEZ MARTÍNEZ



DIRECCION ACADEMICA
DEPTO. DE SERVICIOS ESCOLARES
OFICINA DE EXAMENES PROFESIONALES

Chapingo, Méx., Junio 1999

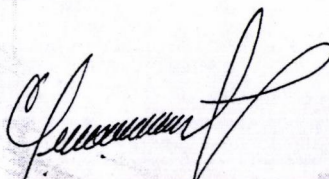


HORTICULTURA
posgrado
universidad autónoma chapingo

**MEJORAMIENTO DE LA VIRULENCIA DEL HONGO,
Y LA SUSCEPTIBILIDAD Y RESISTENCIA DEL MAÍZ
AL HUITLACOCHE (Ustilago maydis Cda.)**

Tesis realizada por **LAURO MARTÍNEZ MARTÍNEZ** bajo la dirección del
Comité indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito
parcial para obtener el grado de:

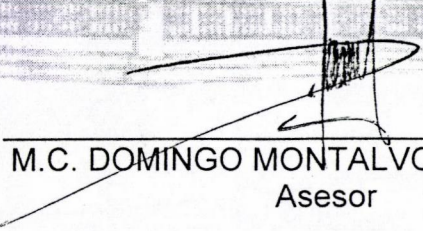
MAESTRO EN CIENCIAS EN HORTICULTURA



DR. CLEMENTE VILLANUEVA VERDUZCO
Director



DR. AURELIANO PENA LOMELÍ
Asesor



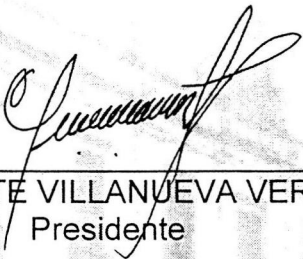
M.C. DOMINGO MONTALVO HERNÁNDEZ
Asesor

34349

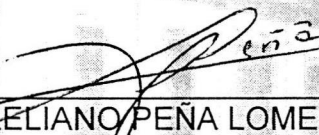
MEJORAMIENTO DE LA VIRULENCIA DEL HONGO, Y LA SUSCEPTIBILIDAD Y RESISTENCIA DEL MAÍZ AL HUITLACOCHE (*Ustilago maydis* Cda.)

Tesis realizada por **LAURO MARTÍNEZ MARTÍNEZ** bajo la dirección del
Comité indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial
para obtener el grado de:

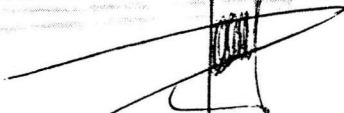
MAESTRO EN CIENCIAS EN HORTICULTURA



DR. CLEMENTE VILLANUEVA VERDUZCO
Presidente



DR. AURELIANO PEÑA LOMELÍ
Asesor



M.C. DOMINGO MONTALVO HERNÁNDEZ
Asesor

AGRADECIMIENTOS

A la universidad Autónoma Chapingo, por todos los conocimientos adquiridos desde mi formación profesional de nivel licenciatura, hasta hoy, los correspondientes a Maestría.

Al Departamento de Fitotecnia y a la Coordinación de Posgrado en Horticultura, por las facilidades brindadas para la realización de la tesis y término de la Maestría.

Al Dr. Clemente Villanueva Verduzco, por la excelente dirección en la presente investigación, apoyo incondicional y la amistad brindada en todo momento.

Al Dr. Aureliano Peña Lomelí y al M.C. Domingo Montalvo Hernández, por la revisión de éste trabajo y las acertadas sugerencias al mismo.

Al Sr. Alfredo Gómez Moreno, por su valiosa ayuda en la fase de laboratorio, sin la cual no hubiese sido posible la conclusión del presente trabajo.

Al Sr. Maximino Ramírez Ayala, por el gran apoyo en el trabajo de campo, el cual contribuyó a la culminación de la presente tesis.

A todos los compañeros tesistas de las especialidades de Fitotecnia y Parasitología de las generaciones de 1997 y 1998, quienes me apoyaron en momentos determinantes en el desarrollo de la investigación.

A todas aquellas personas que de una u otra forma contribuyeron al desarrollo de este trabajo.

DEDICATORIA

A mis padres:

Francisco Javier Martínez Flores y Clara Martínez González.

Por toda la confianza, amor y apoyo incondicional que han tenido en mí desde siempre. Sin ustedes hubiese sido muy difícil mi superación en la vida, GRACIAS.

A mis hermanos:

Rafa, Katy, Nina y Chamy. Por la unión que ha existido entre nosotros desde siempre, estando juntos en los momentos difíciles que nos ha tocado vivir, por siempre agradecido.

A mis sobrinas:

Larissa Irene y Karen Nayeli. Por su cariño y amor innato en todos momentos, siempre regalando sus lindas sonrisas a la vida, sean felices siempre.

A mis abuelitos:

Josefa González, Francisco Martínez (q.e.p.d.) y Albina Flores (q.e.p.d.), de quienes recibí las bases para mi formación en la vida, eternamente agradecido. Nunca los olvidaré.

A todos mis tíos (as) y primos (as):

Con los cuales siempre he mantenido una verdadera unión familiar, recibiendo su apoyo moral en todo momento. Gracias por la confianza en mí.

A mis amigos:

Abel, Aristeo, Baldemar, Carlos, Elizabeth, Eusebio, Jorge, Leticia, **Lizbeth**, **Mario**, **Melva Lucy**, Noemí, Rafael, Ramona, Rocío, **Samuel**, Sotero, Teresa y Valentín. Con los cuales hemos formado y/o mantenido una sincera amistad, brindando un apoyo incondicional en todo momento. Suerte en la vida.

DATOS BIOGRÁFICOS

El autor Lauro Martínez Martínez, nació el 18 de agosto de 1972 en el municipio de Pánuco, Veracruz.

Realizó sus estudios de Primaria en Pánuco, Veracruz en 1980-1986; la Secundaria en Tampico, Tamaulipas en 1986-1989; la Preparatoria y Licenciatura en la Universidad Autónoma Chapingo en el período 1989-1996, obteniendo el título de Ingeniero Agrónomo Especialista en Fitotecnia el día 10 de diciembre de 1996.

Asesor externo del Programa Elemental de Asistencia Técnica de la Secretaría de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural (SAGAR) en el estado de Puebla, durante el período 1996-1997.

Realizó estudios de Maestría en Horticultura en la Universidad Autónoma Chapingo, de agosto de 1997 a julio de 1999.

ÍNDICE GENERAL

	Pág.
ÍNDICE GENERAL.....	i
ÍNDICE DE CUADROS.....	v
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vi
RESUMEN.....	vii
SUMMARY.....	viii
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. REVISIÓN DE LITERATURA.....	4
2.1. Origen y distribución geográfica.....	4
2.2. Nombres comunes.....	5
2.3. Plantas hospedantes.....	5
2.4. Clasificación taxonómica.....	6
2.5. Descripción morfológica.....	6
2.6. Ciclo biológico.....	8
2.7. Desarrollo de la enfermedad.....	10
2.7.1. Sintomatología.....	11
2.7.2. Período de incubación.....	13
2.8. Condiciones favorables al <i>Ustilago maydis</i>	14
2.9. Importancia económica.....	16
2.9.1. Daños.....	17

	Pág.
2.9.2. Usos.....	19
2.10. Composición química y valor nutritivo.....	20
2.11. Citogenética.....	21
2.12. Patogénesis.....	22
2.13. Potencial de inóculo y variabilidad.....	23
2.14. Toxicidad en animales.....	24
2.15. Mejoramiento de la susceptibilidad del maíz a <i>U. maydis</i>	25
2.16. Caracteres relacionados con resistencia.....	27
2.17. Herencia de la resistencia.....	27
2.18. Sistemas de producción.....	29
2.19. Inoculación artificial.....	31
2.20. Control.....	33
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	36
3.1. Evaluación y selección de teliosporas de <i>Ustilago maydis</i>	36
3.1.1. Siembra del experimento.....	36
3.1.2. Obtención del inóculo.....	37
3.1.2.1. Colecta del hongo.....	37
3.1.2.2. Esterilización y aislamiento de teliosporas.....	38
3.1.2.3. Incremento de basidiosporas.....	38
3.1.2.4. Preparación del inóculo.....	39
3.1.3. Definición de tratamientos.....	39

	Pág.
3.1.4. Inoculación en campo.....	39
3.1.5. Formación del cepario.....	40
3.1.6. Cosecha y registro de datos.....	41
3.1.7. Diseño experimental y análisis estadístico.....	45
3.1.8. Condiciones ambientales.....	46
3.2. Evaluación y selección de familias susceptibles y resistentes.....	46
3.2.1. Siembra del experimento.....	48
3.2.2. Activación e incremento del inóculo.....	48
3.2.3. Definición de tratamientos.....	49
3.2.4. Inoculación en campo.....	49
3.2.5. Cruzas fraternales.....	50
3.2.6. Cosecha y registro de datos.....	50
3.2.7. Diseño experimental y análisis estadístico.....	50
3.2.8. Condiciones ambientales.....	51
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	53
4.1. Evaluación y selección de teliosporas de U. Maydis por virulencia en maíz.....	53
4.1.1. Factores ambientales y la incidencia del hongo.....	53
4.1.2. Evaluación de teliosporas.....	56
4.1.2.1. Análisis de varianza.....	56
4.1.2.2. Medias fenotípicas.....	59

	Pág.
4.1.3. Selección de teliosporas.....	63
4.2. Evaluación y selección de familias susceptibles y resistentes.....	65
4.2.1. Evaluación de familias.....	65
4.2.1.1. Análisis de varianza.....	65
4.2.1.2. Medias fenotípicas.....	67
4.2.2. Selección de familias.....	71
5. CONCLUSIONES.....	75
6. BIBLIOGRAFÍA.....	78
7. ANEXOS.....	87
Cuadro A.....	89
Cuadro B.....	90
Cuadro C.....	91
Cuadro D.....	94

ÍNDICE DE CUADROS

	Pág.
Cuadro 1. Datos semanales promedio de la temperatura, humedad relativa y precipitación de junio a agosto de 1997 en Chapingo, México.....	47
Cuadro 2. Datos semanales promedio de la temperatura, humedad relativa y precipitación de julio a septiembre de 1998 en Chapingo, México.....	52
Cuadro 3. Cuadrados medios de los análisis de varianza para nueve caracteres en maíz inoculado con huitlacoche (<i>Ustilago maydis</i>). Chapingo, Méx. 1997.....	58
Cuadro 4. Comparación de medias para nueve variables en las 15 mejores teliosporas por vigor de <i>Ustilago maydis</i> en maíz. Chapingo, México, 1997.....	62
Cuadro 5. Cuadrados medios de los análisis de varianza para nueve caracteres de familias de medios hermanos maternos de maíz evaluados para detectar susceptibilidad y resistencia al huitlacoche (<i>Ustilago maydis</i>). Chapingo, México, 1998.....	66
Cuadro 6. Comparación de medias de las 15 familias de medios hermanos maternos de maíz más susceptibles a huitlacoche. Chapingo, México, 1998.....	73

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Agallas de <i>Ustilago maydis</i> características de la enfermedad del huitlacoche.....	9
Figura 2. <i>Ustilago maydis</i> sembrado en PDA y almacenado con aceite mineral estéril.....	43
Figura 3. Cepario de las 100 basidiosporas utilizadas en el ciclo p-v 1997.....	43
Figura 4. Mazorca con huitlacoche (<i>Ustilago maydis</i>) en el momento óptimo para ser cosechada.....	44
Figura 5. Mazorcas infectadas por huitlacoche y clasificadas en diferentes grados de severidad de acuerdo a la incidencia del <i>Ustilago maydis</i>	44
Figura 6. Gráfica climática de junio a agosto de 1997. Chapingo, México.....	55
Figura 7. Gráfica climática de julio y agosto de 1998. Chapingo, México.....	55
Figura 8. Mazorca totalmente cubierta por agallas de huitlacoche.....	70

MEJORAMIENTO DE LA VIRULENCIA DEL HONGO, LA SUSCEPTIBILIDAD Y RESISTENCIA DEL MAÍZ AL HUITLACOQUE (*Ustilago maydis* Cda.)

RESUMEN

El huitlacoche es un hongo de la planta viva del maíz, muy apreciado como alimento humano en la región central de México. Actualmente seis industrias lo comercializan enlatado. El total de la producción industrial se abastece de la recolección espontánea del hongo en campos de cultivo de maíz para producción de grano. Debido a lo anterior, los objetivos planteados en este estudio fueron: evaluar y seleccionar patotipos de *Ustilago maydis* con una alta virulencia sobre maíz, y evaluar y seleccionar familias de medios hermanos maternos de maíz de reacción susceptible y resistente al huitlacoche. En 1997, se evaluaron 100 teliosporas del hongo en un híbrido experimental, se seleccionaron 12 de ellas por su vigor, las que presentaron en promedio 190 g del hongo por planta infectada, y 135.24 g por planta inoculada ($8.11 \text{ ton} \cdot \text{ha}^{-1}$, $60\,000 \text{ pl} \cdot \text{ha}^{-1}$), índice de severidad de 36.82 y una incidencia de 70.64%. De las 300 familias de medios hermanos maternos evaluadas (1998) por inoculación con la mezcla de las 12 teliosporas seleccionadas (1997), se seleccionaron 16 familias susceptibles, que presentan en promedio 154.97 g del hongo por planta infectada y 112.88 g por planta inoculada ($6.67 \text{ ton} \cdot \text{ha}^{-1}$), 76.67 % de incidencia y 34.82 de índice de severidad, así como 14 familias resistentes (0% de incidencia) al ataque del hongo.

Palabras clave: *Ustilago maydis*, huitlacoche, selección, mejoramiento genético, producción.

FUNGUS VIRULENT IMPROVEMENT, SUSCEPTIBILITY AND RESISTANCE CORN A HUITLACOCHÉ (*Ustilago maydis* Cda.)

ABSTRACT

The huitlacoche is a fungus disease of corn. Is very appreciated as human food in the central region of Mexico, where nowadays six industries commercialize the canner fungus. The total industrialized production depends of spontaneous fungus from cultivated corn fields for grain production. The objectives of this study were to evaluate and to select *Ustilago maydis* teliospores with higher virulent on corn, and half sib families with susceptible and resistant reaction to huitlacoche. In 1997, 100 teliospores were evaluated in an experimental hybrid, 12 teliospores were selected, which showed an average 190 g of fungus per infected plant and 135.24 g for inoculated plant ($8.11 \text{ ton} \cdot \text{ha}^{-1}$; $60\,000 \text{ pl} \cdot \text{ha}^{-1}$) and severity index of 36.82 and 70.64 % of incidence. In 1998, 300 half sib families were inoculated with the 12 teliospores mixture selected in the previous cycle. 16 susceptibles families were selected and they showed an average 154.97 g of fungus per infected plant, 112.88 g per inoculated plant ($6.67 \text{ ton} \cdot \text{ha}^{-1}$), 76.67 % of incidence, and 34.82 of severity index. In addition, 14 resistant families to huitlacoche were selected (0 % of incidence).

INDEX WORDS: *Ustilago maydis*, huitlacoche, selection, genetic improvement, production.

1. INTRODUCCIÓN

En México, la tradición del consumo de los hongos proviene desde la época prehispánica siendo el huitlacoche (*Ustilago maydis*) uno de los principales, ya que su uso como alimento humano se remonta a la época de los aztecas, quienes lo llamaban como “cuitlacohtli”, **cuitla (tl)** (suciedad, basura o excremento) y **cochtli** (dormido) (López, 1988).

Este hongo es el causante de la enfermedad del maíz conocida también como cuitlacoche, güitlacoche, carbón común y hongo negro; como platillo exótico de la cocina mexicana, se le ha denominado el “caviar azteca” y la “trufa mexicana” (Paredes, 1994).

La importancia antropocéntrica del huitlacoche se puede concebir desde dos puntos de vista: uno negativo, debido a las pérdidas significativas que puede ocasionar al cultivo del maíz para grano, llegando a ser cerca del 100% en algunos campos de maíz dulce (Agrios, 1998); y el otro positivo, por la arraigada tradición de uso como alimento humano en la región central de México (Villanueva, 1995).

El abastecimiento del huitlacoche todavía depende fundamentalmente de la recolección de la producción espontánea en campos de maíz para producción de grano (Pataky, 1991; Arnold, 1992; Valverde *et al.*, 1993). En los últimos años se ha ido acentuando la popularidad mundial de este hongo como parte de la dieta humana en México, y con ello la demanda internacional en países de la Comunidad Económica Europea, Japón y los Estados Unidos. En consecuencia, han aparecido investigaciones orientadas a la producción controlada del hongo mediante inoculaciones artificiales (Villanueva, 1995).

El cultivo de maíz ha servido como uno de los modelos biológicos para el desarrollo de la genética como ciencia, al ser uno de los cultivos más estudiados y en donde el huitlacoche está ahora siendo intensamente utilizado como modelo para estudios moleculares de la genética de la virulencia de hongos fitopatógenos (Villanueva, 1995); sin embargo, actualmente muchos de los estudios disponibles orientados a obtener producción artificial de huitlacoche se encuentran a nivel del ensayo de métodos para obtener la mejor técnica de inoculación sobre híbridos comerciales de maíz dulce y variedades de polinización abierta.

El escenario ambiental en la región central del país, donde el huitlacoche es una enfermedad endémica, así como los resultados existentes sobre inoculaciones controladas en México, permite establecer un proyecto de domesticación y cultivo del huitlacoche para el desarrollo de una tecnología

específica (variedades e híbridos susceptibles y técnicas de inoculación eficientes) orientada a la producción de este hongo.

En consecuencia con lo antes expuesto, se plantearon los siguientes objetivos e hipótesis.

1.1. Objetivos

1. Evaluar y seleccionar patotipos de *Ustilago maydis* que inoculados artificialmente muestren una alta virulencia jilote-específica sobre maíz de genotipo uniforme.
2. Evaluar y seleccionar familias de medios hermanos maternos de maíz de reacción susceptible y resistente al huitlacoche.

1.2. Hipótesis

La hipótesis planteada fue que la variación genética existente en huitlacoche (*Ustilago maydis*) y en poblaciones F_2 de maíz híbrido, permite seleccionar teliosporas virulentas y familias de maíz susceptibles y resistentes.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Origen y distribución geográfica

El carbón del maíz o huitlacoche causado por *Ustilago maydis* (De Candolle) Corda, es una enfermedad fungosa que se presenta dondequiera que se cultiva esta planta (Agrios, 1998).

El centro de origen es desconocido; sin embargo, como es un patógeno que sólo parasita al maíz, puede considerarse que es originario del mismo lugar que este cultivo, México (Leal, 1996).

En México se le conoce desde la época prehispánica; los aztecas conocieron esta enfermedad y fueron quienes le dieron el nombre de “popoyotl” (maíz quemado) o “cuitlacohtli”, mismo que fue modificado a “huitlacoche” a la llegada de los españoles (López, 1988; Valverde *et al.*, 1993; Leal, 1996).

Este hongo fue llevado a Europa por los españoles, siendo en 1750 cuando aparecieron los primeros reportes. En 1760-61 se iniciaron los estudios

sobre esta enfermedad en Francia; solo hasta 1836 se le reconoce como hongo, dándose el nombre de *Ustilago maydis* (D. C.) Corda por Stevenson y Johnson (Christensen, 1963; Leal, 1996).

2.2. Nombres comunes

Este hongo es bien conocido en México desde la época prehispánica, los aztecas lo tenían bien identificado como uno de los mejores alimentos por su buen sabor. En las zonas rurales su nombre es más diversificado, principalmente entre los grupos étnicos del país, siendo los más comunes: huitlacoche, cuitlacoche (suciedad dormida), cuitacoche, cuitlacocochtli (atizonado), cuitlacochin (mazorca mala), quitlacoche, cuiacochi, cuiclapoche, hustlacoche, popoyotl (maíz quemado), juas, kjutha, puax, tukura, xonatkuxi, carbón del maíz, flor de maíz, hongo de maíz, hongo de milpa, seta del maíz, caviar azteca, trufa mexicana, tecolote, viejito (Guzmán, 1997; Paredes, 1994).

2.3. Plantas hospedantes

Para que complete su ciclo de vida, es necesario que este hongo parasite a cualquiera de sus dos únicos hospedantes, el maíz (*Zea mays*) y el teocintle (*Euchlaena mexicana*) (Christensen, 1963).

2.4. Clasificación taxonómica

Ustilago, proviene del latín *ustus* ó *ustulatos*, que significa quemado, chamuscado, cauterizado, de *ustulo*, quemar, por el color negro de la masa de esporas en el soro (fructificación) (Ulloa y Herrera, 1994).

De acuerdo a Ville (1991) y Bolaños (1998), la clasificación taxonómica de este hongo es la siguiente:

Reino: Fungi

Subreino: Eumycota

Rama: Amastigomycota

Filo: Basidiomycota

Clase: Basidiomycetes

Subclase: Heterobasidiomycetydae

Orden: Ustilaginales

Familia: Ustilaginaceae

Género y Especie: *Ustilago maydis*

2.5. Descripción morfológica

Este hongo produce un micelio dicariótico, que se fragmenta y se transforma en ustilosporas, también llamadas teliosporas o clamidosporas,

después de ocasionar una necrosis en el tejido de la planta hospedera (Ulloa y Herrera, 1994). La teliospora es un tipo de espora esférica o elipsoidal de color café oscuro a negro, con protuberancias prominentes en forma de espinas de 7 a 11 micrómetros (μm) de diámetro, con capacidad para resistir las condiciones adversas del ambiente; posee dos núcleos haploides y al germinar presenta cariogamia, meiosis y mitosis; la pared se abre emitiendo un cuerpo tubular llamado basidio o promicelio, generalmente con cuatro células haploides que se transforman en basidiosporas. La basidiospora, llamada también esporidio, es ovalada, hialina, de tamaño muy variado entre 13 a 18 μm , con núcleo haploide y constituye la fuente de inóculo primario; puede dividirse por gemación produciendo esporidios secundarios o puede germinar en la superficie del hospedero, produciendo una hifa haploide (Christensen, 1963; Agrios, 1998).

El micelio haploide está formado básicamente por hifas haploides provenientes de la gemación del esporidio; pueden germinar y penetrar la epidermis de la planta, causando infecciones locales; sin embargo, poseen un crecimiento limitado y pueden morir a no ser que se fusionen con otras hifas haploides compatibles de tipo de acoplamiento opuesto, por un proceso conocido como anastomosis. La hifa dicariótica resultante puede crecer a través de la planta de maíz, formando una infección sistémica (De la Garza, 1974; Carroll, 1998).

Los soros se forman principalmente en la inflorescencia femenina, carecen de columela y pueden ser desnudos o estar cubiertos por un peridio. Las esporas son generalmente equinuladas y no están dispuestas en cadenas o forman bolas, se producen en gran cantidad dentro de cada soro, constituyendo masas negras pulverulentas en la madurez (Ulloa y Herrera, 1994).

2.6. Ciclo biológico

La primera lesión en el año es causada por las esporas invernantes, las siguientes son por las nuevas teliosporas generadas de las agallas de ese año. El hongo vive en el suelo y con el salpicar de las gotas de lluvia o corrientes de aire, lo mueven a los tejidos jóvenes y en proceso de desarrollo de las plantas de maíz y penetra en ella por estomas o heridas producidas por granizo o viento (Agrios, 1998; Bolaños, 1998; Raley, 1998).

La estructura de la teliospora esta adaptada para superar las condiciones ásperas del ambiente, tal como la sequía y en especial el invierno. Caen directamente al suelo o son dispersadas por el viento a grandes distancias. La teliospora germina y forma el basidio, que produce basidiosporas, las cuales son el agente contagioso real del maíz. Una vez dentro, el hongo estimula las células del hospedante para que se dividan (hipertrofia) y crezcan (hiperplasia) en forma incontrolable, formando una gran

agalla que se alimenta y reemplaza los granos del maíz, disminuyendo drásticamente la producción del grano (Volk, 1998). Inicialmente, las agallas se cubren con una membrana generalmente blanca o verdosa cuando está expuesta al sol. Conforme maduran, éstas alcanzan un diámetro de 1 a 15 cm, su interior se oscurece y se transforma en una masa polvorienta de esporas oscuras de color café olivo (Figura 1). La membrana gris plateada se rompe y libera millones de teliosporas ennegrecidas, que infectarán las plantas del maíz de la siembra siguiente (De León, 1984).



Figura 1. Agallas de *Ustilago maydis* características de la enfermedad del huitlacoche.

Las esporas invernan en forma de teliosporas en los restos del cultivo y en el suelo, donde se mantienen viables durante muchos años (5 a 7)(Agrios, 1998; Bolaños, 1998), o se adhieren a los granos sanos que se cosechan y cuando éstos se siembran sin desinfectarse, de tales esporas nace un filamento -micelio del hongo- que acompaña a la planta en su desarrollo, nutriéndose a sus expensas y radicándose oportunamente en las mazorcas tiernas, invadiendo los granos en formación (Martínez, 1959).

2.7. Desarrollo de la enfermedad

Este hongo produce un micelio dicariótico, cuyas células se transforman en teliosporas negras, esféricas o elipsoidales que presentan protuberancias prominentes y en forma de espina. Estas teliosporas germinan produciendo un basidio de cuatro células (el promicelio), de cada una de las cuales se desarrolla una basidiospora hialina, ovalada unicelulada. Las basidiosporas germinan sobre la superficie del hospedante y producen una hifa fina, la cual se introduce en las células epidérmicas por penetración directa. Sin embargo, después de un desarrollo inicial, su crecimiento se detiene y la hifa por lo común se marchita y en ocasiones muere, a menos que entre en contacto y se fusione con una hifa haploide proveniente de una basidiospora del tipo de apareamiento compatible. En caso de que ocurra la fusión, la hifa resultante aumenta su diámetro y se vuelve dicariótica. Esta hifa se desarrolla en los tejidos de la planta principalmente a nivel intercelular (Agrios, 1998).

2.7.1. Sintomatología

Es frecuente ver en las milpas las mazorcas tiernas invadidas por cuitlacoche. Estas mazorcas presentan pocos granos, deformados y llenos de una sustancia negruzca, la cual forma abultamientos a manera de hinchazones o tumores irregulares con la superficie de color blanco nacarado. Abultamientos semejantes pero más pequeños, suelen notarse también en las inflorescencias masculinas. Cuando éstas hinchazones alcanzan su mayor desarrollo, se seca su cubierta y se rompe, escapándose la masa negruzca que encerraba en forma de polvo negro finísimo (Martínez, 1959).

El *Ustilago maydis* induce varios cambios en el hospedante, alterando el control del crecimiento, el comportamiento de las células vegetales y causando el desarrollo de agallas; acelera la respiración, transpiración y la fotosíntesis. La severidad de los síntomas varía con los diferentes aislamientos geográficos (Hirschhorn, 1986).

La enfermedad se puede presentar en todas las partes aéreas de la planta, aunque es más severa en plantas jóvenes en estado activo de crecimiento que en plantas adultas (Bolaños, 1998). Cuando ataca a las plántulas jóvenes aparecen agallas diminutas en las hojas y tallos, por lo que dichas plántulas permanecen achaparradas o incluso pueden ser destruidas por el patógeno. En las plantas adultas, las infecciones se producen en los

tejidos jóvenes que están en crecimiento activo, de las yemas axilares, flores individuales de la mazorca y espiga, así como de las hojas y tallos. Las agallas que se forman a menudo se quedan del mismo tamaño (1 a 2 cm de diámetro, aproximadamente), posteriormente se endurecen y secan (Agrios, 1998).

Cuando jóvenes, las agallas son firmes, de color blanco ligero y están cubiertas con una membrana o peridio que se torna plateado semilustroso, cambiando a negro cuando maduran. La textura de la agalla es esponjosa, aunque a veces una parte de ella o toda puede hacerse firme, aparentemente debido a la infección por bacterias o ciertos hongos de los géneros *Rhizopus*, *Mucor*, *Aspergillus*, *Penicillium* y otros que son comunes en las agallas (Christensen, 1963).

El síntoma característico de ésta enfermedad es un tumor que se presenta en la planta infectada en forma de agallas, apareciendo en el tallo, hojas, espigas y en los granos de elote, siendo éste último la parte más importante por las pérdidas de la parte comestible (Carroll, 1998). Se forma con el crecimiento desmesurado de las células del tejido infectado; en las mazorcas, el grano infectado es sustituido por las agallas. Inicialmente las agallas están cubiertas por una membrana blanca encerrando a las células hipertrofiadas del hospedero y el micelio del hongo. Conforme maduran, la membrana se torna gris plateada o plumiza, alcanzando dimensiones de hasta 15 cm de diámetro; al final, el micelio que ha invadido a las células del

hospedero se transforman en teliosporas, mismas que son liberadas al romperse la membrana de la agalla (Leal, 1996).

2.7.2. Período de incubación

El cultivar usado influye en la severidad y el tiempo de incubación del carbón del maíz. Las condiciones ambientales después de la inoculación pueden influir en la patogénesis y el tiempo de cosecha de las mazorcas infectadas con fines alimenticios (Pope y McCarter, 1992).

El período de inoculación a la aparición de síntomas (agallas) se ha encontrado que puede variar desde 7.5 a 16 días bajo invernadero hasta los 19 días en campo (Thakur *et al.*, 1989); en cambio, Villanueva (1995) indicó que el período de incubación varía de 17 a 19 días después de la inoculación en híbridos de maíz dulce y que según la edad del hospedero y las condiciones ambientales, puede variar de 15 a 24 días. Hubo diferencias notorias entre líneas endogámicas (19 a 28 días) e híbridos (32 a 35 días), dependiendo del ciclo biológico, todos ellos procedentes de la raza Chalqueño. Sandoval y Corcuera (1998) inocularon plantas de maíz en la etapa de cinco hojas y encontraron que a los cinco días después de la inoculación podían comenzar a tomar datos del desarrollo de la enfermedad.

Una vez inoculada la planta con jeringa hipodérmica y tapar con una bolsa de plástico por dos a tres días, a las dos semanas de la inoculación se comienza a formar la agalla, siendo alrededor de los 25 días cuando están en pleno desarrollo (Carroll, 1998).

El porcentaje de incidencia de mazorcas con agallas fue anotado de 3 a 7 semanas después de la inoculación (Pataky *et al.*, 1995); en cambio, Pope y McCarter (1992) a los 21 días después de la inoculación tomaron datos de incidencia y severidad. Valverde *et al.* (1993) cosecharon las agallas de maíz dulce híbrido a los 17 a 19 días después de la inoculación (ddi), aunque ellos consideran que el tiempo óptimo de cosecha debió ser de 15 a 24 ddi, dependiendo de la etapa de desarrollo de la planta en que fue inoculada y de las condiciones ambientales después de la inoculación.

2.8. Condiciones favorables al *Ustilago maydis*

El carbón aparece en casi todas las regiones productoras de maíz, pero puede ser más severo en ambientes húmedos y templados, que en los calientes y húmedos (De León, 1984); por el contrario, Agrios (1998) y Salvador (1999), indicaron que es el ataque es más frecuente en las áreas cálidas y moderadamente secas, con temperaturas de 26 a 34 °C (Bolaños, 1998), 78 a 93 °F (Davis, 1997) ó 78 a 95 °F; además, altas cantidades de nitrógeno y

suelos abonados con materia orgánica parecen predisponer a las plantas al hongo (Texas Plant Disease Handbook, 1996). El daño por granizo y por el paso de las cultivadoras, permiten al hongo penetrar rápidamente a la planta por las heridas de ésta (Duncan *et al.*, 1995; Gotlieb, 1999).

Las temperaturas que son propicias para la formación de agallas de huitlacoche son de 17 a 18 °C y humedad relativa de 72 a 80%. Existiendo cierta tendencia a formar más agallas conforme aumente la precipitación (48-53 mm) (Bolaños, 1998). Según López (1988), la mayor cantidad de huitlacoche se obtuvo cuando se inoculó artificialmente con temperaturas medias más altas (17.17 - 18.72 °C) y alta humedad relativa (72.31 - 80.36 %); asimismo, se observó cierta tendencia a incrementarse la cantidad de agallas conforme aumentó la precipitación (53 - 48 mm).

En un experimento realizado en 1991 por Villanueva *et al.* (en proceso), encontraron que a mayor precipitación (185.3 a 189.7 mm) y alta humedad relativa (66.48 a 72.97 %) después de la inoculación favoreció el desarrollo de agallas; en cambio, Kostandi y Soliman (1998) encontraron que en las plantas estresadas con agua durante la fase de desarrollo de grano fue mayor la severidad del huitlacoche, y disminuyó en las que no lo estuvieron.

2.9. Importancia económica

A diferencia de otros países, los campesinos mexicanos de algunas regiones del país agradecen la aparición de este hongo en sus campos de maíz, ya que llega a alcanzar precios más altos que el mismo grano (Arora, 1996; Volk, 1998).

El Departamento de Agricultura de los Estados Unidos de Norteamérica (USDA) había invertido grandes esfuerzos y dinero en tratar de eliminarlo, pero debido al creciente número de restaurantes de moda que se han establecido y que ofrecen el huitlacoche como platillo exótico de la cocina mexicana, el USDA inició un programa experimental donde permite que los agricultores de Pensilvania y La Florida cultiven este hongo de manera muy controlada (McNelly, 1997), incluso en la estación de radio KCBS dedica un período corto a hablar sobre el huitlacoche (Wood, 1992).

En los Valles Altos de México, el carbón del maíz es considerado como una delicadeza. El hecho de que esta parte del mundo incluye varios centros grandes de población, la Ciudad de México (21 millones de habitantes), Guadalajara (6 millones) y Puebla (3 millones), establece suficiente demanda para utilizar una industria comercial para producir y entregar el carbón del maíz como producto conservado (Salvador, 1999).

Actualmente existen en México seis industrias que comercializan el huitlacoche, sea enlatado o liofilizado (deshidratado a baja temperatura), y existe una demanda creciente de éstos productos tanto en México como en el mercado internacional (Paredes, 1994). La oferta se concentra en los meses de julio y agosto, siendo del orden de 300 a 400 toneladas por año tan solo en los mercados de la ciudad de México (Kealey y Kosikowski, 1981).

La importancia económica negativa del huitlacoche radica principalmente en las pérdidas de rendimiento de grano en diversas regiones maiceras del mundo, aunque específicamente en México tiene también importancia alimenticia, por lo que no existen estudios sobre las pérdidas que ocasiona en los campos de maíz para producción de grano (Villanueva, 1995).

2.9.1. Daños

Todas las partes de la planta son susceptibles al ataque del hongo, éstas rara vez mueren por la infección o les produce enanismo, aunque puede suceder cuando ataca a las plántulas (De León, 1984; Texas Plant Disease Hadbook, 1996).

El comportamiento del huitlacoche en una región, depende de las variedades y/o híbridos de maíz que se cultiven en ese lugar, de los factores

ambientales y del grado de virulencia y estabilidad genética de las diversas formas del patógeno (Sandoval y Corcuera, 1998). De acuerdo a la incidencia natural, el órgano más susceptible de la planta es la mazorca inmadura (Orona, 1995), siendo la parte más apreciada económicamente por el productor de maíz. Si las agallas son grandes y están localizadas en la mazorca, el rendimiento de grano por planta individual infectada pueden reducirse de un 40 a un 100% (Pope y McCarter, 1992).

Esta enfermedad daña a las plantas y disminuye su producción formando agallas en cualquiera de sus órganos aéreos, incluyendo mazorcas, espigas y hojas. Las pérdidas varían dependiendo de una localidad a otra y pueden ir desde un valor insignificante hasta un 10% o más en áreas localizadas. En los Estados Unidos, en campos de maíz dulce, se reportan pérdidas que se aproximan a un 100% ocasionadas por este hongo, aunque con el uso de variedades resistentes, las pérdidas en rendimiento de grano tienen un promedio de casi un 2% (Arnold, 1992; Agrios, 1998), pero puede exceder al 10% bajo condiciones epidémicas (Pope y McCarter, 1992). En variedades de polinización libre eran frecuentes incidencias de 25 a 50% (Christensen, 1963).

Rosbaco (1949) reportó que el 100% del maíz dulce sembrado ese año en Argentina fue atacado por este patógeno; asimismo, Godoy (1950) indicó

que el 14% del maíz sembrado en ese país durante esa estación de crecimiento fue atacado por el carbón del maíz (Sandoval y Corcuera, 1998).

2.9.2. Usos

Los agricultores estadounidenses al encontrarlo en sus parcelas lo destruían o lo daban de alimento a los cerdos; Actualmente se cultiva en cantidades limitadas en California, La Florida, Georgia y Virginia, vendiéndose como conserva y congelado en algunos mercados gastronómicos (McNelly, 1997).

Los agricultores mexicanos de algunas regiones agradecen la aparición de este hongo en sus campos de cultivo de maíz, ya que es un complemento alimenticio para ellos, incluso puede alcanzar precios más altos que el propio grano de maíz (Arora, 1996). Al ser colectado lo utilizan ya sea para el consumo casero o para ser vendido en mercados locales o regionales, incluso algunas compañías lo procesan.

Los consumidores de este hongo dicen que el huitlacoche tiene un sabor dulce-ahumado, que parece una cruza entre el maíz y el hongo seta.

El *Ustilago maydis* también se ha utilizado en la industria para la producción de aminoácidos como lisina, arginina, valina, treonina y ácido

glutámico y vitaminas como rivo flavina, niacina, biotina y ácido fólico, mediante mutantes cultivados *in vitro* (Hirschhorn, 1986). Se usa también en la fabricación de almizcles macrocíclicos de gran valor en la perfumería, y en la obtención de ácido ustilágico como antibiótico contra bacterias y hongos causantes de enfermedades en humanos (Villanueva, 1995).

Las esporas o polvito negro se usa en medicina tradicional, a través de pomadas contra la eripisela y erupciones de la piel, además en inflamaciones por la dermatitis del pañal (Guzmán, 1997).

2.10. Composición química y valor nutritivo

De acuerdo a Martínez (1959), la composición química del huitlacoche es la siguiente:

Albuminoides.....	2.54 %
Dextrina y análogos.....	4.03 “
Glucosa.....	1.13 “
Principios gomosos.....	0.34 “
Grasa.....	0.12 “
Celulosa, por diferencia.....	<u>2.86 “</u>
	100.00 %
Calorías.....	34.08

y el análisis publicado por el Instituto de Nutriología es como sigue:

Humedad.....	89.20 g %
Nitrógeno.....	0.26 g
Cenizas.....	0.70 g
Calcio.....	6.00 g
Fósforo.....	39.00 mg
Tiamina.....	0.07 mg
Riboflavina.....	0.26 mg
Niacina.....	0.69 mg
Ácido ascórbico.....	3.70 mg
Proteína.....	1.62 g

Aunque aquí no se mencionó ningún alcaloide, en estudios posteriores se encontró que contiene dos: ustilagina y ustilagotoxina (Martínez, 1959). Este hongo contiene 20% de proteínas, es decir, tantas como los champiñones mejorados genéticamente en laboratorio (Paredes, 1994).

2.11. Citogenética

Para formar el micelio secundario con capacidad patogénica se requiere de la fusión de dos hifas con alelos *a* y alelos *b*, a las que se les denomina hifas compatibles. Si ocurre dicha unión, *Ustilago maydis* puede completar su ciclo de vida dentro del hospedero (Christensen, 1963).

El apareamiento o fusión de las hifas haploides, así como la patogenicidad, están reguladas genéticamente por un sistema tetrapolar en el que intervienen dos genes denominados **a** y **b**. El locus **a** controla la fusión de las células y codifica las feromonas y los receptores de éstas. El locus **b** regula los eventos después de la fusión, incluso mantiene la infección de la célula y el desarrollo sexual entre el tejido de la planta y la patogenicidad del hongo (Snetselaar y Mims, 1993; Kronstad, 1999). El gene **a** presenta dos alelos y el gene **b** alelos múltiples, mencionándose poco más de 25 hasta 33 (Barret *et al.*, 1992; Bolker *et al.*, 1992). Zambino *et al.* (1997) demostraron gran diversidad en el gene **b**, encontrando un total de 17 alelos.

2.12. Patogénesis

Para que el *Ustilago maydis* pueda establecer la infección en las células del tejido del hospedero, es necesario el apareamiento entre células haploides (Kronstad, 1999).

En el *Ustilago maydis*, la fusión de las células es gobernada por una feromona, la cual tiene su receptor en las proteínas G. Se aislaron cuatro subunidades de la codificación de las proteínas (gpa1 a gpa4), encontrando que con solo interrumpir gpa3, el mutante fue incapaz de responder a la feromona y tuvo un apareamiento deficiente (Regenfelder *et al.*, 1997).

Cuando se inoculó con cepas haploides individuales, no se observó apareamiento ni estructuras de infección, inoculando estigmas. Cuando éstos fueron inoculados con esporidias que tenían alelos compatibles de ambos loci de apareamiento (**a** y **b**), las esporidias se unieron en pares usando un tubo de conjugación y cada par formó una hifa dicariótica infectiva que creció rápidamente sobre la superficie del estigma, desarrolló un apresorio y entró en el estigma. Cuando la esporidia fue compatible con **a**, pero no con **b**, el apareamiento ocurrió irregularmente y la hifa desarrolló lentamente y no penetró a los estigmas. Las esporidias diploides compatibles **a** y **b** usadas solas como inóculo no se unieron, pero formaron directamente hifas infectivas. El locus **a** ha sido llamado el locus del apareamiento y el locus **b** es el locus de la patogenicidad (Barret *et al.*, 1992; Snetselaar y Mims, 1993).

2.13. Potencial de inóculo y variabilidad

México tiene la mayor variabilidad genética de *Ustilago maydis* que exista en el mundo, lo cual constituye una gran ventaja desde el punto de vista científico (Paredes, 1994). La recolección de huitlacoche puede ejercer una presión de selección en contra de la virulencia del hongo, mientras que la tradicional siembra de semillas criollas de maíz seleccionadas por los agricultores a partir de mazorcas grandes y sanas, puede ejercer presión en favor de la resistencia genética del maíz (Orona, 1995).

El patógeno muestra una variabilidad extrema en su patogenicidad, apareciendo constantemente nuevas razas, lo cual hace difícil su control a través de variedades resistentes (Agrios, 1998). La cantidad de teliosporas en una agalla de tamaño regular puede ser un poco más de 200 mil millones (De la Garza, 1974).

Villanueva *et al.* (comunicación personal) en 1993 inocularon 20 millones de basidiosporas por ml de agua estéril en elotes con estigmas expuestos, encontrando que la incidencia fue de 53.24%. Resultados similares (46.67% de incidencia) se encontraron al inocular otra variedad con 10 millones de teliosporas·ml⁻¹ de agua. López (1988) encontró que el mayor porcentaje de infección se logró inoculando la mezcla de varios aislamientos. Densidades de inóculo menor a 2.5 millones de basidiosporas produjeron una incidencia y severidad mínima, mientras densidades cerca de 5 millones incrementaron notablemente, aunque los resultados no exceden del 40% de incidencia (Villanueva, comunicación personal).

2.14. Toxicidad en animales

Tal parece que este hongo no afecta a los animales que lo consumen, incluso, éstos sirven de medio de dispersión de la enfermedad, pues al comer los animales los granos infectados, las esporas quedan en el estiércol, y si se usa como abono se distribuye la enfermedad, pues dichas esporas no pierden

su poder germinativo al pasar por el tubo digestivo de los animales (Martínez, 1959; Gotlieb, 1999); además, de que este hongo no produce toxinas, incluso, en algunas partes del mundo la gente lo utiliza como alimento. Se tienen reportes de que en Guatemala este hongo es tirado a la basura o dado de comer a los cerdos, sin que presenten problema alguno (Guzmán, 1997; Raley, 1998).

2.15. Mejoramiento de la susceptibilidad del maíz a *Ustilago maydis*

La gran mayoría de las variedades de maíz presentan algún grado de resistencia al ataque del *Ustilago maydis*, siendo las variedades de maíz dulce las más susceptibles a esta enfermedad (Pataky *et al.*, 1995).

La respuesta a la infección natural es básicamente importante, ya que con base en ello los híbridos de maíz dulce son clasificados como resistentes o susceptibles, siendo el principal criterio para seleccionar o eliminar líneas de maíces susceptibles al carbón en programas de mejoramiento (Pataky, *et al.*, 1995).

La infección natural algunas veces no es muy confiable, ya que la aparición del hongo en el maíz depende de las condiciones ambientales que conducen a la infección del carbón y a la asociación entre la etapa en el desarrollo del hospedero durante el período de infección y al tejido de la planta

en el cual se forman las agallas (Pataky, 1991). Un método eficiente de inoculación es más real para poder hacer evaluaciones de la resistencia del maíz al carbón común (Pataky *et al.*, 1995).

En Argentina, durante los ciclos agrícolas 1996/97 y 1997/98, 78 líneas endogámicas de maíz fueron probadas para ver su comportamiento al huitlacoche. Sólo un 7.95% del total fueron atacadas por éste patógeno; de las plantas enfermas, el 53% presentó tumores en hojas y ápices, 36% en mazorcas y 10% en anteras (Corcuera y Sandoval, 1999). Además, en ese mismo país, Corcuera *et al.* (1997) probaron 37 líneas endogámicas de maíz para observar su resistencia a los patógenos de la zona; encontrando que *Puccinia Sorghi* (Schw.) fue el patógeno encontrado en todos los genotipos, y *Ustilago maydis* se presentó solo en cinco de ellos con sus síntomas clásicos en las inflorescencias masculinas y femeninas. De igual manera, Astiz y Molina (1998) inocularon un cultivar de maíz (Colorado Klein), tres líneas endogámicas del género *Zea mays* (SC66, B73 y E642A88) y clones de *Z. Diploperennis* y *Z. Perennis*, encontrando que la variedad y los clones presentaron mayor tolerancia al patógeno, siendo las líneas susceptibles o ligeramente susceptibles.

2.16. Caracteres relacionados con resistencia

Se ha pensado desde siempre que algunos caracteres fisiológicos y morfológicos del maíz están relacionados con la resistencia genética al huitlacoche, encontrándose resultados muy controvertidos.

Hoover (1932), citado por Villanueva (1995), indicó que la ausencia de lígula en las hojas de maíz está asociada con la susceptibilidad, y que las mazorcas con buena cobertura muestran mejor protección contra las infecciones; asimismo, el número de granos en la mazorca muestra una relación inversa con la resistencia. Hirschhorn (1986) y Zimmerman *et al.* (1990) coinciden con respecto a lo compacto del involucro de la planta como un carácter favorable para resistencia (Villanueva, 1995).

2.17. Herencia de la resistencia

Para poder emprender una línea de investigación hacia el mejoramiento genético de la resistencia al carbón del maíz, no es estrictamente indispensable el conocimiento de la genética de la resistencia del sistema Maíz-*Ustilago maydis*, aunque es necesario para decidir el método de mejoramiento adecuado para el ahorro de tiempo y dinero en la investigación (Villanueva, 1995).

La resistencia al carbón del maíz está determinada genéticamente en forma dominante por un solo par de genes, según la segregación en la F_2 (Jones, 1918; Immer, 1928; citados por Villanueva, 1995). Aunque para Hoover (1932), la segregación correspondió a dos pares de genes independientes, donde uno controla la resistencia morfológica y otro la fisiológica. Tales resultados fueron las bases para la creciente obtención de maíz híbrido resistentes al carbón común en los Estados Unidos de América (Villanueva, 1995). Por su parte, Christensen (1963) aseguró que son pocos los genes del maíz que participan en la reacción al carbón.

Los híbridos resistentes al carbón han sido producidos en programas de mejoramiento, pero la naturaleza y durabilidad de la resistencia ha permanecido desconocida. En algunos casos la resistencia puede ser por características poligénicas que involucran pocos genes, la mayoría de caracteres funcional, fisiológico y morfológico. La mayoría de genes para resistencia existen en cereales de grano pequeño contra otras enfermedades fungosas, pero genes contra *Ustilago maydis* aún no han sido encontrados en maíz (Pope y McCarter, 1992).

Pataky *et al.* (1995) evaluaron la reacción de 750 híbridos de maíz dulce al carbón común, encontrando que los híbridos precoces presentaron menor resistencia al hongo que los tardíos. Un 24% del total de evaluados fueron clasificados como resistentes. Villanueva (1995), encontró que la expresión en

la F_1 de las cruas resistentes x susceptibles y el promedio de éstos, para el carácter porcentaje de incidencia (Poi), la susceptibilidad presentó dominancia parcial. El índice de severidad (Ise), rendimiento del hongo por planta (Rhpp) y porcentaje de severidad en plantas totalmente cubiertas por agallas (Pse5), la resistencia presentó dominancia parcial.

2.18. Sistemas de producción

Pope y McCarter (1992) fueron quienes comunicaron tener en proceso de patentado, a favor de la Universidad de Georgia, USA, un método de producción controlada de huitlacoche (Villanueva, 1997).

El CINVESTAV-IRAPUATO, en colaboración el CIMMYT y la Universidad de Illinois, ha conducido estudios tendientes a lograr la producción controlada de huitlacoche con alta calidad comercial (Valverde *et al.*, 1993). Otros estudios de la reacción del maíz a inoculaciones artificiales de huitlacoche (variedades, fechas de siembra, densidad de inóculo, etapas y formas de inoculación y análisis dialélico) se están efectuando desde 1990 en la Universidad Autónoma Chapingo (Orona, 1995; Villanueva, 1995).

El huitlacoche es recolectado en los campos de maíz, llevándose a los mercados donde suele venderse. Mucha gente lo utiliza como alimento (Martínez, 1959). De acuerdo con Villanueva (1997), aún no se dispone de

sistemas de producción de huitlacoche, el hongo actualmente se obtiene de las siguientes formas:

1. **Natural o de recolección:** Se recolecta en campos de maíz destinados para producción de grano.
2. **Empírica:** El agricultor colecta y dispersa las teliosporas con estiércol vacuno, con lo que a la vez abona el suelo (Valles Altos de México); impregnando la semilla de siembra con engrudo al que se adicionan teliosporas y sembrando variedades criollas que a través de los años han mostrado mayor frecuencia natural de plantas infectadas.
3. **Mejorada:** Aquellos en los que se utilizan técnicas de inoculación experimentalmente desarrolladas sobre variedades susceptibles, basándose en los conocimientos disponibles de la interacción maíz-huitlacoche. De uso muy limitado en los U.S.A.

La recomendación dada en las formas de producción mejorada experimentalmente, es el uso de una variedad genéticamente uniforme y susceptible al hongo y un genotipo también uniforme y virulento de *Ustilago maydis*, desarrollados en una región de ambiente favorable a ambos, además de que el área de producción debe estar alejadas de zonas productoras de maíz para grano. Al terminar la cosecha del hongo, el rastrojo deberá ser ensilado para reducir la cantidad de inóculo presente, ya que las teliosporas mueren en 15 días bajo tal condición (Christensen, 1963; Villanueva, 1995).

2.19. Inoculación artificial

Es posible hacer programas de mejoramiento de resistencia al carbón y producción de cuítlacoche como cultivo efectivo, se requiere de una técnica de inoculación que consistentemente produzca alto porcentaje de severidad en elotes enfermos (Pope y McCarter, 1992). Varios intentos se han realizado para inducir las agallas del carbón en partes de la planta (incluyendo tallos, hojas, ápices, mazorcas y raíces) de maíz con teliosporas y esporidias por métodos que incluyen aspersión, espolvoreo, chorreo, pintado, inmersión, inyección e infiltración al vacío de esporas dentro del hospedero, siendo la inyección de inóculo en plántulas, con jeringa hipodérmica el más común más exitoso para inducir agallas en los tejidos meristemáticos. El método de inoculación por inyección presenta considerables ventajas para la producción comercial del huitlacoche en mazorcas con propósito alimenticio (Pope y McCarter, 1992).

En 1990 se encontró una incidencia de 5.9% inoculando con jeringa hipodérmica en la médula del jilote y cubierto con bolsa de papel en una primera fecha de siembra (12 de marzo) y en una segunda fecha (29 de marzo) se encontró una incidencia de 21.97%. En 1991, la inoculación de teliosporas con jeringa hipodérmica dió un resultado con cerca del 50% de incidencia, encontrando en pruebas preliminares que sugieren que los jilotes sin estigmas expuestos tienen una tendencia a abortar, aunque mucho depende de la variedad (Villanueva, comunicación personal). La inyección de basidiosporas al

tallo y el cogollo en plantas de 30 días de edad originó el porcentaje de infección más alto y la mayor cantidad de agallas del hongo (López, 1988). La inoculación a los jilotes siempre provocó infección en ese sitio de las plantas susceptibles, no así en los otros órganos de la planta, a pesar de ser un hongo sistémico (Orona, 1995).

Sandoval y Corcuera (1998) inocularon en el ápice meristemático, con jeringa hipodérmica, una solución a una concentración de 2×10^6 esporas·ml⁻¹, obteniendo un ataque severo en un solo híbrido de los estudiados. De igual manera, Pope y McCarter (1992) inocularon una concentración de 10^6 esporidias·ml⁻¹, encontrando incidencias arriba del 97%. El máximo de incidencia (91.7%) se obtuvo al inocular mazorcas con 50% de estigmas polinizados; arriba de este porcentaje, inoculando mazorcas más viejas, la incidencia disminuye (Villanueva *et al.*, en proceso).

La incidencia de agallas en las mazorcas se incrementa significativamente por inyección de esporidias o teliosporas en el canal de los estigmas tres o cuatro días después de la emergencia de éstos, teniendo incidencias de 32, 39, 46 y 45% para los híbridos 'Florida Staysweet', 'How Sweet It Is', 'Sweetie 82' y XPH 2688 *sh2*, respectivamente (Valverde *et al.*, 1993). De igual manera, Zimmerman y Pataky (1992) encontraron que inyectando esporidias en el canal de los estigmas en etapas de completa aparición de estigmas y antes de la emergencia, se tuvieron incidencias de 50 y

20%, respectivamente. Asperjando esporidias o teliosporas en la punta de los elotes, no tuvo un incremento del carbón en forma significativa.

Cuando se inoculó una suspensión de 10^6 esporidias·ml⁻¹ inyectada en el jilote cuando los estigmas tenían 10 cm de longitud fuera de las brácteas, se obtuvo la mayor incidencia (70 a 97%) y la mayor severidad (3.5, de una escala de 0-7) (Pope y McCarter, 1992). Éstos mismos autores (1991) probaron cuatro métodos de inoculación de esporidias: sacando los estigmas sin herirlos, hiriendo la punta del elote (los estigmas ya habían sido removidos), exponiendo la punta del elote al cortarla 2 cm e inyectando el inóculo directamente al centro de la mazorca, encontrando incidencias de 1.6, 65.3, 87.0 y 88.3%, respectivamente; además, la mayor severidad de la enfermedad se obtuvo cuando se utilizó el método de inyección.

2.20. Control

Actualmente no es un problema económico en Estados Unidos, pues la pérdida de la producción real depende del número de plantas infectadas; además, la mayoría de las variedades de maíz utilizadas son altamente resistentes y no existe ningún tipo de control químico (Raley, 1998).

El carbón del maíz puede ser controlado hasta cierto grado mediante el uso de híbridos del maíz que posean alguna resistencia al hongo. No se

conocen variedades o híbridos del maíz totalmente resistentes al carbón. El control mediante medidas sanitarias, tales como la remoción de las agallas del carbón antes de que se abran y a través de rotación de cultivos, es posible solo en lugares donde se cultiva el maíz en pequeñas parcelas aisladas, pero es impráctico e imposible en regiones donde se cultiva en áreas extensas (Agrios, 1998).

El uso de genotipos resistentes es otra de las prácticas más efectivas, pues la selección por resistencia al carbón ha sido relativamente fácil, aunque se desconoce la naturaleza y durabilidad de la misma (Leal, 1996); además, el hongo presenta una gran variabilidad en su patogenicidad (Christensen, 1963).

Como control natural se recomienda no causar daños a las plantas durante las labores de cultivo para no provocar entradas al hongo (Bolaños, 1988); evitar excesos de nitrógeno en la fertilización, ya que pueden promover susceptibilidad a las plantas; eliminación de agallas antes de la liberación de las esporas disminuye el inóculo en el campo; rotación de cultivos para romper el ciclo de la enfermedad y el uso de variedades resistentes (Duncan et al., 1995; Texas Plant Disease Handbook, 1996).

Hasta la fecha, ningún tratamiento químico ha dado un buen control de la enfermedad, la rotación de cultivos y quema de residuos de cosecha parecen dar buen resultado en ocasiones, ya que las teliosporas pueden llegar de

lugares muy lejanos transportadas por el viento o el agua (Tseng, 1988). El control natural es por medio barbecho profundo y quema de residuos de cosecha, el uso de variedades resistentes es el mejor control del hongo, aunque las variedades de maíz dulce son las más susceptibles. Algunas resistentes a este patógeno son: Apache Gold Cup, Aztec, Bellringer, Calumet, Capitan, Cherokee, Comanche Hybrid, Comet Hybrid, Golden Gleam, Golden Security, Merit, Stylepak Hybrid, Sweet Sue, Tendersweet Hybrid y Wintergreen (Gotlieb, 1999).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

Este experimento se llevó a cabo en dos etapas (años agrícolas): en la primera (p-v 1997), se evaluaron y seleccionaron teliosporas de *Ustilago maydis* por virulencia del patógeno sobre un híbrido experimental de maíz genéticamente uniforme; en la siguiente (p-v 1998), se evaluaron y seleccionaron familias de medios hermanos de maíz por susceptibilidad y resistencia al hongo con inoculación controlada.

3.1. Evaluación y selección de teliosporas de *Ustilago maydis*

3.1.1. Siembra del experimento

Durante los meses de febrero-marzo de 1997 se realizó la preparación del terreno (rastra, barbecho, cruza, surcado y fertilización) en el Campo Agrícola Experimental "San Martín" de la Universidad Autónoma Chapingo, en Chapingo, México.

El material vegetal utilizado fue un maíz experimental de genotipo uniforme recomendado por Villanueva (entrevista personal). La siembra se realizó el 5 de abril, a una distancia entre surcos de 80 cm y 20 cm entre matas, depositando alternadamente 2-3 semillas por mata.

A los 40 días de la emergencia se realizó un aclareo en la parcela, dejando una planta por mata; teniendo finalmente una densidad de población de 60,000 pl·ha⁻¹. Cada semana se aplicó un riego de auxilio hasta que inició la temporada de lluvias (junio-julio).

3.1.2. Obtención del inóculo

3.1.2.1. Colecta del hongo.

Se colectaron ocho mazorcas infectadas por *Ustilago maydis* de diferentes áreas geográficas del país (Valles Altos). El criterio de selección de la colecta fue mazorcas grandes totalmente cubiertas por agallas bien desarrolladas (antes de eclosionar) de huitlacoche y aún protegidas por sus hojas.

3.1.2.2. Esterilización y aislamiento de teliosporas.

En el laboratorio de Olericultura del Departamento de Fitotecnia de la UACH, bajo condiciones asépticas, se procedió a realizar la esterilización y aislamiento de teliosporas, según la metodología recomendada por Ayala y Kiger (1984) para aislamiento de bacterias.

3.1.2.3. Incremento de basidiosporas.

Una vez germinadas las teliosporas y pudiendo observarse su crecimiento individual, se tomó cada una de ellas con una haza bacteriológica para dispersarla en un cuadrante de una caja de petri con medio de cultivo PDA (Papa-Dextrosa-Agar + cloranfenicol), de tal manera que se tuvieron cuatro teliosporas por caja; manejándose un total de 25 cajas de petri. Se incubaron a 26 °C bajo oscuridad durante cuatro días.

Una vez que el crecimiento del hongo fue abundante, se realizó un subcultivo de las basidiosporas, derivadas de cada teliospora para poder ser manipuladas. Las 25 cajas originales se mantuvieron como reserva de inóculo en caso de contaminación por hongos y/o bacterias.

3.1.2.4. Preparación del inóculo.

A las 36 horas de subcultivadas las basidiosporas, se procedió a la preparación del inóculo, dado que esto coincidió con la etapa óptima de inoculación del cultivo en campo, conforme al programa de siembra.

Cada cepa se mezcló con agua destilada estéril, vaciándose en frascos de vidrio esterilizados, para facilitar su manejo y traslado al campo. La densidad de esporidios que se usó en campo se ajustó con ayuda de un hematocitómetro a una concentración de 10^6 basidiosporas·ml⁻¹ de agua, según la metodología empleada por Villanueva (1995).

3.1.3. Definición de tratamientos

La progenie (esporidias) de cada teliospora se inoculó en un surco, por lo que los tratamientos fueron el número al azar que correspondió a cada frasco, teniéndose un total de 100 tratamientos.

3.1.4. Inoculación en campo

Cuando los jilotes exponían sus estigmas aproximadamente 3 cm fuera de las brácteas se realizó la inoculación, aplicando con jeringa hipodérmica estéril 1.5 ml de la suspensión por jilote en tres puntos equidistantes del mismo.

Cada cierto período de uso de la jeringa fue necesario lavarla con alcohol al 96% para evitar contaminaciones y propagación de otros hongos en la parcela.

Cabe señalar que en este ciclo fue necesario realizar dos veces la inoculación. La primera comenzó a los 75 días después de la emergencia (dde) (26-30 de junio), inoculándose un total de 3 207 jilotes, como no se completó la cantidad de 15 jilotes inoculados por repetición, a los 90 dde (15-18 de julio) se llevó a cabo la segunda inoculación con un total de 4 343 jilotes, aprovechando que se desarrollaron más lentamente. Cabe señalar, que la incidencia total en la primera fecha fue de un 0% y en la segunda para algunos tratamientos (teliosporas) fue mayor a 80%.

3.1.5. Formación del cepario

Una vez que se inocularon los 100 tratamientos (teliosporas) en el campo, se procedió a preparar medio de cultivo PDA en pequeños frascos de vidrio estéril con tapa de algodón (Figura 2) donde se subcultivó la progenie de cada uno de ellos (dos frascos por tratamiento) para ser posteriormente almacenados con aceite mineral estéril en oscuridad (Figura 3) hasta que la información de campo indicó cuáles seleccionar y fueron activadas en el ciclo siguiente.

3.1.6. Cosecha y registro de datos

A los 40 días de realizada la segunda inoculación se llevó a cabo la cosecha de huitlacoques (agosto 26, septiembre 3, 10 y 11), tomando como criterio de corte las mazorcas completamente abultadas por agallas aún sin eclosionar y sin emerger del totomoxtle (Figura 4). Al terminar la cosecha, el rastrojo fue ensilado para evitar que quedaran en la parcela altas densidades de teliosporas invernantes.

Las variables evaluadas fueron:

A) Grados de severidad

Se definieron cinco grados de severidad o desarrollo de las agallas en el elote: G1, ... , G5 de acuerdo a un 0, 25, 50, 75 y 100% de cubrimiento de la mazorca por las agallas del huitlacoche (Figura 5), respectivamente. Dentro de cada grupo de severidad se contó el número de jilotes y se determinó el peso promedio del hongo libre de la mazorca (solo agallas), la incidencia del hongo y el porcentaje de las mazorcas infectadas con respecto al total de inoculadas.

B) Rendimiento por planta infectada (RPI_{Inf})

Es el peso total del huitlacoche (g) de todas las mazorcas infectadas en el tratamiento entre el total de elotes infectados para el mismo.

$$RPI_{Inf} = \frac{(\text{Peso G2}) + \dots + (\text{Peso G5})}{\text{Total de elotes infectados}}$$

C) Rendimiento por planta inoculada (RPInoc)

Definido y registrado como el peso total de huitlacoche (g) por tratamiento entre el correspondiente número de plantas inoculadas.

$$RPInoc = \frac{(\text{Peso G2}) + \dots + (\text{Peso G5})}{\text{Total de elotes inoculados}}$$

En los tratamientos más sobresalientes, se mencionó el rendimiento del hongo por hectárea, el cual se obtuvo al multiplicar el RPInoc de cada teliospora por la densidad de población (60 000 pl·ha⁻¹).

D) Índice de severidad (Ise)

Es la media ponderada de los grados de severidad, siendo el factor de ponderación el número de plantas en cada grado.

$$ISe = \frac{(\text{No. pl. G1})(0) + \dots + (\text{No. pl. G5})(100)}{\text{Total de plantas inoculadas}}$$

E) Porcentaje de incidencia (PI)

Registrado como el número total de elotes infectados entre el total de inoculados, multiplicados por cien.

$$PI = \frac{(\text{No. elotes G2}) + \dots + (\text{No. elotes G5})}{\text{Total de elotes inoculados}} \times 100$$



Figura 2. *Ustilago maydis* sembrado en PDA y almacenado en aceite mineral estéril.



Figura 3. Cepario de las 100 basidiosporas utilizadas en el ciclo p-v 1997.



Figura 4. Mazorca con huitlacoche (*Ustilago maydis*) en el momento óptimo para ser cosechada.



Figura 5. Mazorcas infectadas con huitlacoche y clasificadas en diferentes grados de severidad de acuerdo a la incidencia del *Ustilago maydis*.

F) Índice de selección por productividad del hongo (ISPH)

Esta variable fue generada en base a una asignación arbitraria de porcentajes a las variables PI (30%), ISe (35%) y RPInoc (35%); las cuales fueron las principales para la selección de las teliosporas por su virulencia y se calculó conforme a la siguiente expresión:

$$\text{ISPH} = (\text{PI} \cdot 0.30) + (\text{ISe} \cdot 0.35) + (\text{RPInoc} \cdot 0.35)$$

3.1.7. Diseño experimental y análisis estadístico

El diseño utilizado en campo fue bloques al azar con cuatro repeticiones, donde la unidad experimental fue constituida por un surco de 15 m de longitud (75 plantas por surco).

Se realizó un análisis de varianza para los caracteres evaluados. La diferencia mínima significativa (DMS) para la comparación múltiple de medias se calculó mediante la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$, realizándose en SAS (Statistical Analysis System).

De las cien teliosporas originales evaluadas, se realizó una presión de selección del 12% ($p = 12\%$) en base a las que presentaron en campo la mayor susceptibilidad en porcentaje de incidencia (PI), índice de severidad (ISe) y

porcentaje de plantas totalmente cubiertas por agallas (G5), las cuales fueron utilizadas como una mezcla en el ciclo siguiente.

3.1.8. Condiciones ambientales

Se obtuvieron datos de temperatura, humedad relativa y precipitación prevalecientes durante los dos períodos de inoculación (junio 26-31 y julio 15-18) a cosecha del hongo (agosto 15 y 26, respectivamente) durante el primer ciclo de selección (primavera-verano 1997), registrados en la estación meteorológica de la Universidad Autónoma Chapingo.

El cuadro 1 presenta los valores promedio semanales durante el período de inoculación a cosecha (junio a agosto) del ciclo de evaluación p-v 1997. Los valores diarios de éstos meses se encuentran en Anexo, cuadro A.

3.2. Evaluación y selección de familias susceptibles y resistentes

En el ciclo agrícola siguiente (primavera 1998) se estableció un experimento de evaluación y selección de 300 familias de medios hermanos maternos de maíz, derivadas de la F_2 del híbrido experimental susceptible empleado en 1997 para evaluar y seleccionar teliosporas. Las mediciones de la reacción en planta adulta se dirigieron al jilote por ser el órgano donde se

deseaba producir el huitlacoche. En las familias susceptibles, el hongo invade completamente la mazorca, impidiendo el desarrollo de la semilla, lo que obliga a emplear una metodología de mejoramiento donde la unidad de selección sea la familia, en lugar del individuo (Villanueva, comunicación personal).

Las familias resistentes se seleccionaron tomando en cuenta a aquellas en el que el hongo no infectó a ningún órgano de las plantas.

Cuadro 1. Datos semanales promedio de la temperatura, humedad relativa y precipitación de junio a agosto de 1997 en Chapingo, México.

Fecha	T (°C)	HR (%)	PP (mm)
jun 7	20.6	44.6	38.0
jun 14	22.5	42.0	0.8
jun 21	21.2	56.8	33.0
jun 30	18.7	65.1	52.7
jul 7	19.1	68.4	12.2
jul 14	19.1	61.1	22.4
jul 21	18.3	70.1	28.4
jul 31	19.4	62.9	33.1
ago 7	19.0	62.7	21.2
ago 14	19.5	54.1	4.2
ago 21	19.1	62.3	23.1
ago 31	19.0	57.4	24.1

Nota: T: temperatura, HR: humedad relativa, PP: precipitación.

3.2.1. Siembra del experimento

Con la población F_2 obtenida, se empleó la metodología de selección familiar de medios hermanos. El 18 de abril de 1998 se realizó la siembra del maíz en el Campo Agrícola Experimental "San Martín" de la UACh, Chapingo, México. El lote de selección incluyó dos surcos (20 plantas a 20 cm en un surco de 5 m cada uno) por parcela y por familia, de cada una de las 300 familias de medios hermanos establecidas. Un surco se destinó para la inoculación y el otro para realizar cruza fraternales dentro de familias.

3.2.2. Activación e incremento del inóculo.

En el mes de junio se activó a las doce mejores teliosporas seleccionadas por virulencia y vigor del huitlacoche, las cuales habían sido almacenadas en medio de cultivo PDA y aceite mineral estéril, una vez terminado el ciclo agrícola. Ya activadas e incrementadas, se procedió a realizar un compuesto balanceado de ellas con el fin de que hubiera una recombinación y tener más éxito de incidencia y severidad en campo, quedando establecida la mezcla en cajas de petri con medio de cultivo PDA, con fines de incremento del inóculo.

3.2.3. Definición de tratamientos

Se establecieron 300 familias (tratamientos) de medios hermanos maternos de maíz, derivados de la población F_2 del maíz experimental. La unidad experimental fue constituida por un lote de 12 plantas.

3.2.4. inoculación en campo

Al igual que en el ciclo primavera-verano de 1997, la mezcla de basidiosporas se preparó y fue depositada en frascos de vidrio con agua destilada estéril, previa calibración de la densidad de inóculo (10^6 esporidias $\cdot$ ml^{-1}) para su transporte al campo e inoculación con jeringa hipodérmica. Se utilizó la misma mezcla para inocular todas las familias de maíz.

La inoculación fue realizada a partir de los 90 dde (Julio 31, agosto 3, 7, 11 y 17), inoculándose un total de 5 135 jilotes. Debido al desarrollo desuniforme de las plantas en cada familia, ocho jilotes fueron inoculados como mínimo y 35 como máximo para algunas familias, por lo que los resultados fueron promediados.

3.2.5. Cruzas fraternales

En un surco de cada una de las familias se realizaron cruas fraternales con la finalidad de incrementar la semillas de las familias y así cosechar aquellas que resulten susceptibles y resistentes al ataque del huitlacoche. De esta manera se evita (adelanta) un ciclo de cultivo para el incremento de la semilla de las familias seleccionadas.

3.2.6. Cosecha y registro de datos

La cosecha fue realizada a partir de los 30 días de la inoculación, antes de que las mazorcas mostraran agallas del huitlacoche eclosionadas. Una vez terminada la cosecha, el rastrojo fue ensilado. Las variables evaluadas fueron las mismas del ciclo 1997.

3.2.7. Diseño experimental y análisis estadístico

El experimento con familias se estableció bajo un diseño completamente al azar con dos repeticiones. Se realizó un análisis de varianza y una DMS para la comparación múltiple de medias por Tukey al 0.05.

Se aplicó una presión de selección de 5.3 % ($p=5.3$ %) para las familias susceptibles y 4.67 % para las más resistentes al ataque del carbón del maíz de acuerdo al índice de selección por productividad del hongo (ISPH), quedando seleccionadas las 16 familias que presentaron el valor del ISPH más alto (susceptibles) y las 14 de valor más bajo (ISPH = 0) (resistentes).

Las mazorcas obtenidas de las cruzas fraternales de las familias seleccionadas se desgranaron y almacenaron para ser usadas en experimentos posteriores.

3.2.8. Condiciones ambientales

A continuación, el cuadro 2 presenta los datos promedio semanales de temperatura ($^{\circ}\text{C}$), humedad relativa (%) y precipitación(mm) prevalecientes durante el período de inoculación (julio 31, agosto 3, 7, 11 y 17) hasta la cosecha del hongo (septiembre 1 y 2), registrados en la estación meteorológica de la UACH. Los datos diarios se pueden ver en Anexos cuadro B.

Cuadro 2. Datos semanales promedio de la temperatura, humedad relativa y precipitación de julio a septiembre de 1998 en Chapingo, México.

Fecha	T (°C)	HR (%)	PP (mm)
jul 7	19.5	67.3	19.8
jul 14	20.3	78.9	41.1
jul 21	20.7	67.6	4.4
jul 30	19.5	74.3	13.8
ago 7	18.7	77.7	41.2
ago 14	18.9	69.4	66.7
ago 21	17.8	70.4	66.5
ago 31	19.0	73.0	45.1
sep 7	18.2	77.5	41.5
sep 14	18.9	74.6	23.5
sep 21	18.6	79.3	61.5
sep 30	18.0	82.2	72.8

Nota: T: temperatura, HR: humedad relativa, PP: precipitación.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Evaluación y selección de teliosporas de *Ustilago maydis* por virulencia en maíz

4.1.1. Factores ambientales y la incidencia del hongo

Debido a la gran diferencia encontrada en cuanto al porcentaje de incidencia en la primera (0%) y segunda inoculación (>80% para algunos tratamientos), se consideró necesario realizar un breve análisis de los factores ambientales no controlables (temperatura, humedad relativa y precipitación) que pudieron influir en los resultados.

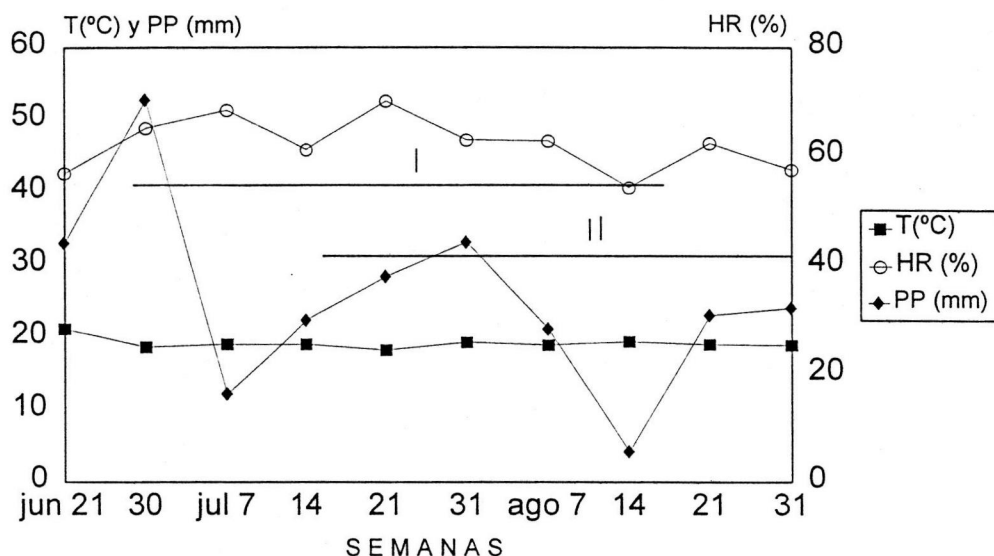
De acuerdo a la Figura 6, la temperatura no varió en forma considerable durante los dos períodos de inoculación a cosecha, el promedio estuvo alrededor de 19 °C, por lo que se considera que no actuó como un factor limitante en la incidencia del hongo; además, fue muy parecida a lo reportado con López, (1988), quien aseguró tener la mayor incidencia del hongo con temperaturas medias altas fluctuando entre 18.72 a 17.17°C. Bolaños (1998) reportó que la temperatura óptima para el desarrollo del hongo es de 26 a 34°C.

La humedad relativa fue mayor durante la segunda fecha de inoculación (61.1 - 70.1%) sobre la primera (56.8 - 65.1%) (Figura 6), lo que pudo influir en la mayor incidencia del hongo en el maíz. Esto coincide con lo reportado en la revisión de literatura, ya que López (1988) y Bolaños (1998), indicaron que el hongo se desarrolla mejor con humedades relativas entre 72 a 80%, y que a medida que ésta aumenta, la incidencia del huitlacoche se incrementa.

En cuanto a la precipitación, se observa que el valor máximo (52.7 mm) se tiene precisamente cuando inicia la primer inoculación (junio 26-30), y posteriormente va descendiendo hasta llegar a 12.2 mm, una semana antes de la segunda inoculación (julio 7). Cuando se realiza la segunda inoculación (julio 15-18) la precipitación va en aumento hasta la cuarta semana de julio (33.1 mm), lo que indica que aumentaron las lluvias durante este período. Cuando se realizó la primer cosecha de huitlacoche, 50 días después de la primer inoculación (15 de agosto), se presenta (Figura 6) la menor cantidad de lluvia de ese período (4.2 mm), lo que indica que casi no llovió en esos días. En la segunda cosecha, 40 días después de la segunda inoculación (Agosto 26, septiembre 3, 10 y 11), la precipitación comenzó nuevamente a incrementarse.

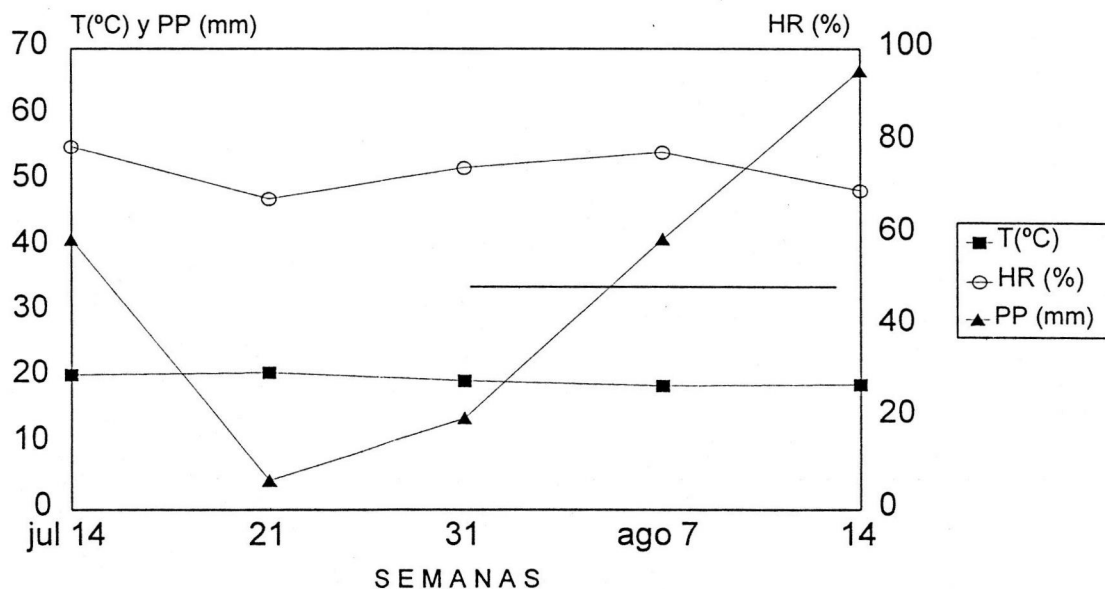
Lo anterior indica, que la precipitación disminuyó después de la primer inoculación, lo que pudo afectar la infección y desarrollo del patógeno; durante la segunda inoculación, la precipitación aumentó hasta dos semanas después, lo que pudo favorecer la incidencia del hongo. En la revisión de literatura existe

mucha controversia en cuanto a esto, ya que algunos autores afirman que es mayor la incidencia del *Ustilago maydis* en plantas estresadas (Kostandi y Soliman, 1998; Bolaños, 1998; Agrios, 1998).



Fuente: Estación meteorológica de la UACH

Figura 6. Gráfica climática de junio a agosto de 1997. Chapingo, México



Fuente: Estación meteorológica de la UACH

Figura 7. Gráfica climática de julio y agosto de 1998. Chapingo, México.

La figura 7 presenta los datos de temperatura, humedad relativa y precipitación prevalecientes durante la evaluación de las familias de maíz llevada a cabo en el ciclo p-v 1998. La temperatura (T) fluctuó alrededor de 19°C, siendo casi constante; de igual manera que en 1997. La humedad relativa (HR) fue muy constante (alrededor de 70%) durante el período de inoculación a cosecha, lo cual es benéfico para el desarrollo del hongo. La precipitación se incrementó notablemente a partir de la segunda semana de julio (67.6 mm) hasta la segunda de agosto (69.4 mm), que fue la última cosecha del huitlacoche, por lo que las plantas no estuvieron estresadas y se crearon condiciones favorables para la incidencia del *Ustilago maydis*.

4.1.2. Evaluación de teliosporas

4.1.2.1. Análisis de varianza.

El Cuadro 3 muestra los cuadrados medios de los análisis de varianza para las variables evaluadas durante el ciclo de evaluación y selección de teliosporas (P-V 1997). Cabe señalar que sólo son datos de la segunda fecha de inoculación, ya que en la primera, el porcentaje de incidencia del hongo en el maíz fue 0% en los 3 207 jilotes inoculados, en tanto que en la segunda algunos tratamientos alcanzaron más del 80%. Se utilizó el mismo tipo de inóculo y la misma técnica de

inoculación, por lo que la notable diferencia encontrada sobre el desarrollo de la enfermedad pudo deberse al efecto ambiental, principalmente la humedad relativa, ya que fue la que varió (57% a 70%) durante las inoculaciones.

Se observaron diferencias estadísticas altamente significativas entre los tratamientos (teliosporas) para todas las variables, lo que indica que existió gran contraste en cuanto al comportamiento de las teliosporas en el campo.

Los coeficientes de variación en todos los caracteres fueron muy elevados. Esto pudo deberse a que es una especie heterotática con un sistema de incompatibilidad tetrapolar, donde el apareamiento está controlado por dos pares de genes ($a_1b_1+a_2b_2$) ubicados en dos loci independientes, donde el locus *a* tiene dos alelos y controla el apareamiento de las esporidias; en cambio, el locus *b* presenta hasta 25 alelos (Bolker *et al.*, 1992) y controla el desarrollo del micelio infectivo. Debido a esto, puede haber un gran número de combinaciones genéticas que darían diferentes grados de ataque del hongo en el maíz; además, las variaciones microclimáticas también afectan drásticamente al desarrollo de la enfermedad, como se mostró en la ausencia y presencia del desarrollo de la enfermedad sobre un genotipo uniforme tan solo cambiando la fecha de inoculación.

Cuadro 3. Cuadrados medios de los análisis de varianza para nueve caracteres en maíz inoculado con huitlacoche (*Ustilago maydis*). Chapingo, Méx. 1997.

FV	GL	P25	P50	P75	P100
Blo	3	79.18	36.75	39.41	3.08
Tra	99	496.72**	189.37**	140.29**	63.99**
Error	297	51.52	31.33	31.46	12.36
Total	399	162.19	70.58	58.52	25.10
CV(%)	---	109.92	159.22	214.70	213.66
R ²	---	0.76	0.67	0.60	0.63

...Continuación

FV	RPIInf	RPInoc	ISe	PI	ISPH
Blo	4442.25	108.32	12.24	3.08	14.14
Tra	22875.61**	9186.49**	670.53**	2510.73**	3270.94**
Error	4108.26	415.28	13.65	18.60	75.38
Total	8767.33	2589.29	176.62	636.83	867.80
CV(%)	124.08	82.43	52.82	30.15	56.41
R ²	0.65	0.88	0.94	0.98	0.93

P25, P50, P75 y P100: porcentaje de plantas inoculadas con 25, 50, 75 y 100% de cubrimiento de la mazorca por agallas de huitlacoche, respectivamente; **RPIInf:** rendimiento del hongo por planta infectada, **RPInoc:** rendimiento del hongo por planta inoculada, **ISe:** índice de severidad, **PI:** porcentaje de incidencia, **ISPH:** índice de selección por productividad del hongo, **: significancia estadística con $P \leq 0.01$ y **ns:** no significativo.

4.1.2.2. Medias fenotípicas.

La comparación de medias de las cien teliosporas inoculadas sobre maíz se realizó mediante la prueba de Tukey al 5% para los nueve caracteres evaluados (ver Anexos Cuadro C). Debido a lo extenso de la comparación por el número de tratamientos, el cuadro 4 resume los 15 tratamientos más sobresalientes en los caracteres evaluados; además, se anexa una columna con el rendimiento por hectárea de cada teliospora, tomando una densidad de población de 60 000 plantas por hectárea; asimismo, se presentan como referencia, los tratamientos que tuvieron 0% de infección.

El valor más alto en la variable P25 correspondió a la teliospora 28 (38.89%), siguiéndole la 80 (37.89%), 71 (34.1%) y 84 (32.15%), la comparación de medias no muestra diferencias estadísticas significativas entre ellas, aunque éstas cuatro son diferentes estadísticamente del resto, lo que indica que al utilizar cualquiera de ellas, se espera alrededor de un 40% o menos de las plantas inoculadas con un 25% de cubrimiento de la mazorca por agallas de huitlacoche, el 60% restante se distribuye en cubrimiento de mazorca mayor a 40% (Cuadro 4).

Las teliosporas 81 (31.9%), 65 (27.1%), 73 (25%) y 89 (21%), presentaron los valores más altos para P50, sin encontrar diferencias estadísticas entre ellas, pero diferentes del resto. Al inocular cualquiera de ellas en campo, se espera

alrededor de un 30% de las plantas inoculadas con la mitad de la mazorca cubierta por agallas de huitlacoche (Cuadro 4).

Los valores más altos correspondieron a las teliosporas 70 (31.94%), 65 (29.2%), 71 (21.6%) 86 (17.9%) y 62 (16.1%) en P75, siendo estadísticamente iguales entre ellas, pero diferentes del resto. Aquí se espera que al utilizar cualquiera de ellas en campo, de un 15 a 32% de las plantas inoculadas presenten un 75% de cubrimiento en sus mazorcas por agallas de huitlacoche (Cuadro 4).

Desde el punto de vista del mejoramiento de la virulencia del hongo, éstas variables no son muy importantes, ya que lo que deseamos obtener son mazorcas completamente cubiertas por agallas de huitlacoche, aunque aquí se presentan para poder tener una mejor conocimiento del comportamiento de los tratamientos en todos los grados de severidad.

El mayor porcentaje para P100 corresponde a las teliosporas 42 (16.67%), 71 (14.96%), 76 (14.88%), 41 (14.58%) y 70 (13.88), siendo estadísticamente iguales; éstos porcentajes son considerados como buenos resultados, ya que la cualquiera de ellas presenta alrededor de 15% de plantas inoculadas mazorcas totalmente cubiertas por las agallas del huitlacoche (Cuadro 4).

La teliospora 70 mostró el valor más alto de rendimiento por planta infectada (RPI_{Inf}: 279.7 g), rendimiento por planta inoculada (RPI_{Inoc}: 215.2 g), índice de severidad (ISe: 50.6) e índice de selección por productividad del hongo (ISPH: 116.2), lo cual indica que en esta teliospora se encontró en mayor presencia los huitlacoques más grandes, lo que es muy importante al momento de seleccionar cepas por tamaño de mazorca infectada. Tomando en cuenta que se tuvo una muestra de 35 mazorcas, que cada planta produjo en promedio 215.2 g, y que se tienen 60 000 plantas/ha., el rendimiento fue de 12.91 ton/ha., donde las mazorcas tienen en promedio un 50% de cubrimiento por agallas, lo cual es muy alentador para la implementación de un sistema de producción controlado del hongo.

Además de la teliospora 70 (215.2 g), la 65 (206.97 g) y 71 (182.9 g) mostraron los valores más altos en el rendimiento del hongo por planta inoculada (RPI_{Inoc}), no encontrando diferencias estadísticas entre ellas, pero diferentes del resto de los tratamientos, lo que da una idea del buen tamaño de las agallas en las mazorcas infectadas; tomando en cuenta que el rendimiento promedio entre las tres cepas es de 201.69 g por planta, se tuvo un rendimiento por hectárea (60 000 plantas) de 12.1 toneladas de huitlacoche (solo agallas). Esto en base a una muestra de 130 mazorcas (43 por teliospora).

Las teliosporas 71 (87.50), 65 (83.33) y 81(82.29), presentaron los valores más altos para el porcentaje de incidencia (PI), siendo estadísticamente iguales

entre ellas y diferentes del resto, lo que muestra que de cada 100 mazorcas inoculadas con cualquiera de ellas, por lo menos 83 presentaron infección en cualquier grado de severidad del carbón.

Cuadro 4. Comparación de medias para nueve variables en las 15 mejores teliosporas por vigor de *Ustilago maydis* en maíz. Chapingo, México, 1997.

Tra	P25 (%)	P50 (%)	P75 (%)	P100 (%)	RPIInf (g)	RPIInoc (g)	Rend. (t·ha ⁻¹)	ISe	PI (%)	ISPH
9	30.42	17.08	2.44	3.63	150.11	80.15	4.81	21.61	53.57	51.69
26	25.49	11.11	7.80	11.11	194.12	107.34	6.44	28.90	55.53	64.35
28	38.89	15.00	10.28	7.78	127.60	91.24	5.47	32.71	71.94	64.96
38	15.28	8.05	12.50	12.78	178.36	87.15	5.23	30.00	48.61	55.58
41	25.00	12.50	12.50	14.58	161.64	101.85	6.11	35.46	64.58	67.78
42	31.25	18.75	10.42	16.67	196.62	151.15	9.07	41.67	77.08	90.61
62	14.88	11.31	16.07	11.31	167.39	89.13	5.34	32.74	53.57	58.72
65	25.00	27.08	29.17	2.08	248.36	206.97	12.42	43.75	83.33	112.75
70	11.46	19.79	31.94	13.88	279.67	215.21	12.91	50.61	77.08	116.16
71	34.09	16.86	21.59	14.96	200.19	182.86	10.97	48.11	87.50	107.09
73	31.67	25.00	7.50	2.50	167.54	112.18	6.73	28.54	66.67	69.25
80	37.88	17.81	13.27	2.27	153.79	109.34	6.56	30.59	71.21	70.34
81	30.90	31.94	8.33	11.11	169.13	129.85	7.79	41.06	82.29	84.51
84	32.15	7.15	3.57	6.70	148.59	70.81	4.25	20.98	49.55	46.99
89	23.63	21.13	12.27	4.77	207.98	127.74	7.66	30.45	61.82	73.91
DM	22.12	17.25	17.29	10.83	197.54	62.80		11.39	13.29	26.76

TRA: tratamiento; **P25, P50, P75, P100:** porcentaje de plantas inoculadas con un 25, 50, 75 y 100% de cubrimiento de la mazorca por agallas de huitlacoche, respectivamente; **RPIInf:** rendimiento (g) del hongo por planta infectada; **RPIInoc:** rendimiento (g) del hongo por planta inoculada; **ISe:** índice de severidad; **PI:** porcentaje de incidencia e **ISPH:** índice de selección por productividad del hongo.

Teliosporas con media cero (0.00): 1-2, 4-8, 10, 12-14, 16-20, 24-25, 29-31, 33, 35, 37, 39-40, 47-48, 50-52, 54-55, 57, 59-61, 66, 74-75, 77-79, 82-83, 85, 87-90, 95.

Las teliosporas 70 (116.16), 65 (112.75) y 71 (107.09), fueron las que presentaron el valor más alto con base en el índice de selección por productividad del hongo (ISPH), el cual fue generado tomando en asignando valores arbitrarios a PI (30 %), ISe (35%) y RPInoc (35%).

4.1.3. Selección de teliosporas

La teliospora 70 presentó los valores más altos en las variables porcentaje de plantas inoculadas con 25% y 75% de cubrimiento de la mazorca por agallas de huitlacoche (P25 y P75, respectivamente), rendimiento del hongo (g) por planta infectada e inoculada (RPInoc), índice de severidad (ISe) e índice de selección por productividad del hongo (ISPH) de los caracteres más directamente relacionados con el rendimiento unitario de huitlacoche de las nueve variables, por lo que puede considerarse como el más constante y más vigoroso en cuanto a la presencia del carbón en el maíz. Esto fue en base a una muestra de 35 plantas inoculadas.

A las 100 teliosporas evaluadas, se aplicó una presión de selección del 12% ($p=12\%$), de acuerdo a los datos obtenidos en campo y mediante las pruebas estadísticas de SAS, tomando en cuenta las variables porcentaje de incidencia (PI), índice de severidad (ISe) y rendimiento por planta (RPInoc), principalmente; quedando finalmente seleccionadas 12 teliosporas: 26, 28, 38, 41, 42, 65, 70, 71, 73, 80, 81 y 89. Éstas se seleccionaron directamente del

cepario donde habían sido almacenados después de la inoculación, para realizar el compuesto balanceado del primer ciclo de selección.

Los valores promedio de las 12 teliosporas seleccionadas fueron: porcentaje de plantas con mazorcas totalmente cubiertas por agallas (P100): 9.54 %, rendimiento del hongo por planta infectada (RPIInf): 190 g, rendimiento del hongo por planta inoculada (RPIInoc): 135.24 g, índice de severidad (ISe): 36.82, y porcentaje de incidencia (PI): 70.64 %. Esto indica que la mezcla de éstas teliosporas tuvo un rendimiento de 8.11 toneladas de hongo por hectárea. Esto fue en base a una muestra de 555 plantas inoculadas (46 mazorcas en promedio por teliospora, fluctuando entre 35 y 90).

Las teliosporas que presentaron cero porcentaje de infección, a pesar de que todas estuvieron manejadas en laboratorio en las mismas condiciones e inoculadas los mismos días, fueron 51: 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 13, 14, 16, 17, 18, 19, 20, 24, 25, 29, 30, 31, 33, 35, 37, 39, 40, 47, 48, 50, 51, 52, 54, 55, 57, 59, 60, 61, 66, 74, 75, 77, 78, 79, 82, 83, 85, 87, 88, 89, 90 y 95, los cuales fueron descartadas para posteriores pruebas. Esto indica que el grado de virulencia del hongo fue muy variable de acuerdo a la combinación genética que presente cada teliospora, ya que los resultados son muy contrastantes cambiando solo el tipo de cepa y la fecha de inoculación, manejando la misma variedad de maíz.

La finalidad de seleccionar las teliosporas con mayor incidencia ó mayor cubrimiento de la mazorca, fue para posteriormente realizar una mezcla y favorecer la recombinación de ambos caracteres y lograr así genotipos de huitlacoche que conjunte alta incidencia y alta severidad del ataque del hongo y con ello tener mayores posibilidades de controlar la producción comercial del hongo, mediante un sistema de producción desarrollo exprofeso.

4.2. Evaluación y selección de familias susceptibles y resistentes

4.2.1. Evaluación de familias

4.2.1.1. Análisis de varianza.

Se encontraron diferencias altamente significativas entre familias para porcentaje de plantas inoculadas con 25, 50 y 100% de cubrimiento de la mazorca por agallas de huitlacoche (P25, P50 y P100, respectivamente), rendimiento del hongo (g) por planta inoculada (RPInoc), índice de severidad (ISe), porcentaje de incidencia (PI) e índice de selección por productividad del hongo (ISPH), lo que indica que hubo diferente comportamiento estadístico y genético entre las familias de maíz (Cuadro 5) a la inoculación de una misma mezcla de hongo (el compuesto balanceado obtenido con las 12 mejores teliosporas seleccionadas en 1997 por su mayor incidencia, severidad y producción de huitlacoche).

Cuadro 5. Cuadrados medios de los análisis de varianza para nueve caracteres de familias de medios hermanos maternos de maíz evaluados para detectar susceptibilidad y resistencia al huitlacoche (*Ustilago maydis*). Chapingo, México, 1998.

FV	GL	P25	P50	P75	P100
Tra	299	463.54**	128.03**	67.76 ns	39.12**
Error	300	198.33	71.89	64.88	29.89
Total	599	330.71	99.91	66.32	34.50
CV (%)	----	61.79	114.96	165.54	195.76
R ²	----	0.70	0.64	0.51	0.57

...Continuación

FV	RPIInf	RPIInoc	ISe	PI	ISPH
Tra	9706.65 ns	2051.67**	196.77**	958.05**	818.48**
Error	7294.75	1090.04	39.73	45.58	187.73
Total	8498.69	1570.05	118.12	500.96	502.58
CV (%)	72.50	69.92	39.89	17.83	41.03
R ²	0.57	0.65	0.83	0.95	0.81

P25, P50, P75 y P100: Porcentaje de plantas inoculadas con 25, 50, 75 y 100% de cubrimiento de la mazorca por agallas de huitlacoche, respectivamente; **RPIInf:** rendimiento del hongo por planta infectada, **RPIInoc:** rendimiento del hongo por planta inoculada, **ISe:** índice de severidad, **PI:** porcentaje de incidencia, **ISPH:** índice de selección por productividad del hongo, **: significancia estadística con $P \leq 0.01$ y **ns:** no significativo.

Comparando los coeficientes de variación de los ciclos de selección p-v 1997 y 1998, se encontró que, en éste último los valores fueron más constantes entre las variables porcentaje de plantas inoculadas con 25% de cubrimiento de la mazorca por agallas de huitlacoche (P25), rendimiento del hongo por planta

inoculada (RPI_{noc}) y por planta infectada (RPI_{inf}), índice de severidad (IS_e) e índice de selección por productividad del hongo (ISPH), lo que pudo deberse a que se utilizó la misma mezcla de inóculo en todo el lote de evaluación y el comportamiento del hongo fue similar, variando únicamente el genotipo de las familias de maíz. Otras de las causas del alto coeficiente de variación (cuadros 3 y 5) pudo deberse a que el tamaño de las mazorcas no fueron similares al momento de la inoculación, por lo que se tenían huitlacoques dentro del mismo grado de severidad, pero con peso de agallas muy diferentes; además, el punto exacto de corte nunca fue el mismo, ya que como las agallas están cubiertas por las hojas de la mazorca, solo se tomaba como criterio de cosecha la mazorca hinchada, y no siempre los soros tenían su máximo desarrollo.

4.2.1.2. Medias fenotípicas.

La comparación de medias de las 300 familias de maíz se realizó mediante la prueba de Tukey al 5% (ver Anexos, Cuadro D). Debido a lo extenso del número de tratamientos, en el Cuadro 6 se presentan sólo las 15 familias más susceptibles para cada una de las variables evaluadas, ordenándolas por número de tratamiento; además, se presenta una columna con el rendimiento del hongo por hectárea. Las familias más resistentes al ataque del huitlacoche (Cuadro 6), fueron las que presentaron 0% de incidencia del hongo. Cabe señalar, que se obtuvieron familias con valores muy cercanos al cero, pero no fueron consideradas en esta selección.

Las familias 38 y 12, presentaron los valores más altos (71.45 y 68.15 %, respectivamente) para la variable porcentaje de plantas inoculadas con 25 % de cubrimiento de mazorca por agallas de huitlacoche (P25). La comparación de medias no mostró diferencias estadísticas entre ellas, pero sí con el resto, las cuales fueron estadísticamente iguales. Este porcentaje no es conveniente en un programa de mejoramiento para susceptibilidad de maíz, ya que es muy alto el número de plantas con sólo una cuarta parte de ella con agallas (Cuadro 6).

La familia 86 obtuvo el mayor valor (50 %) en la variable porcentaje de plantas con un 50% de cubrimiento de mazorca por agallas (P50), la cual es estadísticamente diferente al resto de las demás. Aquí se puede decir, que del total de plantas inoculadas en esta familia, la mitad fue infectada con sólo un 50% de cubrimiento en la mazorca (Cuadro 6).

Las familias 117 (28.6 %), 98 (28.6 %) y 168 (25 %) fueron las que presentaron el mayor porcentaje de plantas inoculadas con 75% de cubrimiento de la mazorca por agallas de huitlacoche (P75); aunque, la comparación de medias indica que no hubo diferencias estadísticas entre todas las familias, aquí se observa que en cualquiera de éstas tres, más del 25% de las plantas inoculadas presentan una tercera parte de la mazorca cubierta por el hongo.

La familia 171 presentó el valor más alto (22.5%) para porcentaje de mazorcas completamente cubiertas por las agallas del hongo (P100), siguiendo la

126 (21.45%) y 110 (20%) (Cuadro 6), lo que indica que en éstas familias más del 20% de plantas infectadas las mazorcas están completamente cubiertas por el huitlacoche, lo que es muy importante para el momento de la selección, ya que la finalidad de la investigación es incrementar éste porcentaje.

En la familia 144 se encontró el valor más alto (378.15 g) para rendimiento del hongo (g) por planta infectada (RPI_{Inf}) , lo que da una idea de que el peso promedio real de huitlacoche (solo agallas) en esa familia fue de casi 400 g, siguiéndole algunas otras como la 172 (372.45 g), 171 (367.12 g), 187 (359.03 g) y 138 (316.15 g), a pesar de que no hubo diferencias estadísticas entre el total de familias, aquí se demuestra del buen desarrollo de las agallas encontrado en algunas de ellas (Figura 8).

En las familias 79 (151.87 g), 43 (140.43 g), 7 (136.74 g) y 171 (133.49 g), se encontraron los valores más altos para la variable rendimiento del hongo por planta inoculada (RPI_{Inoc}), teniendo en cuenta que se manejó una densidad de población (60 000 pl·ha⁻¹), se tuvo un rendimiento estimado de 9.11, 8.42, 8.20 y 8.00 ton·ha⁻¹, respectivamente; esto fue en base a una muestra de 19 (79), 24 (43), 9 (7) y 9 (171) plantas inoculadas por familia, aunque esto podría considerarse como una muestra pequeña para la estimación del rendimiento del hongo por hectárea; aunque en la comparación de medias no mostró diferencias estadísticas entre éstas, pero sí con el resto, variando los resultados (peso)

de familias, se encontró a algunas de ellas con buen desarrollo de las agallas (Cuadro 6).



Figura 8. Mazorca totalmente cubierta por agallas de huilacoche

Las familias 79 (44.6), 66 (42.9), 69 (42.8) y 75 (41.1), fueron las de valor más alto para la variable índice de severidad (Ise), fueron iguales estadísticamente, pero diferentes del resto. Los resultados indican que al inocular en cualquiera de éstas familias, hubo un buen desarrollo del hongo (alrededor de un 43% de cubrimiento de las mazorcas infectadas por agallas) (Cuadro 6).

Las familias 75 (92.85 %), 38 (92.85 %), 7 (90 %) y 58 (86.36 %) presentaron el mayor porcentaje de incidencia (PI) del hongo, las cuales fueron iguales estadísticamente entre ellas, pero diferentes del resto. El elevado porcentaje de incidencia mostrado (>85%) en las cuatro familias, indica que existe un alto grado de susceptibilidad al *Ustilago maydis*; además, todas tienen un rendimiento por planta mayor a 100 g, lo que, lo que permite realizar selección de familias de maíz susceptibles al huitlacoche.

En el índice de selección por productividad del hongo (ISPH) se combinaron el porcentaje de incidencia (0.30), el índice de severidad (0.35) y el peso del hongo por planta inoculada (0.35) dándoles valores arbitrarios de porcentaje de ponderación, quedando el valor más alto para las familias 79 (90.92), 7 (87.55), 69 (82.78) y 75 (82.56), aunque la comparación de medias de los 15 mejores no muestra diferencias significativas entre ellas, pero sí para el resto de las familias.

4.2.2 Selección de familias

Las familias que aparecieron con mayor frecuencia en seis de los caracteres fueron la 75 (P25, P100, RPInoc, ISe, PI e ISPH) y la 79 (P50, P75, P100, RPInoc, ISe e ISPH), presentando en algunos de ellos los valores más altos. Lo anterior significa que estas familias son en general más susceptibles al ataque del hongo que todas las demás. Como el grado de susceptibilidad en las

familias fue diferente en cada variable, se realizó una presión de selección del 5.3% ($p=5.3\%$), seleccionando las más susceptibles de acuerdo al ISPH, quedando finalmente seleccionadas 16 familias: 7, 38, 43, 55, 58, 66, 69, 75, 76, 79, 80, 86, 96, 98, 115 y 117.

El promedio de las 16 familias seleccionadas fue para rendimiento del hongo por planta infectada (RPI_{Inf}): 154.97 g, rendimiento del hongo por planta inoculada (RPI_{Inoc}): 112.88, índice de severidad (IS_e): 34.82 y porcentaje de incidencia (PI): 76.67. Teniendo en cuenta las variables anteriores, y que una hectárea tiene 60 000 plantas, se tiene un potencial de rendimiento del hongo de 6.77 toneladas por hectárea. Esto, es con base en una muestra total de 258 plantas inoculadas (16 mazorcas en promedio por familia, el cual varió de 9 a 25).

Para las familias resistentes se aplicó una presión de selección de 4.67% ($p=4.67\%$), tomando en cuenta aquellas que presentaron 0% de incidencia del hongo en la mazorca, siendo seleccionadas las siguientes 14 familias: 175, 180, 182, 183, 185, 190, 191, 193, 194, 195, 213, 216, 243 y 288. Lo anterior indica que existieron diferentes grados de resistencia y susceptibilidad de las familias de medios hermanos maternos de maíz a una misma mezcla de cepas de *Ustilago maydis*, lo que permite demostrar que la hipótesis planteada en este trabajo es aceptable.

Cuadro 6. Comparación de medias de las 15 familias de medios hermanos maternos de maíz más susceptibles a huitlacoche. Chapingo, México, 1998.

Fam	P25 (%)	Fam	P50 (%)	Fam	P75 (%)	Fam	P100 (%)	Fam	RPIInf (g)
12	68.15	7	35.00	5	21.90	31	15.00	53	248.11
17	52.60	9	26.65	56	16.65	53	13.65	98	257.19
25	58.35	13	23.75	66	18.75	75	14.30	132	258.15
37	52.80	16	25.55	69	21.45	79	15.55	138	316.15
38	71.45	25	23.60	79	15.65	84	12.50	144	378.15
55	51.60	26	23.65	89	20.55	106	15.50	159	287.65
58	54.55	66	23.69	91	22.20	110	20.00	171	367.12
74	50.00	70	25.00	95	16.65	126	21.45	172	372.45
75	57.15	79	26.65	98	28.60	136	12.50	173	239.75
80	54.85	86	50.00	110	16.65	171	22.50	176	249.58
87	55.55	112	27.70	115	16.65	209	15.55	179	357.78
94	50.00	113	25.00	116	16.10	214	12.50	187	359.03
96	52.70	128	33.95	117	28.60	246	13.65	199	257.35
103	55.60	157	25.00	168	25.00	247	12.50	207	255.15
229	50.00	245	23.65	202	18.05	283	13.25	258	262.55
DMS	67.98		40.93		38.88		26.39		412.27

...Continuación

Fam	RPIInoc (g)	Rend. (ton.ha ⁻¹)	Fam	ISe	Fam	PI (%)	Fam	I SPH
7	136.74	8.20	3	32.35	7	90.00	7	87.55
14	105.42	6.32	7	36.25	13	76.28	30	67.14
30	105.72	6.34	38	32.14	25	81.94	38	77.86
38	110.71	6.64	58	34.09	38	92.86	43	78.11
43	140.43	8.42	66	42.88	55	75.96	55	71.40
53	112.78	6.76	69	42.86	58	86.36	58	67.98
55	111.71	6.70	73	32.81	66	77.08	66	74.59
69	120.18	7.22	74	32.50	69	85.71	69	82.78
75	115.24	6.91	75	41.07	74	80.00	75	82.56
76	110.06	6.60	79	44.58	75	92.86	79	90.92
79	151.87	9.11	86	37.50	80	77.08	86	76.00
86	106.18	6.37	96	32.37	86	85.71	96	70.62
98	120.85	7.25	110	32.50	96	80.36	98	67.92
133	105.82	6.35	115	35.71	112	80.36	115	72.34
171	133.49	8.00	117	32.14	115	77.38	171	69.97
	159.37			30.43		32.52		66.14

Fam: familia; **P25, P50, P75 y P100:** porcentaje de plantas con un 25, 50, 75 y 100% de cubrimiento de la mazorca por agallas de huitlacoche, respectivamente, **RPIInf:** rendimiento (g) del hongo por planta infectada, **RPIInoc:** rendimiento del hongo por planta inoculada, **ISe:** índice de severidad, **PI:** porcentaje de incidencia e **ISPH:** índice de selección por productividad del hongo.

El incremento de semilla de las cruas fraternales realizadas en todas las familias de maíz, se almacenó sólo el correspondiente a las familias más susceptibles y las más resistentes al huitlacoche, para ser utilizadas en posteriores investigaciones sobre este tema.

5. CONCLUSIONES

En base a las condiciones en que se desarrolló la presente investigación y acorde con los objetivos e hipótesis planteados, se concluyó lo siguiente:

La humedad relativa afectó notablemente el desarrollo del huitlacoche, ya que en maíz híbrido establecido en la misma fecha de siembra (abril 5, 1997), en la primer inoculación (junio 26-30) con 64 % de humedad relativa, resultó cero incidencia (0 %); mientras, que en la segunda inoculación (julio 15-18) con 72.2 % de humedad relativa, hubo teliosporas con un alto porcentaje de incidencia (83.33 y 87.5 %).

Con base a una muestra de 35 mazorcas, la teliospora número 70, fue significativamente superior en las variables índice de severidad (50.6), rendimiento del hongo por planta infectada (279.7 g) e inoculada (215.2 g), lo que representa un rendimiento extrapolado de $12.91 \text{ ton} \cdot \text{ha}^{-1}$ ($60\,000 \text{ pl} \cdot \text{ha}^{-1}$). El valor más alto de incidencia del hongo fue para la teliospora número 71 con 87.50%.

La evaluación de las 100 teliosporas sobre un híbrido genéticamente uniforme, permitió seleccionar (12% de presión de selección) a las 12 más

virulentas, mismas que con un promedio de 46 mazorcas inoculadas mostraron un 9.54 % de plantas con la mazorca totalmente cubierta por agallas de huitlacoche, índice de severidad de 36.82 y rendimiento de hongo por planta inoculada e infectada de 135.24 y 190 g, respectivamente; dando lugar a un rendimiento estimado de hongo de $8.11 \text{ ton} \cdot \text{ha}^{-1}$.

De las 300 familias evaluadas, la familia 79 presentó el mayor peso promedio del hongo por planta inoculada (151.87 g), estimándose un rendimiento de $9.11 \text{ ton} \cdot \text{ha}^{-1}$, en base a una muestra de 19 plantas inoculadas. De igual manera, las familias 38 y 75 obtuvieron el más alto por ciento de incidencia (92.86%) del hongo.

Se seleccionaron (5.3 % de presión de selección) 16 familias por susceptibilidad (7, 38, 43, 55, 58, 66, 69, 75, 76, 79, 80, 86, 96, 98, 115 y 117), de las cuales con base en un promedio de 16 mazorcas por familia se obtuvo lo equivalente a 154.97 g en rendimiento del hongo por planta infectada, 112.88 g por planta inoculada, 76.67 % de incidencia y 34.82 de índice de severidad, teniendo un rendimiento extrapolado de $6.7 \text{ ton} \cdot \text{ha}^{-1}$.

Con una presión de selección de 4.67 %, se seleccionaron 14 familias de maíz (175, 180, 182, 183, 185, 190, 191, 193, 194, 195, 213, 216, 243 y 288) como altamente resistentes (0 % de incidencia) al ataque del huitlacoche.

La variabilidad genética encontrada en el hongo y en el maíz hacia virulencia, resistencia y susceptibilidad, respectivamente, hace posible un planteamiento exitoso de programas de mejoramiento divergente hacia cualquiera de los aspectos de interés agronómico en cada especie.

6. BIBLIOGRAFÍA

Agrios, G. N. 1998. Fitopatología. 2da. Edición. 4ta. Reimpresión. Ed. Limusa. México, D.F. 838 p.

Arnold, C. 1992. Postharvest and marketing of cuitlacoche, maize mushroom (*Ustilago maydis*-corn smut). Acta-Horticulturae 318:321-324.

Astiz G., M. M. and M. C. Molina. 1998. Preliminary studies to determine the degree of resistance to *Ustilago maydis* D.C. Corda in wild and cultivated species of the genus *Zea*.
http://www.agron.missouri.edu/mnl/71/75astiz_gasso.html.

Ayala, J. F. y J. A. Kiger. 1984. Genética Moderna. Fondo Educativo Interamericano. Barcelona, España. 836 p.

Arora, D. 1996. All that the rain promises, and more... a hip pocket guide to western mushrooms. Ten Speed Press Berkeley. Biosystems Book Santa Cruz, California, USA. Pages: 250-251.

Barret, K. J.; S. E. Gold and J. W. Kronstad. 1992. Identification and complementation to constitutive filamentous growth in *Ustilago maydis*. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 6(3): 274-283.

Bolaños T., J. F. 1998. Guía fitosanitaria para el cultivo del maíz. Publicaciones Sanidad Vegetal. <http://www.iicasaninet.net/publsoft/fotorep/maiz/indice.htm>.

Bolker, M.; M. Dahl; R. Schlesinger; J. Bergemann; B. Gillisen; F. Schauwecker; M. Urban; B. Schroeer and R. Kahman. 1992. Mating type genes of *Ustilago maydis*. *Review of Plant Pathology* 1993, 072-00108.

Carroll, J. E. 1998. Corn smut. Cornell University in Cooperation with the National Association of Biology Teachers. <http://carroll1.cc.edu/~jclausz/msamannual/smut.html>.

Christensen, J. J. 1963. Corn smut caused by *Ustilago maydis*. Monograph 2. American Phytopathological Society. 41 p.

Corcuera, V. R. and M. C. Sandoval. 1999. Phytosanitary behaviour of different maize inbreds to *Ustilago maydis* (D.C.) Corda and *Puccinia sorghi* (Schw.). Facultad de Ingeniería y Ciencias Agrarias. Centro de Investigación Genética. Lomas de Zamora, Argentina. <http://>

Corcuera, V. R.; C. Marla and M. C. Sandoval. 1997. Early waxy and high quality protein maize inbreds: study of fungal diseases. Lavallol, Argentina. [http:// www. Agron.missouri.edu/mnl/72/39corcuera.html](http://www.Agron.missouri.edu/mnl/72/39corcuera.html).

Davis, R. M. 1997. Common Smut. University of California. Statewide Integrated Pest Management Project. <http://www.ipm.ucdavis.edu/PMG/r113100311.html>.

De la Garza G., J. L. 1974. Curso de Fitopatología. Universidad Autónoma de Nuevo León. Marín, Nuevo León, México. 192 p.

De León, C. 1984. Enfermedades del maíz. Una guía para su identificación en el campo. Programa de maíz, CIMMYT. Págs. 80-81.

Duncan, H. E.; K. J. Leonard and Payne, G. 1995. Major corn disease in north Carolina. [http:// ipmwww.ncsu.edu/corn/diseases/corn_diseases.html](http://ipmwww.ncsu.edu/corn/diseases/corn_diseases.html).

Gotlieb, A. 199. Corn smut—Garden Disease control leaflet 3. <http://ctr.uvm.edu/logos/extlogo1.gif>.

Guzmán, G. 1997. Los nombres de los hongos y lo relacionado con ellos en América Latina. Instituto de Ecología, a.c. Xalapa, Veracruz, México. 356 p.

Hirschhorn, E. 1986. Las Ustilaginales de la flora Argentina. Comisión de Investigaciones Científicas. La Plata, Argentina. 530 p.

Kealey, S. K. and V. F. Kosikowski. 1981. Corn smut as a food source. Perspectives on biology, composition and nutrition. Critical Reviews in Food Science and Nutrition 15: 321-351.

Kronstad, J. 1999. Fungal sexual development; host-parasite interactions; fungal morphogenesis; self versus nonself recognition. <http://www.agcom.purdue.edu/AgCom/Pubs/NCH/NCH-43.html>.

Leal C., M. A. 1996. Evaluación de metodologías para la inducción artificial de huitlacoche. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Autónoma de Nuevo León. Facultad de Agronomía. Marín, Nuevo León, México. 75 p.

López A., G. F. 1988. Factores que determinan el desarrollo de *Ustilago maydis* (D. C.) Cda; agente causal del huitlacoche del maíz. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Fitopatología. Montecillos, México. 84 p.

Martínez, M. 1959. Plantas útiles de la flora mexicana. Ed. Botas. México, D.F. Págs. 388-390.

McNelly N., A. F. 1997. One Person's Disease ... is another person's delicacy.

<http://www.halfmoon.org/story/smut.html>.

Molina G., J. D. 1988. Selección Familiar Combinada Alternante. Agrociencia.

Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. de México. 74: 65-71.

Orona M., A. 1995. Reacción de variedades de maíz representativas de cinco

razas mexicanas al ataque de huitlacoche [*Ustilago maydis* (D. C.)

Cda.] Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo.

Departamento de Fitotecnia. Chapingo, México. 50 p.

Paredes L., O. 1994. Entrevista con el Dr. Octavio Paredes López, del

Cinvestav-Irapuato. La Jornada, 11 de octubre de 1994. Sección

Desarrollo, pág. 3.

Pataky, J. K. 1991. Production of huitlacoche [*Ustilago maydis* (D. C.) Corda] on

sweet corn. Hort Science 26:1374-1377.

Pataky, J. K.; C. Nankam and M. R. Kerns. 1995. Evaluation of a silk-inoculation

technique to differentiate reactions of sweet corn hybrids to common

smut. Phytopathology 85 (10): 1323-1328.

Pope, D. D. and S. M. McCarter. 1991. The effect of inoculation method on disease incidence and severity of the corn smut caused by *Ustilago maydis*. *Phytopathology* 81 (7): 814.

Pope, D. D. and S. M. McCarter. 1992. Smut incidence and severity after inoculating developing corn ears with *Ustilago maydis* using different methods. *Phytopathology* 82 (4): 500.

Pope, D. D. and S. M. McCarter. 1992. Evaluation of inoculation methods for inducing common smut on corn ears. *Phytopathology* 82 (9): 950-955.

Raley, A. 1998. Corn smut a sign of storm damage. Agricultural Communications Service, Purdue University. <http://>

Regenfelder, E.; T. Spelling; A. Hartman; S. Lauenstein; M. Bolker and R. Kahmann. 1997. G proteins in *Ustilago maydis*: transmission of multiple signals?. Institut für Genetik und Mikrobiologie der Universität München, Germany. *EMBO. J.* 16 (8): 1934-1942.

Salvador, R. J. 1999. A can of corn smut. <http://www.meatlab.iastate.edu/departaments/agronomy/smut.html>.

Sandoval, M. C. and V. R. Corcuera. 1998. Zea mays inbreds resistant to different populations of *Ustilago maydis* (DC) Corda. [Http://](http://)

Snetselaar, K. M. and C. W. Mims. 1993. Infection of maize stigmas by *Ustilago maydis*: Light and electron microscopy. *Phytopathology* 83: 843-850.

Takur, R. P.; K. J. Leonard and J. K. Pataky. 1989. Smut gall development in adult corn plants inoculated with *Ustilago maydis*. *Plant Dis.* 73: 921-925.

Texas Plant Disease Handbook. 1996. Common smut symptoms on corn. <http://cygnus.tamu.edu/Textlab/Grains/corn/cs.html>.

Tseng, C. M. 1988. Studies on corn smut control in Taiwan. *Taiwan District Agric. Improv. Stn. Res. Bull.* 22: 13-23.

Ulloa, M. y T. Herrera. 1994. Etimología e iconografía de géneros de hongos. Cuadernos 21. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. Págs. 188-189.

Valverde, M. E.; P. Fallah M.; M. S. Zavala G.; J. K. Pataky; O. Paredes L. and W. L. Pedersen. 1993. Yield and quality of huitlacoche on sweet corn inoculated with *Ustilago maydis*. *HortScience* 28 (8): 782-785.

Villanueva, C.; D. Cruz S.; J. D. Molina G.; F. Castillo G. and E. Zavaleta M. Sin
editar. Artificial induction of cuitlacoche (*Ustilago maydis*): Controllable
factors in the field.

Villanueva V., C. 1995. Estudios de la reacción del maíz al carbón común o
huitlacoche (*Ustilago maydis*). Tesis de Doctor en Ciencias. Programa
de Genética. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 133 p.

Villanueva, C. 1997. Huitlacoche (*Ustilago maydis*) as a food in Mexico. Micol.
Neotropica. Apl. 10: 73-81.

Ville, C. A. 1991. Biología. 7ma. Edición. Ed. McGraw-Hill. México, D. F. Págs.:
151-159, 754-755.

Volk, T. J. 1998. Smuts on the internet. <http://www.wisc.edu/botany/fungi/march98.html>.

Wood, M. 1992. Can You Say Huitlacoche. http://mykoweb.com/recipes/mn_mar92.html.

Zambino, P.; J. V. Groth; L. Lukens; J. R. Garton and G. May. 1997. Variation at the mating type locus of *Ustilago maydis*. *Phytopathology* 87 (12): 1233-1239.

Zimmerman, S. A. and J. K. Pataky. 1992. Inoculation techniques to produce galls of common smut on ears of sweet corn. *Phytopathology* 82 (9): 995.

7. ANEXOS

A continuación se presenta el programa utilizado en SAS para el primer ciclo (p-v 1997) de evaluación y selección de 100 teliosporas de *Ustilago maydis* analizado bajo un diseño de bloques al azar.

```
DATA TELIOS;
INPUT TRA BLO JT N0 G0 P0 N25 G25 P25 N50 G50 P50 N75 G75 P75 N100
      G100 P100;
RPI= (N25.G25+N50.G50+N75.G75+N100.G100)/(N25+N50+N75+N100);
RTP=(N25.G25+N50.G50+N75.G75+N100.G100)/JT;
ISe=(N0.0+N25.25+N50.50+N75.75+N100.100)/JT;
PI=(N25+N50+N75+N100).100/JT;
ISPH=(PI.0.30)+(ISe.0.35)+(RTP.0.35);
CARDS;
1 1 20 20 0 100 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
      .      .      .
      .      .      .
      .      .      .
100 4 11 11 0 100 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
PROC PRINT UNIFORM;
PROC ANOVA;
CLASSES BLO TRA;
MODEL P25 P50 P75 P100 RPI RTP ISe PI ISPH=BLO TRA;
MEANS BLO TRA/TUKEY LINES;
RUN;
```

En el ciclo siguiente (p-v 1998) se evaluaron 300 familias de medios hermanos maternos de maíz, quedando el diseño completamente al azar en el programa utilizado en SAS de la siguiente manera:

```
DATA FAMILY;
INPUT TRA REP JT N0 G0 P0 N25 G25 P25 N50 G50 P50 N75 G75 P75 N100
      G100 P100;
RPI=(N25.G25+N50.G50+N75.G75+N100.G100)/(N25+N50+N75+N100);
RTP=(N25.G25+N50.G50+N75.G75+N100.G100)/JT;
ISe=(N0.0+N25.25+N50.50+N75.75+N100.100)/JT;
PI=(N25+N50+N75+N100).100/JT;
ISPH=(PI.0.30)+(ISe.0.35)+(RTP.0.35);
CARDS;
1 1 13 10 0 76.9 1 43 7.7 0 0 0 2 297.5 15.4 0 0 0
1 2 13 10 0 76.9 1 60 7.7 0 0 0 2 117.4 15.4 0 0 0
      .           .           .
      .           .           .
      .           .           .
300 1 10 8 0 80 2 99.7 20 0 0 0 0 0 0 0 0
300 2 10 9 0 90 1 151.2 10 0 0 0 0 0 0 0 0
PROC PRINT UNIFORM;
PROC ANOVA;
CLASSES TRA;
MODEL P25 P50 P75 P100 RPI RTP ISe PI ISPH=TRA;
MEANS TRA/TUKEY LINES;
RUN;
```

Cuadro A. Datos diarios de temperatura, humedad relativa y precipitación de los meses de junio a agosto de 1997, tomados de la estación meteorológica de la UACH. Chapingo, México.

Día	JUNIO			JULIO			AGOSTO		
	T (°C)	HR	PP	T (°C)	HR	PP	T (°C)	HR	PP
		(%)	(mm)		(%)	(mm)		(%)	(mm)
1	20.3	44	7.2	17.5	80	1.7	19.7	56	1.8
2	19.5	56	9.2	17.8	84	1.7	19.3	63	2.7
3	20.1	41	0	20.6	62	0	19.0	57	0
4	21.5	31	0	20.2	60	0	16.5	78	7.3
5	21.2	31	0	19.5	68	6.5	17.7	81	0.8
6	21.3	45	0	19.7	61	0.3	20.3	55	0.6
7	20.2	64	21.6	18.5	64	2.0	20.9	49	8.0
8	21.1	55	0	19.6	55	0.8	19.9	55	0.5
9	22.0	47	0.5	18.1	71	2.9	17.5	72	0.4
10	22.2	44	0	20.5	52	0	20.5	52	0
11	21.6	55	0.3	19.3	59	16.2	20.8	48	0
12	23.0	39	0	19.4	61	2.5	20.6	42	0
13	24.0	27	0	18.5	66	0	18.4	57	3.3
14	24.0	27	0	18.4	64	0	19.1	53	0
15	21.9	56	15.0	18.0	66	20.3	20.2	57	2.6
16	21.6	54	1.7	17.7	77	3.2	20.6	53	0.8
17	22.4	55	3.5	18.9	69	4.6	17.4	80	12.1
18	22.6	48	0	18.0	77	0.3	17.8	75	7.6
19	20.1	65	10.7	19.3	60	0	18.4	64	0
20	20.4	58	1.7	17.8	76	0	18.9	60	0
21	19.6	62	0.4	18.4	66	0	20.4	47	0
22	20.7	48	4.9	20.2	54	7.7	20.8	41	0
23	17.8	73	26.0	19.5	60	0	20.7	39	0
24	16.7	78	9.6	18.6	70	2.4	19.5	45	0
25	18.1	67	0.9	18.4	70	2.8	16.7	70	9.3
26	20.0	55	0.2	18.6	74	16.5	18.2	64	1.7
27	18.4	71	4.4	20.8	60	0	17.7	76	1.7
28	20.5	58	0	19.6	54	0	19.2	60	0
29	19.9	54	0.4	19.6	64	0	19.0	68	11.4
30	16.6	82	6.3	19.9	59	0	19.3	58	0
31				18.6	64	3.7	19.3	53	0
med	19.8	53	124.5	19.0	53	96.1	19.2	59	64.6

Nota: T: temperatura; HR: humedad relativa y PP: precipitación.

Cuadro B. Datos diarios de temperatura, humedad relativa y precipitación de los meses de julio a septiembre de 1998, tomados de la estación meteorológica de la UACH. Chapingo, México.

JULIO				AGOSTO			SEPTIEMBRE		
Día	T (°C)	HR	PP	T (°C)	HR	PP	T (°C)	HR	PP
		(%)	(mm)		(%)	(mm)		(%)	(mm)
1	18.9	87	3.3	19.1	74	0	18.2	75	26.1
2	19.7	75	13.0	19.2	80	4.3	19.2	80	7.6
3	16.7	88	3.5	19.1	71	0	---	---	---
4	20.4	63	0	17.4	81	13.6	18.4	66	0
5	20.5	61	0	18.4	84	2.8	18.6	75	1.4
6	20.5	51	0	19.2	79	20.5	18.1	79	0.6
7	19.5	46	0	18.8	75	0	16.9	90	5.8
8	21.1	67	0	19.8	71	1.5	17.7	80	0.7
9	20.6	74	0	19.3	65	0	19.0	74	0.6
10	17.8	93	0.3	18.2	65	0	19.5	71	0.6
11	19.5	88	16.0	18.0	72	51.5	19.2	83	0
12	21.6	76	13.7	19.0	72	2.6	19.7	81	5.7
13	21.6	79	10.0	19.4	72	11.1	18.0	61	0
14	20.0	75	1.1	18.7	69	0	19.4	72	15.9
15	20.6	71	0.4	19.8	66	0.4	18.6	75	4.8
16	19.4	77	2.1	18.9	70	0	18.2	85	22.3
17	20.3	75	1.9	18.6	65	2.9	18.5	82	7.9
18	20.7	70	0	20.2	63	15.0	19.2	77	9.8
19	21.0	63	0	19.5	65	0.6	18.5	83	1.0
20	21.8	59	0	10.3	80	0	19.1	75	5.5
21	21.1	58	0	17.3	84	47.6	18.2	78	10.2
22	19.6	75	2.3	18.3	67	0.2	18.5	80	7.7
23	18.1	89	2.3	17.6	76	0.5	18.7	75	15.3
24	19.6	71	0	20.0	64	0	17.0	90	3.7
25	20.1	69	0	19.2	71	1.5	18.3	84	2.1
26	19.7	76	1.4	18.6	75	18.9	18.9	72	5.0
27	20.1	65	0	20.1	62	0	16.2	91	23.3
28	18.6	80	7.6	18.6	83	1.6	18.5	80	6.8
29	19.6	76	0	19.4	82	21.2	17.3	90	8.9
30	20.6	63	0	19.0	78	0.2	18.2	78	0
31	18.5	79	0.2	19.0	72	1.0			
med	19.9	73	79.1	18.6	72	219.5	18.4	79	199.3

Nota: T: temperatura; HR: humedad relativa y PP: precipitación.

Cuadro C. Comparación de medias para nueve variables en el ciclo de evaluación y selección de teliosporas por vigor de huitlacoche (*Ustilago maydis*) en maíz. Chapingo, México, 1997.

Tel.	Ptas. inoc.	P25 (%)	P50 (%)	P75 (%)	P100 (%)	RPIInf (g)	RPIInc (g)	ISe	PI (%)	ISPH
1	79	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
2	72	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
3	61	1.67	0.00	0.00	0.00	8.28	0.55	0.42	1.67	0.84
4	93	1.09	0.00	0.00	0.00	10.93	0.48	0.27	1.09	0.59
5	50	1.92	0.00	0.00	0.00	14.25	1.10	0.48	1.92	1.13
6	73	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
7	64	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
8	48	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
9	82	30.42	17.08	2.44	3.63	150.11	80.15	21.61	53.57	51.69
10	48	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
11	96	1.04	0.00	0.00	0.00	7.50	0.31	0.26	1.04	0.51
12	52	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
13	59	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
14	103	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
15	42	2.27	0.00	0.00	0.00	15.98	1.45	0.57	2.27	1.39
16	76	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
17	74	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
18	89	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
19	88	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
20	74	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
21	48	18.75	8.33	6.25	2.08	117.82	42.96	15.62	35.42	31.13
22	40	0.00	0.00	2.50	0.00	202.50	20.25	1.87	2.50	8.49
23	37	2.78	0.00	0.00	0.00	25.82	2.87	0.69	2.78	2.08
24	41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
25	46	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
26	90	25.49	11.11	7.80	11.11	194.12	107.34	28.90	55.53	64.35
27	58	12.25	6.66	3.45	1.66	163.05	40.80	10.65	24.05	25.22
28	39	38.89	15.00	10.28	7.78	127.60	91.24	32.71	71.94	64.96
29	41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
30	34	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
31	37	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
32	40	30.00	7.50	2.50	2.50	159.68	67.43	15.62	42.50	41.82
33	28	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
34	40	0.00	0.00	0.00	2.50	47.38	4.74	2.50	2.50	3.28
35	40	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
36	43	2.27	0.00	0.00	0.00	7.50	0.68	0.57	2.27	1.12
37	36	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

...Continuación

Tel.	Ptas. inoc.	P25 (%)	P50 (%)	P75 (%)	P100 (%)	RPIInf (g)	RPIInc (g)	ISe	PI (%)	ISPH
38	39	15.28	8.05	12.50	12.78	178.36	87.15	30.00	48.61	55.58
39	37	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
40	31	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
41	48	25.00	12.50	12.50	14.58	161.64	101.85	36.46	64.58	67.78
42	48	31.25	18.75	10.42	16.67	196.62	151.15	41.67	77.08	90.61
43	47	2.08	0.00	0.00	0.00	7.40	0.62	0.52	2.08	1.02
44	45	4.17	0.00	0.00	0.00	13.23	2.20	1.04	4.17	2.39
45	32	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
46	32	0.00	3.12	0.00	0.00	38.00	4.75	1.56	3.12	3.15
47	33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
48	35	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
49	33	0.00	2.78	0.00	0.00	15.85	1.76	1.39	2.78	1.94
50	39	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
51	37	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
52	30	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
53	38	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
54	50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
55	30	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
56	45	13.45	10.98	2.27	0.00	99.30	26.24	10.56	26.70	20.89
57	27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
58	44	0.00	0.00	0.00	2.27	65.72	5.97	2.27	2.27	3.57
59	22	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
60	33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
61	39	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
62	26	14.88	11.31	16.07	11.31	167.39	89.13	32.74	53.57	58.72
63	20	0.00	0.00	5.00	0.00	93.17	18.63	3.75	5.00	9.33
64	30	0.00	3.12	0.00	0.00	52.33	6.54	1.56	3.12	3.77
65	48	25.00	27.08	29.17	2.08	248.36	206.97	43.75	83.33	112.75
66	29	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
67	21	15.00	0.00	4.17	0.00	128.30	22.56	6.87	19.17	16.05
68	27	0.00	3.57	0.00	0.00	32.58	4.65	1.79	3.57	3.32
69	29	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
70	35	11.46	19.79	31.94	13.88	279.67	215.21	50.61	77.08	116.16
71	47	34.09	16.86	21.59	14.96	200.19	182.86	48.11	87.50	107.09
72	52	1.92	0.00	0.00	0.00	38.60	2.97	0.48	1.92	1.78
73	39	31.67	25.00	7.50	2.50	167.54	112.18	28.54	66.67	69.25
74	27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
75	23	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
76	27	17.86	4.17	3.57	14.88	191.51	73.36	24.12	40.48	46.25
77	31	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

...Continuación

Tel.	Ptas. inoc.	P25 (%)	P50 (%)	P75 (%)	P100 (%)	RPIInf (g)	RPIInc (g)	ISe	PI (%)	ISPH
78	29	3.12	0.00	0.00	0.00	9.93	1.24	0.78	3.12	1.64
79	26	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
80	45	37.88	17.81	13.27	2.27	153.79	109.34	30.59	71.21	70.34
81	35	30.90	31.94	8.33	11.11	169.13	129.85	41.06	82.29	84.51
82	34	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
83	21	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
84	30	32.15	7.15	3.57	6.70	148.59	70.81	20.98	49.55	46.99
85	28	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
86	26	19.64	8.33	17.86	0.00	145.90	71.89	22.47	45.83	46.78
87	29	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
88	34	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
89	42	23.63	21.13	12.27	4.77	207.98	127.74	30.45	61.82	73.91
90	42	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
91	33	24.65	12.15	5.55	0.00	141.73	59.67	16.41	42.36	39.33
92	32	15.62	9.37	0.00	0.00	126.34	31.58	8.59	25.00	21.56
93	36	22.22	5.55	0.00	0.00	107.23	31.37	8.33	27.78	22.23
94	56	5.35	0.00	1.78	0.00	170.37	12.17	2.68	7.14	7.34
95	35	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
96	38	23.61	5.28	2.50	2.50	114.53	40.74	12.92	33.89	28.95
97	22	0.00	0.00	4.17	0.00	36.03	6.00	3.12	4.17	4.44
98	31	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
99	30	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
100	43	2.27	0.00	0.00	0.00	5.90	0.54	0.57	2.27	1.07
DMS		22.12	17.25	17.29	10.83	197.54	62.80	11.39	13.29	26.76

Ptas. inoc.: Plantas inoculadas por telisopora; **P25, P50, P75 y P100:** porcentaje de plantas inoculadas con 25, 50, 75 y 100% de cubrimiento de la mazorca por agallas de huitlacoche, respectivamente; **RPIInf:** rendimiento de hongo por planta infectada; **RPIInc:** rendimiento de hongo por planta inoculada; **ISe:** índice de severidad; **PI:** porciento de incidencia e **ISPH:** índice de selección por productividad del hongo.

Cuadro D. Comparación de medias para las variables utilizadas en el ciclo de evaluación y selección de familias de medios hermanos maternos de maíz susceptibles a huitlacoche (*Ustilago maydis*). Chapingo, México, 1998.

Fam.	Ptas. inoc.	P25 (%)	P50 (%)	P75 (%)	P100 (%)	RPI _{inf} (g)	RPI _{inc} (g)	IS _e	PI (%)	ISPH
1	26	7.70	0.00	15.40	0.00	155.47	35.88	13.46	23.08	24.19
2	34	35.30	8.85	11.75	2.95	104.76	61.62	25.00	58.82	47.96
3	34	41.15	11.80	5.90	11.75	101.88	71.92	32.35	70.59	57.67
4	14	42.90	14.30	0.00	0.00	52.11	29.78	17.86	57.14	33.82
5	32	25.05	9.40	21.90	3.15	128.04	77.73	30.47	59.37	55.68
6	21	48.65	9.10	4.55	4.55	46.69	30.46	24.66	66.82	87.55
7	9	45.00	35.00	10.00	0.00	157.45	136.74	36.25	90.00	39.34
8	34	35.25	20.60	2.95	8.85	135.53	90.16	30.15	67.65	62.40
9	19	26.65	26.65	10.00	0.00	132.08	82.74	27.50	63.33	57.58
10	21	33.65	0.00	14.10	9.55	173.33	101.15	28.52	57.27	62.57
11	21	27.75	20.00	5.00	4.55	109.69	62.88	25.23	57.27	48.02
12	22	68.15	4.55	0.00	0.00	57.79	42.03	19.32	72.72	43.29
13	25	44.55	23.75	8.00	0.00	116.85	86.50	29.01	76.28	63.31
14	19	37.20	10.55	5.00	10.55	170.37	105.42	28.89	63.33	66.01
15	16	31.25	18.75	0.00	0.00	135.79	67.89	17.19	50.00	44.78
16	19	15.55	25.55	5.55	11.10	149.20	84.67	31.94	57.78	58.15
17	25	52.60	3.85	3.85	3.85	75.49	47.20	21.79	64.10	43.38
18	27	22.25	11.00	0.00	0.00	87.76	30.14	11.06	33.24	24.39
19	21	38.20	4.55	10.00	4.55	116.52	65.66	23.86	57.27	48.52
20	24	45.80	4.15	8.35	4.15	59.68	36.52	23.96	62.50	39.92
21	33	33.10	18.40	9.20	2.95	118.97	75.09	27.30	63.60	54.92
22	19	41.65	11.10	5.00	0.00	93.66	53.41	19.72	57.78	42.93
23	26	26.95	11.55	7.70	3.85	169.00	88.45	22.11	50.00	53.70
24	19	32.20	10.00	15.55	5.00	139.65	88.84	29.72	62.78	60.33
25	17	58.35	23.60	0.00	0.00	85.33	67.58	26.39	81.94	57.47
26	21	33.20	23.65	5.00	4.55	103.40	65.94	28.41	66.36	52.93
27	16	31.25	6.27	6.25	6.25	153.04	76.52	21.87	50.00	49.44
28	25	19.55	16.05	0.00	4.15	120.28	43.52	17.07	39.74	33.13
29	16	18.75	0.00	6.25	0.00	101.70	25.43	9.37	25.00	19.68
30	29	34.80	13.80	10.00	6.90	160.04	105.72	30.00	65.48	67.14
31	20	20.00	5.00	5.00	15.00	159.27	74.02	26.25	45.00	48.59
32	28	35.70	10.70	0.00	3.55	111.53	55.76	17.86	50.00	40.77
33	24	25.00	12.50	8.30	0.00	178.62	82.32	18.75	45.83	49.12
34	26	42.35	7.70	11.55	0.00	108.26	66.62	23.08	61.54	49.86
35	23	34.10	0.00	13.65	4.15	157.76	77.16	22.92	51.89	50.60
36	17	41.65	11.10	0.00	5.55	110.53	67.16	21.53	58.33	48.54

...Continuación

Fam	Ptas. inoc.	P25 (%)	P50 (%)	P75 (%)	P100 (%)	RPIInf (g)	RPIInc (g)	ISe	PI (%)	ISPH
37	17	52.80	11.80	5.55	0.00	92.30	62.05	23.26	70.14	50.90
38	14	71.45	7.15	14.30	0.00	124.27	110.71	32.14	92.86	77.86
39	35	25.45	5.90	5.75	8.70	128.42	59.68	22.26	45.75	42.41
40	20	25.00	0.00	10.00	0.00	157.29	55.02	13.75	35.00	34.57
41	16	37.50	0.00	0.00	0.00	49.80	18.68	9.37	37.50	21.07
42	20	40.00	5.00	5.00	0.00	112.38	56.19	16.25	50.00	40.35
43	24	29.20	16.70	12.50	4.15	229.04	140.43	29.17	62.50	78.11
44	22	45.45	13.65	4.55	0.00	122.68	78.07	21.59	63.64	53.97
45	15	18.75	0.00	7.15	0.00	182.85	30.81	10.04	25.89	22.07
46	21	41.80	10.00	10.00	0.00	117.17	71.54	22.95	61.82	51.62
47	19	30.55	5.55	5.55	5.55	125.94	56.71	20.14	47.22	41.07
48	19	31.65	15.55	10.55	0.00	147.91	86.44	23.61	57.78	55.85
49	18	38.85	0.00	5.55	0.00	77.61	34.49	13.89	44.44	30.27
50	20	30.00	15.00	0.00	10.00	113.10	58.51	25.00	55.00	45.73
51	19	31.65	0.00	5.00	0.00	53.41	20.78	11.67	36.67	22.36
52	14	14.30	7.15	7.15	0.00	106.45	30.41	12.50	28.57	23.59
53	22	13.65	13.65	4.55	13.65	248.11	112.78	27.27	45.45	62.65
54	20	35.00	0.00	0.00	0.00	56.60	21.65	8.75	35.00	21.14
55	25	51.60	16.05	8.35	0.00	147.95	111.71	27.16	75.96	71.40
56	19	25.55	0.00	16.65	0.00	85.28	37.47	18.89	42.22	32.39
57	17	35.40	12.50	5.55	0.00	109.62	58.12	19.27	53.47	43.13
58	22	54.55	18.20	9.10	4.55	102.35	86.10	34.09	86.36	67.98
59	13	44.05	15.50	0.00	8.35	90.43	55.52	27.08	67.86	49.27
60	22	9.10	18.20	0.00	0.00	104.70	28.55	11.36	27.27	22.15
61	17	28.45	6.25	6.25	0.00	96.80	36.93	14.93	40.97	30.44
62	16	25.00	12.50	0.00	12.50	113.24	56.62	25.00	50.00	43.57
63	15	33.05	7.15	7.15	6.25	119.96	62.60	23.44	53.57	46.18
64	23	26.55	21.60	4.15	0.00	98.34	49.69	20.55	52.27	40.27
65	20	35.00	15.00	15.00	0.00	74.86	46.47	27.50	65.00	45.39
66	17	23.60	23.60	18.75	11.10	132.95	104.17	42.88	77.08	74.59
67	17	29.15	0.00	6.25	0.00	45.68	15.98	11.98	35.42	20.41
68	22	36.40	13.65	4.55	0.00	96.28	52.51	19.32	54.54	41.50
69	14	35.70	21.45	21.45	7.15	140.21	120.18	42.86	85.71	82.78
70	16	18.75	25.00	6.25	0.00	127.60	63.80	21.87	50.00	44.99
71	13	46.45	0.00	15.50	0.00	101.89	63.80	23.21	61.90	49.03
72	18	27.75	22.20	5.55	0.00	103.59	57.55	22.22	55.56	44.59
73	17	40.30	12.50	6.25	11.80	94.56	68.02	32.81	70.83	56.54
74	10	50.00	20.00	0.00	10.00	90.38	72.30	32.50	80.00	60.68
75	14	57.15	14.30	7.15	14.30	128.92	115.24	41.07	92.86	82.56
76	13	30.95	16.65	7.15	7.15	180.50	110.06	28.57	61.90	67.09

...Continuación

Fam	Ptas. inoc.	P25 (%)	P50 (%)	P75 (%)	P100 (%)	RPIInf (g)	RPIInc (g)	ISe	PI (%)	ISPH
77	20	30.00	0.00	5.00	0.00	49.18	18.83	11.25	35.00	21.03
78	15	40.20	0.00	7.15	6.25	80.19	43.80	21.65	53.57	38.98
79	19	16.10	26.65	15.55	15.55	207.01	151.87	44.58	73.89	90.92
80	17	54.85	5.55	11.10	5.55	137.09	95.22	30.38	77.08	67.08
81	10	40.00	0.00	0.00	0.00	44.95	17.98	10.00	40.00	21.79
82	19	26.65	5.00	5.00	0.00	94.16	36.88	12.92	36.67	28.43
83	15	45.55	7.15	0.00	7.15	103.78	59.87	22.10	59.82	46.64
84	16	43.75	12.50	0.00	12.50	76.02	50.14	29.69	68.75	48.57
85	15	47.30	6.25	0.00	6.25	69.18	41.46	21.20	59.82	39.88
86	14	28.60	50.00	7.15	0.00	123.88	106.18	37.50	85.71	76.00
87	18	55.55	5.55	0.00	5.55	81.33	54.22	22.22	66.67	46.75
88	15	34.80	13.40	12.50	6.25	131.54	85.14	31.03	66.96	60.75
89	15	32.15	7.15	20.55	0.00	142.98	84.54	27.01	59.82	56.99
90	17	40.30	6.25	12.50	0.00	88.51	54.39	22.57	59.03	44.64
91	18	16.65	16.65	22.20	0.00	165.21	91.78	29.17	55.56	59.00
92	20	40.00	10.00	5.00	5.00	83.56	50.14	23.75	60.00	43.86
93	15	33.05	13.40	7.15	0.00	141.59	78.77	20.31	53.57	50.75
94	16	50.00	6.25	6.25	0.00	117.99	73.74	20.31	62.50	51.67
95	18	38.85	11.10	16.65	0.00	127.11	84.74	27.78	66.67	59.38
96	15	52.70	13.40	7.15	7.15	119.25	100.54	32.37	80.36	70.62
97	14	42.85	14.30	14.30	0.00	95.91	68.51	28.57	71.43	55.41
98	14	7.15	14.30	28.60	0.00	257.19	120.85	30.36	50.00	67.92
99	16	50.00	0.00	6.25	0.00	116.89	61.82	17.19	56.25	44.53
100	23	38.65	9.09	0.00	0.00	43.30	20.80	14.20	47.73	26.57
101	14	14.30	14.30	0.00	0.00	91.95	26.27	10.71	28.57	21.52
102	15	20.55	6.25	7.15	6.25	130.93	53.95	19.87	40.18	37.89
103	18	55.60	5.55	0.00	5.55	85.77	57.18	22.22	66.67	47.79
104	14	7.15	0.00	0.00	0.00	31.95	4.56	1.79	7.14	4.37
105	8	25.00	0.00	12.50	0.00	167.20	51.10	15.62	37.50	34.60
106	13	30.95	7.15	0.00	15.50	171.51	89.29	26.79	53.57	56.70
107	17	29.15	6.25	0.00	0.00	66.95	24.62	10.42	35.42	22.89
108	18	22.20	5.55	5.55	5.55	121.78	53.01	18.06	38.89	36.54
109	11	16.65	18.35	0.00	0.00	216.65	59.26	13.33	35.00	35.91
110	11	0.00	0.00	16.65	20.00	233.15	86.51	32.50	36.67	52.65
111	19	15.55	0.00	0.00	0.00	55.00	10.32	3.89	15.56	9.64
112	15	45.553	27.70	7.15	0.00	93.08	77.09	30.58	80.36	61.79
113	12	.35	25.00	0.00	0.00	96.99	54.89	20.83	58.33	44.00
114	23	43.90	4.15	0.00	4.15	78.98	40.20	17.23	52.27	35.79

...Continuación

Fam	Ptas. inoc.	P25 (%)	P50 (%)	P75 (%)	P100 (%)	RPIInf (g)	RPIInc (g)	ISe	PI (%)	ISPH
115	13	45.20	7.15	16.65	8.35	131.35	104.64	35.71	77.38	72.34
116	19	31.10	0.00	16.10	0.00	130.70	60.91	19.86	47.22	42.44
117	14	14.30	14.30	28.60	0.00	160.11	91.49	32.14	57.14	60.42
118	18	22.20	22.20	0.00	0.00	146.00	64.89	16.67	44.44	41.88
119	17	22.20	6.25	0.00	6.25	161.25	45.23	14.93	34.72	31.47
120	16	25.00	12.50	6.25	0.00	90.78	41.37	17.19	43.01	33.62
121	17	23.60	0.00	5.55	0.00	129.00	39.03	10.07	29.17	25.93
122	17	23.60	6.25	5.55	0.00	99.25	34.00	13.19	35.42	27.14
123	20	20.00	0.00	0.00	10.00	182.95	54.89	15.00	30.00	33.46
124	17	17.35	0.00	11.80	0.00	112.03	32.03	13.19	29.17	24.58
125	20	30.00	10.00	10.00	5.00	154.93	81.30	25.00	55.00	53.70
126	14	14.30	0.00	7.15	21.45	225.32	96.56	30.36	42.86	57.28
127	16	31.25	0.00	6.25	12.50	137.54	68.77	25.00	50.00	47.82
128	15	19.65	33.95	0.00	6.25	153.46	90.57	28.12	59.82	59.49
129	8	12.50	0.00	0.00	0.00	11.65	2.91	3.12	12.50	5.86
130	19	32.80	0.00	15.00	5.00	137.74	69.78	24.44	52.78	48.81
131	18	27.75	11.10	5.55	0.00	70.33	31.26	16.67	44.44	30.11
132	14	7.15	14.30	7.15	0.00	258.15	73.76	14.29	28.57	39.39
133	16	37.50	6.25	12.50	6.25	169.31	105.82	28.12	62.50	65.63
134	16	43.75	6.25	0.00	0.00	45.54	22.77	14.06	50.00	27.89
135	16	6.25	6.25	12.50	0.00	224.43	56.11	14.06	25.00	32.06
136	16	25.00	6.25	6.25	12.50	201.38	100.69	26.56	50.00	59.54
137	14	28.60	7.15	7.15	0.00	75.18	32.22	16.07	42.86	29.76
138	13	14.30	8.35	0.00	0.00	316.15	59.79	7.74	22.62	30.42
139	21	18.65	14.55	14.55	5.00	153.77	89.89	27.84	52.73	57.02
140	16	18.75	0.00	0.00	0.00	37.25	8.79	4.69	18.75	10.34
141	17	17.35	0.00	0.00	0.00	12.45	2.11	4.34	17.36	7.46
142	19	37.20	5.00	5.00	0.00	97.18	46.95	15.56	47.22	36.04
143	10	30.00	0.00	0.00	0.00	50.95	16.90	7.50	30.00	17.54
144	16	0.00	0.00	12.50	0.00	378.15	47.27	9.37	12.50	23.58
145	17	40.95	0.00	11.80	0.00	109.62	57.37	19.10	52.78	42.60
146	11	8.35	0.00	0.00	0.00	7.15	1.19	2.08	8.33	3.65
147	17	5.55	5.55	6.25	0.00	157.73	23.64	8.85	17.36	16.58
148	18	22.20	16.65	5.55	0.00	85.20	37.87	18.06	44.44	32.91
149	18	33.30	16.65	11.10	5.55	123.49	82.33	30.56	66.67	59.51
150	15	19.65	6.25	7.15	0.00	172.09	52.46	13.39	33.04	32.96
151	13	16.65	14.30	0.00	0.00	76.80	23.66	11.31	30.95	21.53
152	11	28.35	8.35	0.00	0.00	127.35	45.60	11.25	36.67	30.90
153	15	18.75	7.15	0.00	7.15	149.43	45.13	15.40	33.04	31.10
154	14	14.30	7.15	7.15	7.15	110.63	41.11	19.64	35.71	31.98
155	15	13.40	20.55	6.25	0.00	141.77	56.69	18.30	40.18	38.30

...Continuación

Fam	Ptas. inoc.	P25 (%)	P50 (%)	P75 (%)	P100 (%)	RPIInf (g)	RPIInc (g)	ISe	PI (%)	ISPH
156	16	25.00	6.25	6.25	0.00	117.33	44.00	14.06	37.50	31.57
157	20	30.00	25.00	0.00	0.00	92.70	50.94	20.00	55.00	41.33
158	23	21.60	4.55	13.25	4.15	134.36	59.08	21.78	43.56	41.37
159	10	10.00	0.00	10.00	0.00	287.65	57.53	10.00	20.00	29.64
160	13	0.00	0.00	7.15	0.00	140.70	20.10	5.36	7.14	11.05
161	16	6.25	18.75	6.25	6.25	202.20	75.83	21.87	37.50	45.45
162	15	33.05	7.15	0.00	0.00	61.98	25.58	11.83	40.18	25.15
163	13	30.95	0.00	0.00	0.00	62.05	19.80	7.74	30.95	18.92
164	15	13.40	6.25	7.15	0.00	96.80	26.37	11.83	26.78	21.41
165	14	21.45	0.00	7.15	0.00	60.28	17.22	10.71	28.57	18.35
166	17	18.05	5.55	0.00	5.55	118.48	37.87	12.85	29.17	26.50
167	16	12.50	6.25	0.00	6.25	188.10	47.03	12.50	25.00	28.33
168	8	25.00	12.50	25.00	0.00	132.26	84.39	31.25	62.50	59.22
169	16	25.00	0.00	12.50	6.25	178.43	78.75	21.87	43.75	48.34
170	18	33.30	16.65	0.00	5.55	103.57	57.54	22.22	55.56	44.58
171	9	10.00	10.00	0.00	22.50	367.12	133.49	30.00	42.50	69.97
172	14	7.15	0.00	0.00	7.15	272.45	53.21	8.93	14.29	26.03
173	13	7.15	8.35	15.50	0.00	238.75	76.44	17.56	30.95	42.19
174	10	10.00	0.00	0.00	0.00	82.50	16.50	2.50	10.00	9.65
175	12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
176	15	12.50	13.40	0.00	7.15	249.58	76.07	16.97	33.04	42.47
177	15	6.25	0.00	0.00	0.00	62.65	7.83	1.56	6.25	5.16
178	18	0.00	5.55	5.55	0.00	213.20	23.69	6.94	11.11	14.06
179	15	0.00	0.00	13.40	6.25	357.78	73.03	16.29	19.64	37.16
180	13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
181	17	6.25	5.55	0.00	11.80	212.55	50.50	16.15	23.61	30.41
182	14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
183	14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
184	12	16.70	0.00	0.00	0.00	59.45	9.91	4.17	16.67	9.93
185	10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
186	17	11.10	6.25	0.00	6.25	107.65	26.08	12.15	23.61	20.46
187	14	0.00	7.15	14.30	0.00	359.03	73.44	14.29	21.43	37.13
188	11	0.00	8.35	0.00	0.00	62.50	10.42	4.17	8.33	7.60
189	14	14.30	0.00	0.00	0.00	42.50	6.07	4.57	14.28	7.66
190	16	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
191	12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
192	16	6.25	0.00	0.00	0.00	27.50	3.44	1.56	6.25	3.63
193	11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
194	10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
195	13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

...Continuación

Fam	Ptas. inoc.	P25 (%)	P50 (%)	P75 (%)	P100 (%)	RPIInf (g)	RPIInc (g)	ISe	PI (%)	ISPH
196	15	6.25	0.00	0.00	0.00	15.70	1.96	1.56	6.25	3.11
197	17	5.55	0.00	0.00	0.00	21.75	2.42	1.39	5.56	3.00
198	12	8.35	0.00	0.00	0.00	27.15	4.53	2.08	8.33	4.81
199	13	7.15	7.15	8.35	0.00	257.35	48.63	11.61	22.62	27.87
200	18	16.65	11.10	5.55	5.55	190.91	70.65	19.44	38.89	43.20
201	15	6.25	0.00	0.00	0.00	12.15	1.52	1.56	6.25	2.95
202	17	23.60	0.00	18.05	5.55	164.73	78.88	25.00	47.22	50.52
203	13	15.50	0.00	0.00	0.00	85.00	12.80	3.87	15.48	10.48
204	15	6.25	7.15	0.00	6.25	124.33	24.81	11.38	19.64	18.56
205	19	5.00	10.55	0.00	0.00	163.15	23.46	6.53	15.56	15.16
206	15	6.25	0.00	0.00	0.00	16.55	2.07	1.56	6.25	3.15
207	9	0.00	0.00	0.00	10.00	255.15	51.03	10.00	10.00	24.36
208	14	14.30	7.15	0.00	0.00	157.18	29.19	7.14	21.43	19.15
209	19	0.00	11.10	5.00	15.55	213.38	67.67	24.86	31.67	41.89
210	16	18.75	12.50	12.50	6.25	167.63	83.81	26.56	50.00	53.63
211	18	11.10	0.00	0.00	0.00	132.50	14.72	2.78	11.11	9.46
212	21	4.55	0.00	0.00	0.00	22.25	2.02	1.14	4.54	2.47
213	8	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
214	8	12.50	0.00	0.00	12.50	218.65	54.66	15.62	25.00	32.10
215	18	5.55	22.20	0.00	0.00	202.53	58.89	12.50	27.78	33.67
216	16	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
217	20	30.00	0.00	10.00	5.00	120.66	58.10	20.00	45.00	40.84
218	14	7.15	14.30	0.00	0.00	216.55	51.65	8.93	21.43	27.63
219	9	22.50	10.00	0.00	0.00	62.90	22.66	10.62	32.50	21.40
220	10	10.00	10.00	10.00	0.00	122.80	38.12	15.00	30.00	27.59
221	13	38.10	0.00	0.00	0.00	65.50	23.66	9.52	38.09	23.04
222	10	20.00	0.00	10.00	0.00	158.75	38.00	12.50	30.00	26.68
223	17	5.55	0.00	11.80	0.00	180.63	28.36	10.24	17.36	18.72
224	15	20.55	6.25	7.15	6.25	214.25	84.93	19.87	40.18	48.73
225	12	8.35	0.00	0.00	0.00	54.65	9.11	2.08	8.33	6.42
226	19	0.00	21.10	0.00	0.00	163.85	34.20	10.56	21.11	22.00
227	13	0.00	7.15	7.15	8.35	239.63	51.23	17.26	22.62	30.76
228	20	20.00	10.00	10.00	10.00	149.02	74.51	27.50	50.00	50.70
229	12	50.00	0.00	0.00	0.00	123.20	61.60	12.50	50.00	40.94
230	18	5.55	0.00	0.00	0.00	7.15	0.79	1.39	5.56	2.43
231	18	11.10	0.00	0.00	0.00	17.50	1.94	2.78	11.11	4.99
232	22	36.40	4.55	4.55	0.00	112.36	51.07	14.77	45.45	36.68
233	15	25.90	0.00	7.15	0.00	99.15	30.50	11.83	33.03	24.73
234	21	14.10	0.00	0.00	0.00	120.40	17.30	3.52	14.09	11.51
235	21	14.10	0.00	0.00	0.00	127.10	18.19	3.52	14.09	11.83
236	21	4.55	0.00	0.00	0.00	60.20	5.47	1.14	4.54	3.68

...Continuación

Fam	Ptas. inoc.	P25 (%)	P50 (%)	P75 (%)	P100 (%)	RPIInf (g)	RPIInc (g)	ISe	PI (%)	ISPH
237	10	30.00	20.00	0.00	0.00	145.30	68.18	17.50	50.00	44.99
238	23	34.50	8.70	4.55	0.00	136.32	63.75	16.38	47.73	42.36
239	18	11.10	5.55	0.00	0.00	127.88	21.46	5.56	16.67	14.45
240	20	10.00	0.00	0.00	0.00	130.05	13.01	2.50	10.00	8.43
241	17	5.55	0.00	0.00	0.00	51.80	5.76	1.39	5.56	4.17
242	19	10.55	0.00	0.00	0.00	11.50	1.22	2.64	10.56	4.52
243	16	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
244	22	18.20	4.55	4.55	4.55	144.88	49.01	14.77	31.82	31.87
245	21	5.00	23.65	4.55	0.00	229.40	78.45	16.48	33.18	43.14
246	22	31.85	0.00	0.00	13.65	174.75	79.43	21.59	45.45	48.99
247	16	12.50	18.75	6.25	12.50	172.99	86.49	29.69	50.00	55.66
248	12	25.00	0.00	0.00	0.00	65.30	18.43	6.25	25.00	16.14
249	19	15.00	16.10	5.55	0.00	196.68	69.07	15.97	36.67	40.76
250	15	19.65	0.00	7.15	0.00	71.70	20.25	10.27	26.78	18.72
251	14	21.45	7.15	7.15	0.00	139.35	41.11	14.29	35.71	30.10
252	18	5.55	5.55	0.00	0.00	64.85	7.21	4.17	11.11	7.31
253	22	32.40	0.00	7.15	0.00	106.09	36.90	10.23	31.82	26.48
254	18	22.20	0.00	0.00	11.10	117.00	39.00	16.67	33.33	4.56
255	20	5.00	0.00	0.00	0.00	75.00	7.50	1.25	5.00	3.60
256	24	9.10	0.00	0.00	0.00	12.80	1.07	2.08	8.33	12.39
257	20	0.00	10.00	0.00	0.00	218.25	21.83	5.00	10.00	27.00
258	20	10.00	10.00	0.00	0.00	262.55	52.51	7.50	20.00	18.98
259	18	11.10	5.55	0.00	5.55	108.25	24.06	11.11	22.22	7.29
260	19	5.55	5.55	0.00	0.00	76.00	7.88	3.89	10.56	37.72
261	13	15.50	0.00	15.50	0.00	208.50	65.77	15.48	30.95	12.81
262	21	28.20	0.00	0.00	0.00	20.30	5.40	7.04	28.18	16.47
263	21	18.65	0.00	0.00	5.00	76.30	17.13	9.66	23.64	29.08
264	21	37.75	0.00	5.00	0.00	78.68	33.28	13.18	42.73	13.94
265	14	14.30	0.00	0.00	7.15	41.15	10.75	10.71	21.43	40.88
266	23	26.55	8.70	4.15	8.30	110.60	53.45	22.44	47.73	29.85
267	18	27.75	0.00	5.55	5.55	94.98	35.29	16.67	38.89	16.98
268	9	22.50	0.00	0.00	0.00	104.20	23.59	5.62	22.50	16.98
269	14	7.15	7.15	0.00	0.00	135.65	19.38	5.36	14.28	12.94
270	15	26.80	0.00	6.25	0.00	66.82	24.02	11.38	33.03	22.30
271	14	28.60	7.15	0.00	0.00	35.47	13.91	10.71	35.71	19.33
272	16	18.75	0.00	0.00	0.00	16.25	2.98	4.69	18.75	8.31
273	12	0.00	8.35	0.00	0.00	87.50	14.58	4.17	8.33	9.06
274	17	17.35	0.00	6.25	0.00	184.05	44.88	9.03	23.61	25.95
275	13	22.65	0.00	8.35	0.00	131.85	41.91	11.90	30.95	28.12
276	19	5.55	10.00	0.00	0.00	69.55	13.28	6.39	15.56	11.55
277	18	27.75	16.65	0.00	0.00	112.24	49.88	15.28	44.44	36.14

...Continuación

Fam	Ptas. inoc.	P25 (%)	P50 (%)	P75 (%)	P100 (%)	RPIInf (g)	RPIInc (g)	ISe	PI (%)	ISPH
278	19	47.20	0.00	0.00	5.55	71.54	38.24	17.36	52.78	35.64
279	15	0.00	6.25	0.00	0.00	72.15	9.02	3.12	6.25	6.13
280	12	33.30	0.00	0.00	0.00	39.10	13.03	8.33	33.33	17.48
281	25	11.55	16.05	8.35	7.15	181.89	74.02	21.31	40.06	45.38
282	25	8.00	12.20	3.85	0.00	193.33	46.41	10.98	24.04	27.30
283	23	25.75	13.25	0.00	13.25	167.09	88.45	26.33	52.27	55.85
284	17	17.35	5.55	6.25	0.00	106.70	30.88	11.81	29.17	23.69
285	22	40.95	0.00	0.00	0.00	84.50	34.67	10.23	40.91	27.99
286	15	12.50	20.55	0.00	0.00	121.78	39.06	13.39	33.03	28.27
287	21	9.10	10.00	0.00	4.55	114.02	26.45	11.82	23.64	20.49
288	16	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
289	21	18.20	5.00	10.00	0.00	164.93	52.50	14.54	33.18	33.42
290	13	38.10	0.00	0.00	0.00	44.80	16.13	9.52	38.09	20.41
291	15	27.70	6.25	6.25	0.00	93.80	35.67	14.73	40.18	29.70
292	16	18.75	0.00	0.00	6.25	227.15	56.79	10.94	25.00	31.20
293	17	5.55	0.00	0.00	0.00	46.80	5.20	1.39	5.56	3.97
294	17	23.60	0.00	0.00	0.00	90.00	21.11	5.90	23.61	16.54
295	19	0.00	0.00	0.00	5.00	107.50	10.75	5.00	5.00	7.01
296	10	10.00	10.00	0.00	0.00	125.95	25.19	7.50	20.00	17.44
297	13	0.00	0.00	0.00	7.15	130.45	18.64	7.14	7.14	11.17
298	22	18.20	4.55	0.00	0.00	49.55	12.74	6.82	22.73	13.66
299	15	13.40	0.00	0.00	0.00	86.85	11.65	3.35	13.39	9.27
300	20	15.00	0.00	0.00	0.00	125.45	17.53	3.75	15.00	11.95
DMS		67.98	40.93	38.88	26.39	412.27	159.37	30.43	32.52	66.14

Ptas. inoc.: Plantas inoculadas; **P25, P50, P75 y P100:** porcentaje de plantas inoculadas con 25, 50, 75 y 100% de cubrimiento de mazorca por agallas de huitlacoche, respectivamente; **RPIInf:** rendimiento de hongo por planta infectada; **RPIInc:** rendimiento de hongo por planta inoculada; **ISe:** índice de severidad; **PI:** porcentaje de incidencia e **ISPH:** índice de selección por productividad del hongo.