



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO
DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA

INSTITUTO DE HORTICULTURA

**CARACTERIZACIÓN MOLECULAR DE RAZAS
MEXICANAS DE MAÍZ (*Zea mays* L.)**

TESIS

Que como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN BIOTECNOLOGÍA AGRÍCOLA

PRESENTA:

LUIS ÁNGEL BARRERA GUZMÁN

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JUAN PORFIRIO LEGARIA SOLANO



Chapingo, Estado de México, diciembre de 2017

CARACTERIZACIÓN MOLECULAR DE RAZAS MEXICANAS DE MAÍZ (*Zea mays* L.)

Tesis realizada por el C. Luis Ángel Barrera Guzmán bajo la supervisión del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

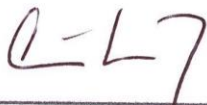
MAESTRO EN CIENCIAS EN BIOTECNOLOGÍA AGRÍCOLA

DIRECTOR:



DR. JUAN PORFIRIO LEGARIA SOLANO

ASESOR:



DR. CÉSAR DEL CARMEN LUNA MORALES

ASESOR:



DR. LUIS FERNANDO CONTRERAS CRUZ

ÍNDICE GENERAL

	Pág.
ÍNDICE DE CUADROS.....	v
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vi
DEDICATORIA.....	viii
AGRADECIMIENTOS	ix
DATOS BIOGRÁFICOS	x
RESUMEN GENERAL	xi
ABSTRACT	xii
I. INTRODUCCIÓN	13
1.1. Objetivos	15
1.2. Hipótesis.....	15
II. REVISIÓN DE LITERATURA	16
2.1. Origen e importancia	16
2.2. Domesticación	17
2.3. Evolución y diversificación del maíz	18
2.4. Marcadores moleculares	20
2.4.1. Isoenzimas	20
2.4.2. SSR	21
2.4.3. SNP	21
2.4.4. ISSR	22
2.5. Antecedentes de la clasificación de maíz	23
III. MATERIALES Y MÉTODOS	32
IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	39
4.1. Análisis de relaciones genéticas entre 54 razas de maíz mediante marcadores ISSR y conglomerados.....	39
4.2. Análisis de relaciones genéticas entre 54 razas de maíz mediante marcadores ISSR y coordenadas principales (ACoP).....	57
4.3. Análisis de diversidad genética dentro y entre poblaciones de 25 razas de maíz con marcadores SSR.....	63

4.3.1. Análisis de conglomerados para 25 razas de maíz empleando marcadores moleculares SSR.....	68
4.3.2. Análisis de coordenadas principales para 25 razas de maíz empleando marcadores moleculares SSR.....	70
4.3.2.1. Análisis de coordenadas principales para 10 individuos de 25 razas de maíz empleando marcadores moleculares SSR.....	75
4.3.3. Análisis de varianza molecular (AMOVA) para 25 razas de maíz usando marcadores SSR	77
4.3.3.1. Estadísticos F	77
4.3.3.2. Estadísticos R.....	78
4.4. Comparación entre dendrogramas obtenidos usando diferentes índices de similitud y disimilitud (Coeficiente Dice y distancia Euclídea) y sus respectivos métodos de aglomeración.	81
4.4.1. Dendrograma construido usando marcadores ISSR, distancias euclídeas y el método de agrupamiento de Ward	82
4.4.3. Comparación entre dendrogramas construidos usando el coeficiente de Dice y distancias Euclídeas para 25 razas de maíz y marcadores ISSR	84
4.4.4. Correlaciones de Mantel entre matrices obtenidas usando marcadores, coeficientes y métodos de agrupamiento diferentes	85
4.5. Discusión general	89
V. CONCLUSIONES.....	92
VI. BIBLIOGRAFÍA.....	94
VII. APÉNDICE	108

ÍNDICE DE CUADROS

	Pág.
Cuadro 1. Estudios realizados en función a la clasificación de maíz, contribuciones y metodologías empleadas.	30
Cuadro 2. Modelos estadísticos para obtener la variabilidad genética entre y dentro de razas.	35
Cuadro 3. Muestras de 54 razas de maíz evaluadas usando marcadores moleculares ISSR.	36
Cuadro 4. Muestras de 25 razas de maíz estudiadas utilizando para marcadores moleculares SSR.	37
Cuadro 5. Iniciadores SSR, unidades de repetición, iniciadores forward y reverse y posición del marcador en cada cromosoma (Bin).	38
Cuadro 6. Nombre de iniciadores ISSR, secuencia, porcentaje de polimorfismo y número de loci detectados por iniciador.	39
Cuadro 7. Características generales de los nueve grupos obtenidos mediante 54 muestras representativas de razas de maíz con marcadores moleculares ISSR.	53
Cuadro 8. Resumen general de parámetros de diversidad genética de las 25 razas de maíz obtenidos empleando marcadores moleculares SSR.	67
Cuadro 9. Análisis de varianza molecular (AMOVA) para las 25 razas mexicanas de maíz.	80
Cuadro A1. Matriz de similitud del coeficiente Dice para 25 razas de maíz empleando marcadores moleculares SSR.	108
Cuadro A2. Matriz de similitud con el coeficiente Dice para 25 razas de maíz empleando marcadores moleculares ISSR.	109

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Iniciadores ISSR anclados a cadenas 5' y 3' terminando en nucleótidos degenerados (CA) _n NN y NN(CA) _n . Usados para amplificar secuencias genómicas flanqueantes mediante dos elementos inversamente orientados (Zietkiewics <i>et al.</i> , 1994).....	23
Figura 2. Patrón de bandas con el iniciador ISSR A8 para las 54 razas de maíz. (1-54) razas de maíz enumeradas en orden alfabético.....	40
Figura 3. Dendrograma de las 54 razas de maíz empleando marcadores moleculares ISSR, el coeficiente de similitud de Dice y el método de agrupamiento UPGMA. Los nombres y las abreviaturas de las razas de maíz se indican en el Cuadro 1. Los números romanos indican los grupos con sus subgrupos correspondientes.....	41
Figura 4. Análisis de coordenadas principales para las 54 razas de maíz empleando marcadores moleculares ISSR. Las abreviaturas correspondientes a la razas de maíz se indican en el Cuadro 3 . Los puntos con el mismo color indican los grupos correspondiente al dendrograma de la Figura 3.....	57
Figura 5. Patrón de bandas empleando el iniciador SSR UMC-1113 para 10 individuos de cada una de las 25 razas de maíz.	64
Figura 6. Dendrograma de 25 razas de maíz construido utilizando marcadores moleculares SSR con el coeficiente de similitud de Dice y el método de agrupamiento UPGMA. Las abreviaturas correspondientes a las razas de maíz se encuentran en el Cuadro 4.....	68
Figura 7. Análisis de coordenadas principales para 25 razas de maíz empleado marcadores moleculares SSR.	70
Figura 8. Análisis de coordenadas principales de los 250 individuos correspondientes a las 25 razas de maíz empleando marcadores SSR.....	76

Figura 9. Gráficos de la variación obtenida de las 25 razas de maíz empleando marcadores SSR. (A) Estadísticos F, (b) Estadísticos R.	80
Figura 10. Dendrograma de las 54 razas de maíz empleando marcadores moleculares ISSR, distancia Euclídea y método de aglomeración de Ward. Las abreviaturas de las razas de maíz se encuentran en el Cuadro 3.	82
Figura 11. Dendrograma para 25 razas de maíz empleando marcadores moleculares ISSR, distancias Euclídeas y el método de agrupamiento de Ward. Las abreviaturas de las razas de maíz se encuentran en el Cuadro 3.	84
Figura 12. Dendrograma de 25 razas de maíz empleando marcadores moleculares ISSR, el coeficiente de similitud Dice y el método de agrupamiento UPGMA. Las abreviaturas de las razas de maíz se encuentran en el Cuadro 4.	85
Figura 13. Prueba de Mantel para las matrices de coeficiente de similitud de Dice y distancias Euclídeas en 25 razas de maíz con marcadores SSR.	86
Figura 14. Prueba de Mantel para las matrices de coeficiente Dice empleando marcadores moleculares ISSR - SSR.....	87
Figura 15. . Prueba de Mantel para matrices de distancia geográfica y distancia genética para las 54 razas de maíz empleando marcadores moleculares ISSR.	88

DEDICATORIA

En memoria a mi madre María Elena Barrera Guzmán †.

A Lidia Barrera Guzmán por su gran apoyo incondicional, por enseñarme e inculcarme las bases y principios para mi formación personal y académica.

A mis primos Diego y José Alfredo por ser una fuente de inspiración para hacerme de mis logros.

A mis abuelos, Esther y Máximo que han fungido como mis padres y me han enseñado y aconsejado en toda etapa de mi vida.

A mis hermanas Lucero y Luz del Carmen por siempre motivarme y estar ahí en los momentos más difíciles.

A mi familia en general por su gran apoyo incondicional.

AGRADECIMIENTOS

A CONACyT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología) por brindarme el financiamiento necesario para cursar mis estudios de maestría.

A la Universidad Autónoma Chapingo por otorgarme todos los medios necesarios para concluir mis estudios de posgrado y disfrutar nuevamente la estadía dentro de ella.

Al Dr. Juan Porfirio Legaria Solano por su paciencia y por brindarme todos los recursos y conocimientos necesarios para la finalización del presente trabajo.

A mi comité asesor: Dr. Cesar del Carmen Luna Morales y Dr. Luis Fernando Contreras Cruz por brindarme su apoyo y compromiso.

Al Dr. Miguel Ángel Serrato Cruz por su apoyo en la culminación de este trabajo.

Al Dr. Rafael Ortega Paczka por brindarme sus conocimientos, compromiso y asesoría, mostrando así una buena actitud de colaboración para este trabajo.

A CIMMyT (Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo) por otorgarme las facilidades y los recursos con los cuales se ha llevado a cabo este proyecto de investigación.

DATOS BIOGRÁFICOS

Datos personales

Nombre: Luis Ángel Barrera Guzmán

Fecha de nacimiento: 13 de octubre de 1990

Lugar de nacimiento: Tlapacoyan, Veracruz.

CURP: BAGL901013HVZRZS09

Profesión: Ingeniero Agrónomo Especialista en Fitotecnia

Cédula profesional: 9922583



Desarrollo académico

Bachillerato	2005 – 2008	Colegio de Bachilleres del Estado de Veracruz
Licenciatura	2009 – 2014	Universidad Autónoma Chapingo
Maestría	2016 – 2017	Universidad Autónoma Chapingo

RESUMEN GENERAL

CARACTERIZACIÓN MOLECULAR DE RAZAS MEXICANAS DE MAÍZ (*Zea mays* L.)

El maíz (*Zea mays* L.) es una especie originada y domesticada en México, que presenta altos niveles de diversidad genética. El conocimiento de la diversidad genética y su evaluación son herramientas que permiten clasificar, evaluar y formular estrategias de conservación y mejoramiento genético. El presente estudio tuvo la finalidad de inferir relaciones genéticas entre razas mexicanas de maíz. Se emplearon 10 iniciadores ISSR para caracterizar molecularmente 54 muestras de razas de maíz mexicanas. En 76 sistemas multiloci se formaron nueve grupos de razas mexicanas de maíz que se relacionan a las zonas geográficas, altitud, características morfológicas, aspectos ecológicos, fisiológicos y agronómicos, distribución, usos, aspectos filogenéticos y aquellos vinculados a la interacción genotipo-ambiente. Adicionalmente, se utilizaron 10 iniciadores SSR en 25 muestras de razas de maíz para conocer los índices de diversidad genética inter e intrapoblacional. Se encontró un promedio de 2.6 alelos por locus y una diversidad genética promedio de 0.4736. Los estadísticos F_{ST} (0.238) y R_{ST} (0.427) indicaron una alta diferenciación genética entre las razas de maíz. Los maíces de usos diversos como los Cilíndricos y Dentados Tropicales mostraron los más altos niveles de diversidad genética, por ejemplo Tuxpeño (0.51), Zapalote Grande (0.51), Vandeño (0.5), Tepecintle (0.47), Tabloncillo (0.43); mientras que aquellos destinados para usos especiales y con distribución geográfica limitada obtuvieron los niveles más bajos, por ejemplo Jala (0.41), Reventador (0.39), Cacahuacintle (0.37), Dulcillo del Noroeste (0.36) y Comiteco (0.32). Existen materiales con alta diversidad genética que no han sido empleados correctamente aún y por otra parte, se necesitan esfuerzos para conservar aquellas razas de maíz con baja diversidad genética.

Palabra clave: razas de maíz, diversidad genética, zonas geográficas, diferenciación genética, mejoramiento genético, programas de conservación.

ABSTRACT

Molecular characterization of mexican maize races (*Zea mays* L.)

Maize (*Zea mays* L.) is a species native to and domesticated in Mexico with high levels of genetic diversity. Knowledge of the genetic diversity and its evaluation are tools that allow classifying, assessing and formulating preservation and breeding strategies. The aim of this study was to infer genetic relationships among Mexican maize races. Ten ISSR primers were used to molecularly characterize 54 samples of Mexican maize races. In 76 multiloci systems, nine groups of Mexican maize races were formed related to geographical areas, elevation, morphological characteristics, ecological, physiological and agronomic aspects, distribution, special uses, phylogenetic aspects and those linked to the genotype-environment interaction. In addition, 10 SSR primers were used in 25 samples of maize races to determine the indices of inter- and intrapopulational genetic diversity. An average of 2.6 alleles per locus and a genetic diversity average of 0.4736n were found. The F_{ST} (0,238) and R_{ST} (0,427) statistics indicated a high genetic differentiation among the maize races. Those of various uses such as the Cylindrical and Tropical Dentados ones showed the highest levels of genetic diversity, for example Tuxpeño (0.51), Zapalote Grande (0.51), Vandeño (0.5), Tepecintle (0.47) and Tabloncillo (0.43), while those intended for special uses and with limited geographical distribution obtained the lowest levels, for example Jala (0.41), Reventador (0.39), Cacahuacintle (0.37), Dulcillo del Noroeste (0.36) and Comiteco (0.32). There are materials with high genetic diversity that have not been used correctly yet and, on the other hand, efforts are needed to preserve those races of maize with low genetic diversity.

Keywords: maize races, genetic diversity, geographical areas, genetic differentiation, breeding, preservation programs.

I. INTRODUCCIÓN

México es considerado centro de origen del maíz (*Zea mays* L.) y tiene uno de los niveles más altos de diversidad genética en el mundo (Brush *et al.*, 1988; Kato *et al.*, 2009). En base a los estudios fósiles de polen y mazorcas se informa que éste comenzó a domesticarse hace aproximadamente seis mil años en el Valle de Tehuacán, Puebla y el norte del estado de Oaxaca (Reyes, 1990; Paliwal *et al.*, 2001).

Actualmente en México se tienen registradas 64 razas de maíz; 59 de ellas han sido bien descritas con marcadores morfológicos y moleculares isoenzimáticos (Sánchez, Goodman, & Stuber, 2000). Sin embargo muchas de ellas, como se describirá más adelante, todavía están en duda y pueden considerarse como subrazas o pertenecer al mismo complejo racial.

El maíz es una gramínea de producción mundial, cuya adaptabilidad permite su cultivo en más de 113 países. Entre sus principales usos se encuentra la alimentación humana y animal; por otra parte, es un insumo para la elaboración de productos industriales (Núñez, 2013).

Los marcadores morfológicos fueron los primeros en utilizarse para detectar y discriminar variaciones entre las especies. Sin embargo hay limitaciones en su uso. Un índice bajo de polimorfismo, caracteres cuantitativos tergiversados por efecto del ambiente y una larga espera del periodo fenológico - etapa adulta - para hacerse de algunas variables puede alargar y aumentar los tiempos de evaluación (Núñez & Carrillo, 2002).

La conservación de los recursos fitogenéticos reside en la utilización que de ellos se haga para producir nuevos cultivares, domesticar nuevas especies y desarrollar nuevos productos. Según Peeters y Galwey (1988), se estima que a nivel mundial existe un 80 % de muestras sin datos de caracterización y un 95 % sin datos de evaluación agronómica. Es decir, la conservación de los recursos genéticos sin

que esté acompañada de información son simples depósitos de materiales sin mayor utilidad.

Las técnicas moleculares, han permitido conocer y caracterizar el contenido genético de los organismos, así como estudiar su diversidad, las relaciones genéticas y el grado de similitud entre individuos de poblaciones naturales. También tienen utilidad en estudios de mapeo genético, filogenia, predicción de patrones heteróticos (Ortega com. pers., 2017), eliminación de copias genotípicas y estrategias de mejoramiento asistido por marcadores moleculares e identificación varietal (Ferreira, 1998).

Una adecuada conservación y conocimiento de las colecciones de germoplasma es fundamental para evitar pérdidas de diversidad genética y avanzar hacia el desarrollo de una agricultura sostenible. La variabilidad genética presente en las poblaciones determina su adaptación a cambios en el ambiente, asegurando su sobrevivencia y evolución futura, por otra parte es la herramienta principal para hacer mejoramiento genético y para diseñar programas apropiados de conservación. A mayor diversidad genética, las especies tienen mayor probabilidad de sobrevivir a cambios en el ambiente y ésta se puede medir utilizando la diversidad de genes, la heterocigocidad o el número de alelos por locus (Valaró, 2011).

Los ISSR son marcadores moleculares semi-arbitrarios que se obtienen mediante PCR en conjunción con la presencia de un iniciador complementario a un microsatélite (SSR). Los iniciadores ISSR constan de di- o trinucleótidos complementarios a la secuencia microsatélite. Además, es posible adicionar a los iniciadores un par de nucleótidos extra en el extremo 3' o 5' para que este pueda anclarse a la región microsatélite (Zietkiewics, Rafalski, & Labuda, 1994).

Los SSR han sido empleados por excelencia para poder discriminar genotipos heterocigotos y homocigotos dominantes, así como también estudiar la dinámica y la estructura de las poblaciones con la gran ventaja de ser marcadores moleculares con herencia mendeliana (Wang *et al.*, 2010; Favoretto *et al.*, 2011; Kaur *et al.*, 2016; Geethanjali *et al.*, 2017). Estos marcadores se ven limitados por

la escasez de cebadores para algunos cultivos y por solamente representar un locus, aunque se han reportados iniciadores multiloci.

Adicionalmente se ha reportado que mediante modelos matemáticos es posible realizar cálculos de heterosis entre el germoplasma con el que se trabaja (Reif *et al.*, 2003).

1.1. Objetivos

Inferir relaciones genéticas entre muestras de razas mexicanas de maíz mediante la técnica ISSR para contribuir a mejorar su estudio y aprovechamiento.

Estimar la diversidad genética entre y dentro de muestras de razas de maíz mediante marcadores moleculares SSR para contribuir a mejorar las técnicas de conservación y mejoramiento.

1.2. Hipótesis

Los marcadores moleculares tipo ISSR al ser altamente polimórficos, denotarán distancias genéticas entre las razas de maíz y las agrupará conforme algunas características ecológicas y culturales, los cuales permitirán hacer un mejor estudio del germoplasma a través de su respectiva adaptación a las condiciones ambientales.

Los marcadores moleculares tipo SSR estimarán diversidad genética dentro y entre muestras de razas de maíz conforme a características ecológicas y culturales, lo cual ayudará a mejorar las técnicas de conservación y mejoramiento.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Origen e importancia

El maíz (*Zea mays* L.) es uno de los granos alimenticios más antiguos que se conocen y pertenece a la familia de las Poáceas (Paliwal *et al.*, 2001). Es una gramínea producida a nivel mundial y su importancia no solo radica en su utilización como alimento para humanos, sino también como la base para la alimentación animal y como materia prima en el sector industrial (Peña, 2011; Prasanna, 2012; Núñez, 2013).

Es aceptado el hecho de que el teocintle (*Zea mays* ssp. *parviglumis*) es el ancestro silvestre del maíz y partícipe directo en el origen del maíz cultivado (Paliwal *et al.*, 2001; Ortega *et al.*, 2013). En un comienzo y antes de conocer la existencia del teocintle, Mangelsdorf & Reeves (1938) realizaron estudios morfológicos con restos de maíces procedentes de la Cueva del Murciélago (Nuevo México) con maíces a los que se les consideran características primitivas, es decir del maíz tunicado. Los resultados mostraron que el maíz del tipo tunicado y una especie de *Tripsacum* dieron origen al maíz. Cuando se descubrió el teocintle perenne Mangelsdorf realizó modificaciones a su teoría, proponiendo que el maíz actual era producto de la hibridación entre el propio teocintle y un extinto maíz tunicado.

A pesar de la morfología divergente entre maíz y teocintle, varios estudios indican que citológicamente estas dos especies están fuertemente emparentadas y que algunas variedades de teocintle son capaces de formar híbridos de maíz totalmente fértiles (Miranda, 1966; Galinat, 1971; Reyes, 1990; Doebley, 2004). La semejanza cromosómica entre teocintle y maíz en cuanto a su forma y la posición de nudos cromosómicos reivindican al teocintle como antecesor del maíz (Kato *et al.*, 2009).

El estudio de nudos cromosómicos de teocintles en la región de Guatemala y Honduras determinó que estos se distinguen por tener 13 posiciones de nudos cromosómicos, mientras los teocintles mexicanos tienen 34 posiciones de nudos

cromosómicos; la existencia de menor cantidad de nudos datan que el lugar de origen del maíz silvestre se encuentra en la zona intermedia de Honduras-Guatemala (McClintock *et al.*, 1981).

En base a estudios isoenzimáticos, se encontró una notoria similitud entre el maíz actual y el teocintle del Balsas (*Zea mays* spp. *parviglumis*), por lo que se ha descartado la influencia de *Zea diploperennis* como progenitor del maíz (Doebley & Goodman, 1984; Doebley, Goodman, & Stuber, 1987). Las diferencias entre teocintle y maíz se encuentran en cuatro cromosomas, los cambios más sobresalientes son la modificación en la arquitectura de la rama principal, la desaparición de ramificaciones, desarrollo de inflorescencias laterales en estructuras femeninas y no masculinas, supresión de la ramificación en las inflorescencias laterales primarias, cambios para evitar la desarticulación de la mazorca y la aparición de raquis y brácteas (Doebley *et al.*, 1990)

También se tiene registro que plasma germinal de teocintle estuvo involucrado en la formación de algunas razas de maíz como Olotillo (Wellhausen, Roberts, & Hernández, 1951). Los teocintles fueron descritos por primera vez en 1832 como *Euchlaena mexicana* Schrad (Torres *et al.*, 2015).

2.2. Domesticación

La agricultura se originó hace $\pm$ 8,000 años en lugares donde se establecieron las antiguas civilizaciones como Egipto, Babilonia y Mesopotamia. El hombre pudo haber tenido mucho tiempo de ocio para reivindicar la agricultura y poder establecerse en un solo lugar; además la agricultura era una forma segura de obtener alimentos. Sin embargo, la agricultura de aquel entonces estaba muy restringida a un número pequeño de especies (Hawkes, 1970). Hoy en día la agricultura ha sido catalogada como un eslabón para el crecimiento industrial y elemento clave para la economía de las naciones (Byerlee *et al.*, 2009).

Gracias al invento y desarrollo de la agricultura, muchas especies vegetales de interés alimenticio para la humanidad, cambiaron radicalmente su estructura morfológica -dependiendo del grado de domesticación- y adquirieron

características biológicas que facilitaron labores culturales como la siembra, la cosecha y la preparación de alimentos; dicho proceso se conoce como *síndrome de domesticación* (Pernés, 1983).

Pernés (1983) indica que uno de los eventos más importantes para la domesticación, es que los caracteres (genes) de interés, en este caso de maíz, se ubican en uno o pocos cromosomas, dichos genes se transmiten dependientemente unos de otros durante la meiosis. Esto explica de cierta manera el por qué en tan poco tiempo ha ocurrido un cambio radical morfológico entre teocintle y maíz.

La domesticación ha sido un proceso artificial para satisfacer las necesidades humanas; ya sea de índole gustativa y/o beneficio económico, por ejemplo aumentar los rendimientos mediante la mejora en las prácticas agrícolas; sin embargo la domesticación como tal, ha mermado la resistencia química contra algunas plagas y enfermedades, por lo que también los cultígenos se han vuelto menos tolerantes al ataque de agentes patógenos (Chen *et al.*, 2015).

La riqueza cultural y ecológica de México ha sido fundamental en la generación de variabilidad de especies vegetales cultivadas. Cultígenos nativos e introducidos han experimentado la diversificación provocada de cierta forma por la características geológicas y geográficas de México. La influencia de los grupos étnicos también ha estado fuertemente involucrada en este proceso (Hernández, 1998), además en los agroecosistemas de maíz, estos grupos no solamente conservan el germoplasma, sino también los conocimientos adquiridos a través del tiempo con lo cual se logra una co-evolución hombre-planta (Bellon, 1991).

2.3. Evolución y diversificación del maíz

Es difícil imaginar y comprender los procesos evolutivos que sufrió el teocintle para transformarse en lo que actualmente se conoce como maíz. Varios estudios han tratado de dilucidar los mecanismos mediante los cuales ha sido posible un cambio radical entre estas plantas (Galinat, 1971; Doebley *et al.*, 1988; Doebley, Stec, & Gustus, 1995;).

Un evento crucial es la transformación de la mazorca con una sola hilera (teocintle) a la mazorca con muchas hileras (maíz). Esto se ha logrado experimentalmente en la descendencia de la cruce entre *Tripsacum* y *Zea diploperennis* produciendo híbridos de cuatro a ocho hileras (MacNeish & Eubanks, 2000).

Kato *et al.* (2009) en función a estudios citológicos y moleculares descartan como ancestro del maíz a *Zea diploperennis* y *Tripsacum*, indicando varias razones. Una de ellas sostiene que *Z. diploperennis* es una planta perenne, característica que ningún maíz de la actualidad posee. La constitución cromosómica (*Zea*= 10 n; *Tripsacum*= 18 n) y su morfología son muy diferentes. Todos los cromosomas de *Z. diploperennis* y *Tripsacum* poseen nudos cromosómicos terminales, mientras que en el maíz actual predominan los nudos cromosómicos intercalares.

Un estudio de QTL's en cromosomas de teocintle y maíz reveló mutaciones en varios *loci* de teocintle, estos *loci* otorgan características de ramificaciones y longitud entre ramas laterales. A través del tiempo estos *loci* sufrieron modificaciones hasta llegar al punto de cambiar completamente la morfología de la planta. En el maíz actual la ramificación es completamente escasa a diferencia del teocintle y por mucho solo se producen dos mazorcas por planta (Doebley *et al.*, 1995).

Un factor que ha ocasionado la alta diversidad genética de maíz tiene que ver con los múltiples centros de domesticación y las rutas de diversificación, donde la mayor variabilidad genética se ha dado en el occidente del México (Kato *et al.*, 2009) en donde los pueblos han tenido influencia considerable. Matsuoka *et al.* (2002) sugieren dos rutas de diversificación del maíz, una hacia el norte con EU y otra al sur con Centroamérica y Guatemala.

Sánchez & Goodman (1992) por ejemplo, analizaron razas de maíz de Norteamérica y Sudamérica en donde se argumentan las rutas de dispersión. Algunas razas como Nal-Tel, Cacahuacintle y algunos maíces cristalinos guardan cierta afinidad con otros materiales ubicados en distintos lugares de la región Andina. Dulcillo del Noroeste, por ejemplo, se considera una raza exótica derivada

de Dulce de Jalisco proveniente de tierras sudamericanas (Ortega com. pers., 2017).

La naturaleza alogámica del maíz, la intervención de los grupos humanos, la riqueza ecológica de México y factores naturales como las mutaciones, han sido causas determinantes en el proceso evolutivo de esta especie, lo que de igual forma ha ocasionado la formación de múltiples razas y variedades que difieren en la forma del grano, mazorca y planta (Wellhausen *et al.*, 1951; Hernández & Alanís, 1970; Reyes, 1990).

2.4. Marcadores moleculares

Un marcador molecular es cualquier característica química o molecular medible que es heredable según el modelo mendeliano, se incluyen aquellos que analizan directamente a los ácidos nucleicos así como sus productos, por ejemplo las proteínas (Ferreira, 1998).

Los marcadores moleculares son una herramienta necesaria en muchos campos de investigación como la biología, la biomedicina, ciencias forenses y estudios de biodiversidad. Son indispensables ya que gracias a ellos se pueden localizar y aislar genes de interés que posteriormente pueden ser empleados en programas de mejoramiento genético. Los diferentes tipos de marcadores se distinguen por su capacidad de detectar polimorfismos en *loci* únicos o múltiples y son de tipo dominante o codominante (Simpson, 1997; citado por Ferreira, 1998).

2.4.1. Isoenzimas

Las isoenzimas son distintas formas moleculares de una misma enzima que pueden mostrar especificidad por el mismo sustrato a pesar de que difieren en su secuencia de aminoácidos (Markert & Moller, 1959).

Estas proteínas tienen una función catalítica semejante, pero difieren entre sí en algunas características fisicoquímicas. Están constituidas por dos o más cadenas polipeptídicas que difieren en su estructura primaria. Si las cadenas son idénticas, la isoenzima resultante es un homopolímero, si son diferentes se le conoce como

heteropolímero (Maestre, 2004). En cuanto a su función, son útiles para analizar la variabilidad genética de una población, tal y como lo hicieron Sánchez *et al.* (2000) para clasificar las razas de maíz.

2.4.2. SSR

Los marcadores SSR están constituidos por unidades cortas de 1 a 6 pares de bases las cuales se repiten en tándem un elevado número de veces. Se trata de secuencias altamente variables, entre y dentro de individuos. La variación se manifiesta normalmente como diferencias en longitud entre los distintos alelos del mismo locus. Estas diferencias en longitud surgen de la existencia de un número diferente del motivo básico en cada caso. Este marcador es muy polimórfico y se ha utilizado en el análisis de diversidad genética de poblaciones (Picó & Esteras, 2003; González *et al.*, 2013; Kaur *et al.*, 2016; Geethanjali *et al.*, 2017).

Este tipo de marcadores han tenido gran importancia en cultivos como maíz ya que mediante una serie de modelos matemáticos ha sido posible hacer estimaciones y predicciones de hibridaciones de cruas simples mediante distancias genéticas (Reif *et al.*, 2003, 2006).

En lo que respecta al mejoramiento genético, los marcadores moleculares, en este caso SSR, funcionan como una herramienta para clasificar germoplasma, eliminar colecciones repetidas, determinar grupos heteróticos y realizar predicciones sobre la heterosis, por lo que se pueden omitir algunos pasos en el mejoramiento tradicional como la pruebas de aptitud combinatoria y general. La correlación entre la distancia genética y la heterosis es altamente significativa para componentes del rendimiento (Ali *et al.*, 1995; Dias *et al.*, 2003).

2.4.3. SNP

Los análisis de SNP's requieren un equipo sofisticado para poder ser analizados. Algunos laboratorios o empresas privadas son las encargadas de ofrecer este tipo de servicios. Dichos equipos, al ser completamente automatizados requieren de personal altamente capacitado para poder ejecutar dichos análisis.

Los SNP's pueden clasificarse en función a su estructura e importancia multifuncional; ya sea en la estructura del gen o del ARNm de los genes que

sintetizan proteínas. Los SNP's funcionales se han dividido en SNPr y SNPsr y SNP codificantes. Cada uno de ellos tiene la capacidad de afectar la cantidad y actividad de las proteínas codificadas en dichos genes (Ramírez *et al.*, 2013).

Germán (2016) realizó un estudio en colecciones nativas de maíz de varios países de procedencia para analizar la diversidad genética entre los materiales. Se obtuvieron 36,761 marcadores tipo SNP, los cuales tiene un alto poder discriminante y pueden dar referencias más específicas sobre las relaciones filogenéticas en dichas colecciones de maíz. Sin embargo, algunas otras técnicas de pirosecuenciación han encontrado más de 36,000 SNP's en líneas endogámicas de maíz (Barbazuk *et al.*, 2007).

2.4.4. ISSR

Estos marcadores moleculares son dominantes y su iniciador para PCR consta de una secuencia microsatélite como (GAGA)_n, anclado al extremo 3' o 5' y adicionalmente tiene de dos a cuatro nucleótidos arbitrarios degenerados para anclar en la región microsatélite (Figura 1) (Zietkiewics *et al.*, 1994).

Este tipo de marcador molecular es empleado para conocer aspectos de diversidad genética intra e interpoblacional (Dávila, Castillo, & Laurentín, 2007) y relaciones genéticas y procesos evolutivos entre especies (Du *et al.*, 2002). También proporcionan información biogeográfica, así como características ecológicas de las especies o colecciones de germoplasma sobre las cuales se desea trabajar (Wallace, 2003).

Díaz, 2010; Pineda-Hidalgo *et al.*, 2013; González *et al.*, 2013; Rocandio *et al.*, 2014; Hernández-Ramos *et al.*, 2017).

Sturtevant (1989) estudió y clasificó a los maíces con base en las características físicas de la cariósida. Su obra "*Varieties of corn*" describe a siete grupos bien definidos: maíz tunicado, reventador, cristalino, amiláceo, dentado, dulce y ceroso. Estas características no son suficientes para hacer una clasificación adecuada del maíz, sin embargo algunas de ellas (maíz dentado, dulce, cristalino y reventador) han servido y se han utilizado en las más recientes clasificaciones de maíz.

Anderson & Cutler (1942) realizaron sus estudios empleando marcadores morfológicos. Introdujeron el término "raza", el cual quedó acuñado como "un grupo de individuos que comparten características en común, de orden morfológico, ecológico, genético y de historia de cultivo, que permiten diferenciarlas como grupo". Aunque en términos estrictos, y especialmente en maíz, el término "raza" se deduce como grupos de poblaciones, ya que dentro de las mismas razas existen gran variabilidad morfológica.

Uno de los trabajos más importantes y que ha servido como base para estudios de maíz es el de Wellhausen *et al.* (1951). Estudiaron características morfológicas, fisiológicas, genéticas y citológicas que han permitido discriminar grupos ecogeográficos. La clasificación consta de cuatro grandes grupos: Indígenas antiguas, Exóticas precolombinas, Modernas incipientes y Mestizas prehistóricas; 25 razas bien definidas, seis subrazas y siete razas no bien definidas. Actualmente las subrazas y las razas no bien definidas han sido elevadas al estatus de raza.

Subsecuentemente se realizaron más investigaciones y exploraciones que dieron origen a la descripción de más razas de maíz: Apachito, Azul, Bofo, Gordo, Tablilla de Ocho (Hernández & Alanís, 1970); Ancho, Coscomatepec, Cristalino de Chihuahua, Elotero de Sinaloa, Motozinteco, Nal-Tel de altura, Negro de Chimaltenango, Palomero de Chihuahua, Ratón, Tuxpeño norteño (Ortega, 1979); Chatino Maizón, Choapaneco, Mixeño, Mixteco, Serrano Mixe (Benz, 1986); Tamaulipas, Maizón de Chinicuila, Tamazula Amarillo, Trisi Charhápití, Purépecha (Carrera *et al.*, s/f) y Negrito. Todas las anteriores fueron descritas mediante

marcadores morfológicos, a excepción de que a Negrito se le aplicaron marcadores isoenzimáticos (Sánchez *et al.*, 2000). Este último trabajo ha cimentado las bases para todos los estudios relacionados con el maíz.

Hernández X. y Alanís (1970) realizaron una exploración en el occidente del país y de 696 colectas identificaron cinco razas más. Entre ellos Azul y Gordo que pertenecen al mismo complejo racial de Chihuahua. Además Hernández X. y Alanís (1970) argumentan que los grupos étnicos, mediante el uso que le dan al maíz, han jugado un papel importante en la distribución y formación de las razas.

Ortega-Paczka (1973) en sus exploraciones al estado de Chiapas, México, independientemente de describir la erosión genética del maíz, argumentó que la gran variabilidad racial había sido resultado del manejo que los grupos étnicos habían ejercido sobre el maíz. Muchos de ellos estaban relacionados con la textura, color del grano y forma de la mazorca.

Debido a que algunos marcadores morfológicos, principalmente los de tipo cuantitativo, están influenciados por el ambiente, Cervantes *et al.* (1978), empleando taxonomía numérica, estudiaron las relaciones genotipo-ambiente para ver la similitud de razas de maíz en función a su adaptación ambiental, estos resultados guardaron concordancia con los de Wellhausen *et al.* (1951).

La gran mayoría de los estudios de índole morfológica han encontrado mayor variación a características relacionadas con la mazorca y el grano (Goodman, 1972). Empleando taxonomía numérica y análisis multivariado se ha encontrado similitud entre los maíces mexicanos y aquellos de países sudamericanos en cuanto a las características de la mazorca (Goodman & Paterniani, 1969; Goodman & Bird, 1977) y soportan las agrupaciones hechas por Wellhausen *et al.* (1951).

En función a lo citado anteriormente se han reportado características morfológicas usadas como referencia en la clasificación de razas de maíz. Número de hojas por planta, longitud de la parte ramificada, longitud de la espiga, longitud de entrenudos, longitud de gluma masculina, ancho y longitud de grano, longitud de

segmento de raquis, diámetro de médula, longitud y ancho de mazorca (Sánchez *et al.*, 1993).

Por otra parte Carrera *et al.*, (s/f) hicieron un trabajo de descripción morfológica de cinco nuevas razas de maíz en Michoacán (Tamaulipas, Maizón de Chinicuila, Tamazula Amarillo, Trisi Charhápi y Purépecha). En este trabajo se incluyó la distribución geográfica, el grupo étnico que conserva dicha raza, los usos y los posibles progenitores. Estos criterios sin duda también son de vital importancia si se desea hacer una clasificación de razas de maíz más compleja. Algunas colectas de Trisi Charhápi son descritas morfológicamente en las investigaciones de Ron *et al.* (2006), incluyendo también descripciones de las razas del Occidente de México.

McClintock *et al.* (1981) relacionan el número de nudos cromosómicos con la antigüedad del teocintle y el maíz. Longley & Kato (1965), mediante el número promedio de nudos cromosómicos, estudian razas mexicanas de maíz y encuentran que Palomero Toluqueño (2.1) y Olotón (5.6) poseen los niveles más bajos. En el grupo de Mestizas Prehistóricas, propuesta por Wellhausen *et al.* (1951), las razas Tuxpeño (11.5) y Tepecintle (11.9) presentaron un número de nudos promedio muy similar, lo que refuerza la teoría del origen de Tuxpeño a través de Tepecintle.

En las décadas de los 70's y 80's existieron numerosos estudios de maíces mexicanos, centroamericanos y sudamericanos en base a modelos isoenzimáticos. Doebley *et al.* (1985), describen 34 razas de maíz y formulan la existencia de tres complejos raciales: Piramidal Mexicano de Valles Altos (Cacahuacintle, Chalqueño, Palomero Toluqueño, Cónico), Complejo del Noroeste (Apachito, Gordo y Azul); Complejo del sur y Occidente de tierras bajas (Bolita, Celaya, Comiteco, Jala, Nal-Tel, Olotillo, Olotón, Pepitilla Tabloncillo, Tehua, Tepecintle, Zapalote Grande y Zapalote Chico).

Reid *et al.* (1990) estudian la resistencia de 37 razas de maíz mexicanas al gusano barrenador europeo (*Ostrinia nubilalis*). Mediante taxonomía numérica evalúan variables relacionadas al daño foliar, altura de la planta y daño por

barrenado a la caña. Los resultados demostraron que las razas Mestizas Prehistóricas, propuestas por Wellhausen *et al.* (1951), fueron las más resistentes en comparación con las demás.

Arnason *et al.* (1993) evalúan la resistencia de 28 razas de maíz mexicanas al picudo de maíz (*Sitophilus zeamais*). El análisis canónico discriminante, obtenido de variables como pérdida de grano, ovoposición en el grano y número de progenie, soporta las cuatro agrupaciones realizadas por Wellhausen *et al.* (1951). Las razas más resistentes pertenecen a las Antiguas Indígenas (Nal-Tel, Chapalote y Palomero Toluqueño) y Mestizas Prehistóricas.

Sánchez & Goodman (1992) y Cervantes *et al.* (1978) intentaron hacer una mejora en la clasificación de las razas de maíz. Evaluaron caracteres morfológicos fuertemente influenciados por el ambiente. Los resultados arrojaron que las agrupaciones no solamente se asocian a características morfológicas, sino también a aquellas en las cuales coinciden factores ecológicos como la altitud y regiones geográficas, además de aquellas que son fácilmente afectadas por el ambiente como la razas Nal-Tel, Dzit-Bacal, Olotillo, Tehua y Coscomatepec.

Sánchez *et al.* (2000) realizaron uno de los trabajos más importantes y aceptados en cuestión de clasificación de razas de maíz. En 209 colecciones representadas por 59 razas se evaluaron 37 *loci* isoenzimáticos y 47 caracteres morfológicos; mediante análisis de taxonomía numérica y multivariado se establecieron cuatro grupos raciales relacionados al factor altitud: Valles Altos del Centro y Norte, Ocho Hileras, Maduración Tardía con Tropicales Dentados y el Complejo Chapalote.

Reif *et al.* (2006) reportan haber utilizado la técnica SSR para estudiar 25 colecciones de razas de maíz. El análisis en 96 *loci* arrojó una alta diversidad genética reflejada en 7.84 alelos por locus. Estos resultados guardan concordancia parcial con los de Wellhausen *et al.* (1951) ya que las razas Indígenas Antiguas se encuentran en grupos separados. También Reif *et al.* (2006) confirman mediante análisis de componentes principales que algunas razas se han producido por la hibridación de otras, por ejemplo Zapalote Chico se derivó de Nal-Tel y Chapalote; Tabloncillo de Harinoso de Ocho y Reventador; Tuxpeño

de Tepecintle con influencia de Olotillo; Cónico de Palomero Toluqueño y Cacahuacintle; Celaya de Tuxpeño y Tabloncillo.

Díaz (2010) realizó la caracterización correspondiente con base en la técnica RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA: Fragmentos de ADN Polimórfico Amplificados al Azar) y encontró altos valores de similitud entre las razas Tabloncillo y Bolita, Blando de Sonora y Tabloncillo, Palomero Toluqueño y Zapalote Chico. De igual forma se encontró diferencias con respecto a investigaciones morfológicas previamente realizadas. Por otra parte, estos resultados tampoco coinciden con los trabajos realizados por Sánchez & Goodman (1992) y Cervantes *et al.* (1978), donde se analizaron datos de efectos genéticos e interacciones genotipo-ambiente.

Por su parte, González *et al.* (2013) utilizaron marcadores moleculares SSR para caracterizar la diversidad genética en poblaciones de maíces del trópico y los resultados indicaron que las accesiones estudiadas pueden ser agrupadas en tres áreas ecológicas: Maíces del Golfo de México, Pacífico Sur y Península de Yucatán; Maíces de la zona noroeste, occidente y Maíces de las tierras bajas de Oaxaca y Chiapas. Sin embargo algunas razas como Conejo, Tehua y Elotes Occidentales no agruparon en ninguna de las tres áreas ecológicas, estas razas en particular fueron descritas por Wellhausen *et al.* (1951).

Los marcadores microsatélites (SSR), al ser codominantes, son los más indicados para conocer niveles de diversidad genética en las poblaciones. Los estudios en razas de maíz se han focalizado en zonas biogeográficas. Por ejemplo en la Mesa Central de México, las razas Arrocillo Amarillo, Cacahuacintle, Chalqueño, Cónico, Elotes Cónicos, Palomero Toluqueño y Purépecha – ésta última parece alejarse del complejo de la Mesa Central – evaluadas de igual forma con SSR, han tenido niveles de diversidad genética elevados, el 76 % de la variación se ha encontrado entre razas y el 24 % dentro de razas (Rocandio-Rodríguez *et al.*, 2014).

En lo que respecta al occidente del país, más específico en Sinaloa, también las razas Chapalote, Dulcillo del Noroeste, Tabloncillo Perla, Blando de Sonora y Elotero de Sinaloa, representadas por 28 colecciones y evaluadas con 20 SSR

arrojaron valores de 6 alelos por locus; las razas Tabloncillo y Tuxpeño agruparon por separado, ésta última raza curiosamente mostró los niveles más bajos de diversidad genética (Pineda-Hidalgo *et al.*, 2013).

Los complejos raciales también han sido estudiados en cuestiones fisicoquímicas del grano, sobre todo en relación a usos especiales a los que se destina su consumo, preparación de atoles, tortillas, bebidas tradicionales e inclusive usos religiosos como la raza Bofo (Cárdenas *et al.*, 2013).

Recientemente se ha hecho énfasis en las propiedades nutraceuticas de los maíces criollos, puntualizando más en maíces pigmentados por su alto contenido de antocianinas y los beneficios que conlleva incluirlos en la dieta humana (Salinas *et al.*, 2008; 2012; Serna *et al.*, 2013).

Hernández-Ramos *et al.* (2017) estudiaron la diversidad genética con ISSR de 19 razas de maíz, dos variedades comerciales, un híbrido, un teocintle (*Zea mays* spp. mexicana), las razas Cónico Chalqueño y Elotes Cónicos procedentes de la Biosfera La Sepultura, Chiapas, México. Las agrupaciones corresponden a regiones biogeográficas, usos y relaciones genéticas. El grupo de Valles Altos acogió a Cónico Chalqueño y Elotes Cónicos; un grupo estuvo caracterizado por tener usos especiales; el híbrido quedó totalmente aislado y las variedades comerciales se aglomeraron.

Se concluye que la caracterización morfológica ha servido para reportar y registrar la existencia de nuevas razas de maíz (Hernández & Alanís, 1970; Ortega, 1979, 1985; Benz, 1986). Las técnicas moleculares y bioquímicas por su parte, no han sido empleadas para determinar la aparición de nuevas razas de maíz, sin embargo han logrado discriminar aquellos complejos raciales y subrazas que anteriormente no tenían el estatus de raza (Sánchez *et al.*, 2000).

En el Cuadro 1 se resumen los trabajos citados anteriormente relacionados con antecedentes y clasificación de las razas de maíz.

Cuadro 1. Estudios realizados en función a la clasificación de maíz, contribuciones y metodologías empleadas.

Autor	Contribuciones	Tipo de análisis de datos
Sturtevant (1899)	Clasificación del maíz en función a las características físicas de la cariósida.	Caracterización morfológica
Anderson & Cutler (1942)	Definición del concepto de raza.	Caracterización morfológica
Wellhausen <i>et al.</i> (1951)	Definición de 25 razas de maíz en grupos que guardan afinidad con su ubicación geográfica.	Caracterización morfológica
Longley & Kato (1965)	Agrupación de maíz en función a nudos cromosómicos.	Constitución cromosómica
Hernández & Alanís (1970)	Describen cinco razas del Occidente de México	Caracterización morfológica información etnobotánica.
Ortega (1973)	Relaciones de los grupos humanos con las razas de maíz.	Exploración etnobotánica
Goodman & Bird (1977)	Sustentan agrupaciones hechas por Wellhausen <i>et al.</i> (1951).	Caracterización morfológica
Cervantes <i>et al.</i> (1978)	Describe agrupaciones de razas en respuesta a su interacción con el medio ambiente.	Caracterización morfológica
McClintock <i>et al.</i> (1981)	Grupos raciales en función a su estructura cromosómica.	Constitución cromosómica
Doebley <i>et al.</i> (1985)	Relación de maíces mexicanos con Sudamericanos.	Isoenzimas
Benz (1986)	Describe cinco razas nuevas.	Caracterización morfológica
Reid <i>et al.</i> (1990)	Relacionan a las razas de maíz en función de la resistencia al gusano barrenador.	Caracterización morfológica y taxonomía numérica
Sánchez <i>et al.</i> (1993)	Describen elementos morfológicos para la correcta clasificación de razas de maíz.	Caracterización morfológica
Arnason <i>et al.</i> (1993)	Relacionan a las razas de maíz con respecto a la resistencia al picudo del maíz	Caracterización morfológica y análisis canónico discriminante
Sánchez <i>et al.</i> (2000)	Describen cuatro grupos raciales	Técnicas de caracterización morfológica e isoenzimas

Cuadro 1. Continuación

Autor	Contribuciones	Tipo de análisis de datos
Reif <i>et al.</i> (2006)	Diversidad genética y relación con los grupos propuestos por Wellhausen <i>et al.</i> (1951).	SSR
Díaz (2010)	Corroboración de concordancia parcial con los grupos propuestos por Wellhausen <i>et al.</i> (1951).	RAPD
Pineda-Hidalgo <i>et al.</i> (2013), González <i>et al.</i> (2013), Rocandio <i>et al.</i> (2014).	Diversidad genética de maíces tropicales y agrupamiento en regiones por ubicación geográfica.	SSR
Hernández-Ramos <i>et al.</i> (2017).	Clasificación de maíces en función a su ubicación geográfica, usos y relaciones de parentesco.	ISSR

III. MATERIALES Y MÉTODOS

Se evaluaron 54 razas mexicanas de maíz empleando marcadores ISSR, cada una de ellas con una muestra representativa, provenientes del Banco de Germoplasma del CIMMYT, INIFAP y el Banco de Germoplasma de la Universidad Autónoma Chapingo (Cuadro 3). Mediante el uso de marcadores moleculares SSR también se estudiaron 25 muestras de razas de maíz (Cuadro 4). Estos materiales se establecieron en charolas de germinación con sustrato Peat Moss (Cosmopeat®) para facilitar dicho proceso.

Se emplearon 10 individuos por cada muestra para realizar la extracción de ADN genómico mediante el protocolo CTAB (CIMMYT, 2006). Para obtener patrones ISSR se hizo una mezcla compuesta de ADN (bulk) de los 10 individuos a fin de establecer relaciones genéticas entre las razas; mientras que para los SSR se evaluaron los individuos por separado para posteriormente hacer un análisis de diversidad genética dentro y entre poblaciones. El ADN se cuantificó con el espectrofotómetro Genesys™10 uv (Thermo Scientific, U.S.A). También, se emplearon 10 iniciadores ISSR (Cuadro 6) y 10 pares de iniciadores SSR (Cuadro 5).

Las Reacciones en Cadena de la ADN Polimerasa (PCR's) se llevaron a cabo en un termociclador Techne TC-512 (Bibby Scientific, U.S.A.). Las condiciones de reacción para los marcadores ISSR fueron las siguientes: un ciclo de desnaturalización inicial a 94 °C durante 3 min; 30 ciclos: a) 94 °C durante un minuto, 50 °C un minuto, 72 °C dos minutos y un ciclo de extensión final a 72 °C durante 10 min. Para los marcadores SSR las condiciones de reacción fueron: un ciclo de desnaturalización inicial a 94 °C durante 3 min; luego 30 ciclos con temperaturas de 94 °C 1 min, 55 °C 1 min y 72 °C 2 min; finalmente se dio un ciclo de extensión final a 72 °C durante 10 minutos.

Los fragmentos amplificados con iniciadores ISSR se separaron mediante electroforesis en geles de agarosa al 1.2 % a 120 V durante 1 hora; mientras que los marcadores amplificados usando iniciadores SSR se separaron en geles

hechos de una mezcla de agarosa normal al 50 % y agarosa Metaphor al 50 %, a 100 V durante 1.5 horas. En ambos iniciadores los geles se corrieron en electroforesis con el amortiguador Tris-Acetate-EDTA (TAE 0.5 X) (Tris-Base, ácido acético y EDTA 0.5 M pH 8.0). Posteriormente, los geles se tiñeron en una solución de bromuro de etidio a una concentración de 1 mg L⁻¹ (p/v). Los patrones de bandas obtenidos se fotodocumentaron usando un transiluminador de luz UV y un sistema de documentación Kodak EDAS 290 y posteriormente se elaboró una matriz básica de presencia/ausencia (1,0) necesaria para llevar a cabo los análisis genéticos y estadísticos.

El paquete estadístico XLSTAT Addinsoft™ se utilizó para generar dendrogramas mediante el coeficiente Dice con Agrupamiento Pareado no Ponderado utilizando Media Aritmética (UPGMA), mientras que para visualizar los datos en dos dimensiones se empleo un Análisis de Coordenadas Principales (ACoP).

El AcoP propone un coeficiente de similitud, en este caso el coeficiente Dice, para que los valores propios de la matriz transformada a partir de la matriz de similitud sean positivos, y en caso de haber valores negativos estos sean de escasa relevancia. La matriz de similitud S(i,j) se transforma en una nueva matriz de distancia T(i,j) de la siguiente manera:

$$T^2_{ij} = S_{ii} + S_{jj} - 2S_{ij}$$

Donde S_{ij} = s (i,j) y representa la similitud entre cada par de individuos, en este caso entre cada raza de maíz. Posteriormente se diagonaliza la matriz T de la siguiente manera:

$$T = B D_{\mu} B' = B D^{1/2}_{\mu} B' = W W'$$

Donde:

B= matriz de vectores propios de T normalizados

D= matriz diagonal de los valores propios de T

W= B D^{1/2}_μ es la matriz de coordenadas principales, por lo que para una representación en dimensión d, se toman las d primeras columnas de W.

Para comprobar la variabilidad total, representada por la dimensión d, se suman los valores propios hasta el valor propio de la dimensión d, y se divide por la suma de todos propios.

El análisis de diversidad genética se hizo empleando marcadores moleculares SSR. La matriz de datos codominantes se analizó mediante el programa PopGene versión 1.3 (Yeh *et al.*, 1999) para obtener el número de alelos observados, número efectivo de alelos, homocigocidad y heterocigocidad tanto observada como esperada e índice de Shannon. Las fórmulas son mostradas a continuación:

Número de alelos efectivos (NEA):

$$NEA = \frac{1}{\sum p_i^2} \quad P_i = \text{frecuencia del alelo } i$$

Heterocigocidad observada:

$$Heo = \frac{\text{individuos heterocigotos}}{\text{número total de individuos analizados}}$$

Homocigocidad observada:

$$Ho = \frac{\text{individuos homocigotos}}{\text{número total de individuos analizados}}$$

Heterocigocidad esperada (diversidad genética):

$$HE = \frac{\sum_{j=1}^n H_j}{n} = \frac{\sum_{j=1}^n (1 - \sum_{i=1}^m p_{ij}^2)}{n}$$

H_j = Heterocigocidad esperada en el locus j

P_{ij} = frecuencia del alelo i del locus j

m = número de alelos en el locus j

n = número de loci considerados

El análisis de varianza molecular y el de coordenadas principales se obtuvieron con el coeficiente Dice mediante 1000 permutas con el programa GeneAlex versión 6.0 (Peakall & Smouse, 2006), necesario para conocer los niveles de

variabilidad genética entre poblaciones, dentro de poblaciones y entre individuos mediante la interpretación de los estadísticos F_{ST} y R_{ST} . En el Cuadro 2 se describen los modelos estadísticos empleados para obtener el análisis de varianza molecular.

Cuadro 2. Modelos estadísticos para obtener la variabilidad genética entre y dentro de razas.

Fuente de variación	GL	SC	CM	CME
Entre poblaciones	(k-1)	$\sum X...k^2/ij - X...^2/ijk$	CM _a	$\sigma^2 w + 2\sigma^2 b + 2n\sigma^2 a$
Entre individuos/población	k(i-1)	$\sum \sum X i...k^2/j - \sum...k^2/ij$	CM _b	$\sigma^2 w + 2\sigma^2$
Dentro de individuos	ki(j-1)	$\sum \sum \sum ijk^2 - \sum \sum X i...k^2/j$	CM _w	σ^2
Total	kij-1	$\sum \sum \sum Xijk^2 - X...^2/ijk$		

Estimaciones de la varianza y estadísticos F	
$\sigma^2 a = F_{ST} \sigma^2$	$F_{IT} = (\sigma^2 a + \sigma^2 b) / \sigma^2$
$\sigma^2 b = (F_{IT} - F_{ST}) \sigma^2$	$F_{ST} = \sigma^2 a / \sigma^2$
$\sigma^2 w = (1 - F_{IT}) \sigma^2$	$F_{IS} = \sigma^2 b / (\sigma^2 b + \sigma^2 w)$
$\sigma^2 = \sigma^2 w + \sigma^2 b + \sigma^2 a$	

GL= grados de libertad; SC= suma de cuadrados; CM= cuadrado medio; CME: cuadrado medio del error.

a_k = efecto de la k-ésima población con varianza $\sigma^2 a$.

$b_k(i)$ = efecto del i-ésimo individuo dentro de la k-ésima población, con varianza $\sigma^2 b$.

$w_{ki}(j)$ = efecto del j-ésimo locus del i-ésimo individuo de la k-ésima población con varianza $\sigma^2 w$.

Para las comparaciones de análisis de conglomerados se emplearon los coeficientes Dice y distancia Euclideana, así como sus respectivos métodos de aglomeración (UPGMA y método de Ward) considerando marcadores moleculares ISSR-SSR. Adicionalmente las pruebas de Mantel fueron necesarias para observar la correlación entre las diferentes matrices generadas.

Cuadro 3. Muestras de 54 razas de maíz evaluadas usando marcadores moleculares ISSR.

Raza	Abreviatura	Muestra	Altitud	Provincia fisiográfica
Ancho	ANCH	MOR-43*	1630	Eje Neovolcánico
Apachito	APAC	CHIH-184*	1428	Sierras y Llanuras del norte
Arrocillo Amarillo	ARRO	VER-393*	1494	Eje Neovolcánico
Azul	AZU	CHIH-147*	2163	Sierra Madre Occidental
Blando de Sonora	BLAS	SON-117*	435	Sierra Madre Occidental
Bofo	BOF	DGO-95*	1403	Sierra Madre Occidental
Bolita	BOLI	OAX-180*	1493	Sierra Madre del sur
Cacahuacintle	CAC	MEX-371*	2565	Mesa Central
Celaya	CELA	GTO-69*	1786	Eje Neovolcánico
Chalqueño	CHAL	MEX-718*	2534	Eje Neovolcánico
Chapalote	CHAP	SIN-2*	44	Llanura Costera del Pacífico
Chiquito	CHIQ	SCC-07**	1477	Eje Neovolcánico
Comiteco	COMI	CHIS-24*	644	Cordillera Centroamericana
Conejo	CONE	GRO-129*	122	Sierra Madre del sur
Cónico	CONI	MEX-3*	2666	Eje Neovolcánico
Cónico Norteño	CNOR	GTO-102*	1780	Eje Neovolcánico
Coscomatepec	COSC	VER-404*	1355	Eje Neovolcánico
Cristalino de Chihuahua	CCHI	CHIH-128*	1435	Sierras y Llanuras del norte
Dulce de Jalisco	DULJ	LSC-2**	1505	Eje Neovolcánico
Dulce	DULC	SIN-79*	139	Sierra Madre Occidental
Dzit – Bacal	DZIT	YUC-145*	19	Península de Yucatán
Elotero de Sinaloa	ESIN	SIN-17*	55	Llanura Costera del pacífico
Elotes Chalqueños	ECHA	ROP-	2417	Eje Neovolcánico
Elotes Cónicos	ECON	SI09093**	2191	Eje Neovolcánico
Elotes Occidentales	EOCC	GTO-1*	2051	Mesa Central
Gordo	GORD	CHIH-160*	2062	Sierra Madre Occidental
Harinoso de Ocho	HARO	NAY-24*	8	Llanura Costera del pacífico
Jala	JAL	NAY-6*	1089	Cordillera Costera Occidente
Motozinteco	MOTO	CHIS-652*	1355	Cordillera Centroamericana
Mushito	MUSH	MICH-194*	2457	Eje Neovolcánico
Nal-Tel	NALT	CAMP-63*	11	Península de Yucatán
Nal-Tel de altura	NALA	CHIS-196*	2430	Sierras de Chiapas y
Olotillo	OLOT	CHIS-599*	1060	Sierras de Chiapas y
Olotón	OLTN	CHIS-238*	1961	Sierras de Chiapas y
Onaveño	ONAV	SON-184*	1529	Sierra Madre Occidental

Continuación Cuadro 3.

Raza	Abreviatura	Muestra	Altitud	Provincia fisiográfica
Palomero de Chihuahua	PALC	CHIH-135*	2163	Sierra Madre Occidental
Palomero Toluqueño	PALT	MEX-5*	2594	Eje Neovolcánico
Pepitilla	PEPI	GRO-3*	1348	Cordillera Costera de
Purépecha	PURE	ASV-	2198	Eje Neovolcánico
Ratón	RAT	TAMS-25*	484	Llanura Costera Golfo norte
Reventador	REVE	NAY-39*	9	Llanura Costera del pacífico
Serrano de Jalisco	SERJ	JAL-173*	2315	Sierra Madre Occidental
Tablilla de Ocho	TABO	ZAC-187*	2183	Sierra Madre Occidental
Tabloncillo	TABL	JAL-43*	878	Cordillera Costera Occidente
Tabloncillo Perla	TABP	PSP-005**	126	Sierra Madre Occidental
Tehua	TEHU	CHIS-297*	1539	Sierras de Chiapas y
Tepecintle	TEPE	CHIS-58	33	Cordillera Centroamericana
Tuxpeño	TUXP	VER-39*	17	Llanura Costera del Golfo norte
Tuxpeño Norteño	TUXN	CHIH-13*	1203	Sierras y Llanuras del norte
Uruapeño	URUA	MICH-65*	1686	Eje Neovolcánico
Vandeno	VAND	CHIS-30*	42	Cordillera Centroamericana
Zamorano Amarillo	ZAAM	JAL-518*	2017	Eje Neovolcánico
Zapalote Chico	ZACH	OAX-48*	19	Cordillera Centroamericana
Zapalote Grande	ZAGR	CHIS-236*	21	Cordillera Centroamericana

* CIMMYT

** BANGEV de la UACH

Cuadro 4. Muestras de 25 razas de maíz estudiadas utilizando para marcadores moleculares SSR.

Razas	Código	Muestra	Altitud (m)	Provincia fisiográfica
Arrocillo Amarillo	ARRO	PUE-779*	1978	Eje Neovolcánico
Bolita	BOLI	OAX-180*	1165	Sierra Madre del sur
Cacahuacintle	CAC	PUE-552*	2568	Mesa Central
Celaya	CELA	GTO-69*	1786	Eje Neovolcánico
Chalqueño	CHAL	MEX-718*	2400	Eje Neovolcánico
Chapalote	CHAP	SIN-2*	46	Llanura Costera del Pacífico
Comiteco	COMI	CHIS-24*	736	Cordillera Centroamericana
Cónico	CONI	MEX-3*	2676	Eje Neovolcánico
Dulcillo NW	DUNW	SIN-79*	140	Sierra Madre Occidental
Harinoso de Ocho	HARO	CHIS-151	1566	Llanura Costera del pacífico

Continuación Cuadro 4.

Raza	Abreviatura	Muestra	Altitud	Provincia fisiográfica
Jala	JAL	NAY-6*	1099	Cordillera Costera Occidente
Nal-Tel	NALT	CAMP-63*	14	Península de Yucatán
Olotillo	OLOT	CHIS-599*	1060	Sierras de Chiapas y
Olotón	OLTN	CHIS-238*	1961	Sierras de Chiapas y
Palomero Toluqueño	PALT	MEX-5*	2597	Eje Neovolcánico
Pepitilla	PEPI	MOR-22*	1338	Cordillera Costera de
Reventador	REVE	NAY-39*	10	Llanura Costera del Pacífico
Serrano de Jalisco	SERJ	JAL-173*	2301	Sierra Madre Occidental
Tabloncillo	TABL	JAL-43*	1402	Cordillera Costera Occidente
Tehua	TEHU	CHIS-228*	1087	Sierras de Chiapas y
Tepecintle	TEPE	CHIS-58*	560	Cordillera Centroamericana
Tuxpeño	TUXP	VER-39*	17	Llanura Costera del Golfo norte
Vandéño	VAND	CHIS-30**	33	Cordillera Centroamericana
Zapalote Chico	ZACH	OAX-48*	48	Cordillera Centroamericana
Zapalote Grande	ZAGR	CHIS-236*	21	Cordillera Centroamericana

* CIMMYT

** INIFAP

Cuadro 5. Iniciadores SSR, unidades de repetición, iniciadores forward y reverse y posición del marcador en cada cromosoma (Bin).

Iniciador	Repetición	Forward / reverse	Bin
UMC-1886	(CG) ₈	GTTTGACAGCACAAAGTGCAAGAAA/GAGGTGGACATTGGACAACACC	3.02
UMC-1113	(CACAG) ₅	ATCATGCGTCATCACTCTCAGAAC/GCTGGAGCTAGCTGTAGTGTAGCA	10.02
UMC-1377	(TAATA) ₄	GACTTAGTGCCAGCTCAGATCCAG/GATATTGCTGTCTTTTGCTACGGC	8.03
UMC-1656	(CGGT) ₇	AGTTTTGACCGCGCAAAAGTTA/GTACGAGCAGGCCATTAACCC	6.02
UMC-2180	(GGCC) ₄	ATCAGCATCGATAGCGAAGAAAGA/ATTGCTACTAGGGTTGTTGTTGCC	10.03
UMC-1071	(TACGA) ₅	AGGAAGACACGAGAGACACCGTAG/GTGGTTGTCGAGTTCGTCGTATT	1.01
UMC-1143	AAAAT	CGTGGTGGGATGCTATCCTTT/GACACTAGCAATGTTCAAAACCCC	6.00
UMC-1369	(AAAAAC) ₄	TTCCAGCACTAACTTACAGCAACG/AGATATGCGTATGGCTCTTGTTGG	
UMC-1608	(AAC) ₅	GTGTCGTGTTGGGAGAACATGAG/TAATACTACACCACTCGCGCAAA	3.04
UMC-1638	(CTCCGG) ₅	AGGTGACCTCGACGTCTACG/GAGGGGAACAAAGACTTGACGTT	8.09

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Análisis de relaciones genéticas entre 54 razas de maíz mediante marcadores ISSR y conglomerados.

Se usaron 10 iniciadores ISSR para determinar relaciones de parentesco entre las 54 razas de maíz. En el Cuadro 6 se indica el nombre de los iniciadores, su secuencia, el porcentaje de polimorfismo detectado y el número de *loci* detectados por iniciador. Los diez iniciadores detectaron un 100 % de polimorfismo, evaluando entre 5 (P2) y 13 (A8) *loci* por iniciador. El número total de *loci* detectados fue igual a 76.

Cuadro 6. Nombre de iniciadores ISSR, secuencia, porcentaje de polimorfismo y número de *loci* detectados por iniciador.

Iniciador	Secuencia	% polimorfismo	No. <i>loci</i> / iniciador
7945	5'-GAGAGAGAGAGAGAGAT-3'	100 %	6
P2	5'-CTGAGAGAGAGAGAGAG-3'	100 %	5
P5	5'-AGAGAGAGAGAGAGAG-3'	100 %	7
A8	5'-AGAGAGAGAGAGAGAGT-3'	100 %	13
7942	5'-GAGAGAGAGAGAGAGAT-3'	100 %	7
7962	5'-AGAGAGAGAGAGAGAGC-3'	100 %	8
7940	5'-AGAGAGAGAGAGAGT-3'	100 %	6
7943	5'-AGAGAGAGAGAGAGAGC-3'	100 %	6
7956	5'-AGAGACAGAGAGAGAGYC-3'	100 %	9
7957	5'-ACACACACACACACYG-3'	100 %	9
TOTAL			76

En la Figura 2 se muestra un gel con los patrones de bandas obtenidos para las 54 razas de maíz usando el iniciador ISSR A8. Se observa que las bandas son suficientemente claras y nítidas como para hacer el análisis de las mismas.

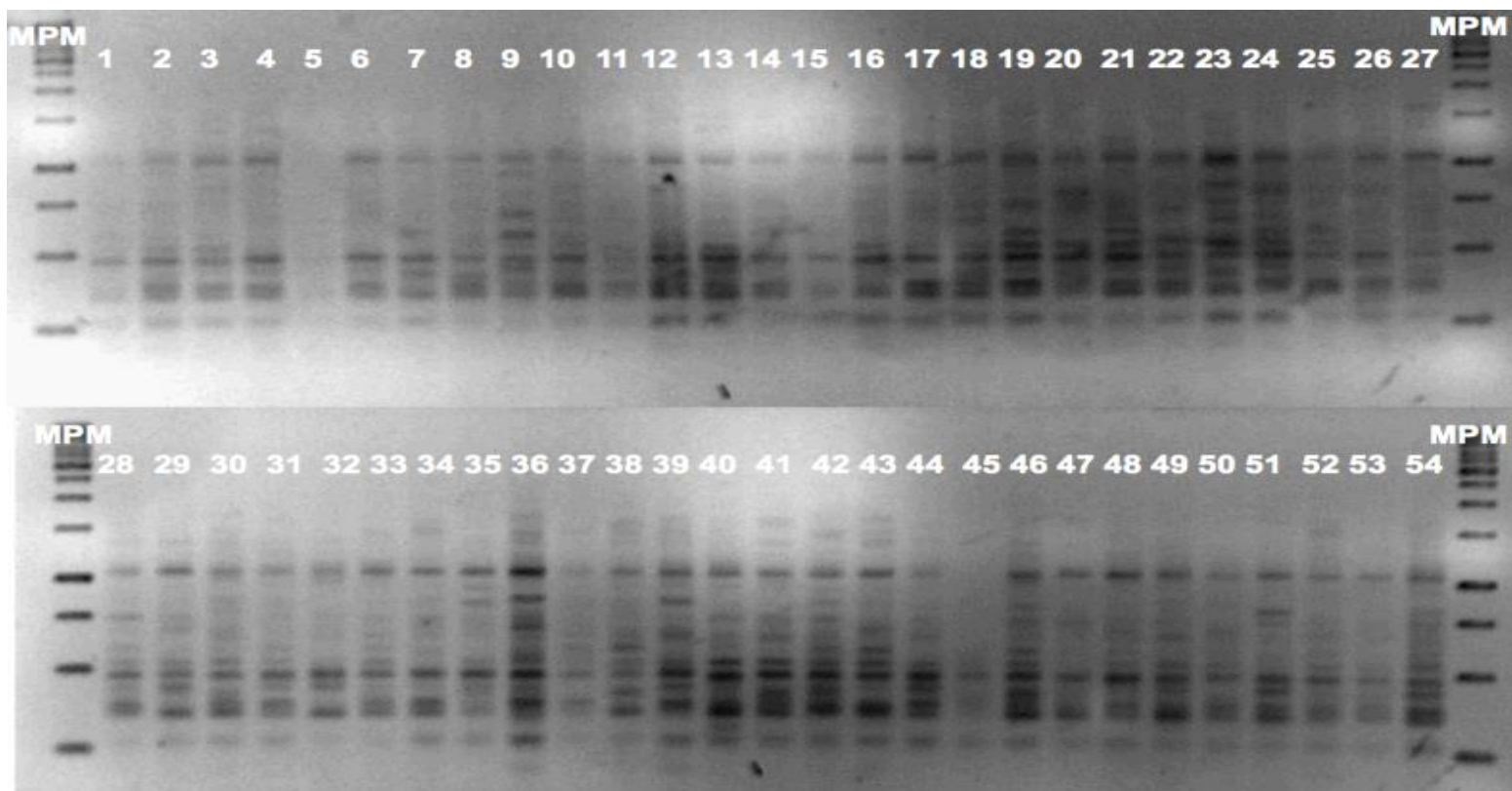


Figura 2. Patrón de bandas con el iniciador ISSR A8 para las 54 razas de maíz. (1-54) razas de maíz enumeradas en orden alfabético.

En la Figura 3 se muestran las relaciones genéticas existentes entre 54 razas de maíz utilizando marcadores ISSR y el coeficiente Dice.

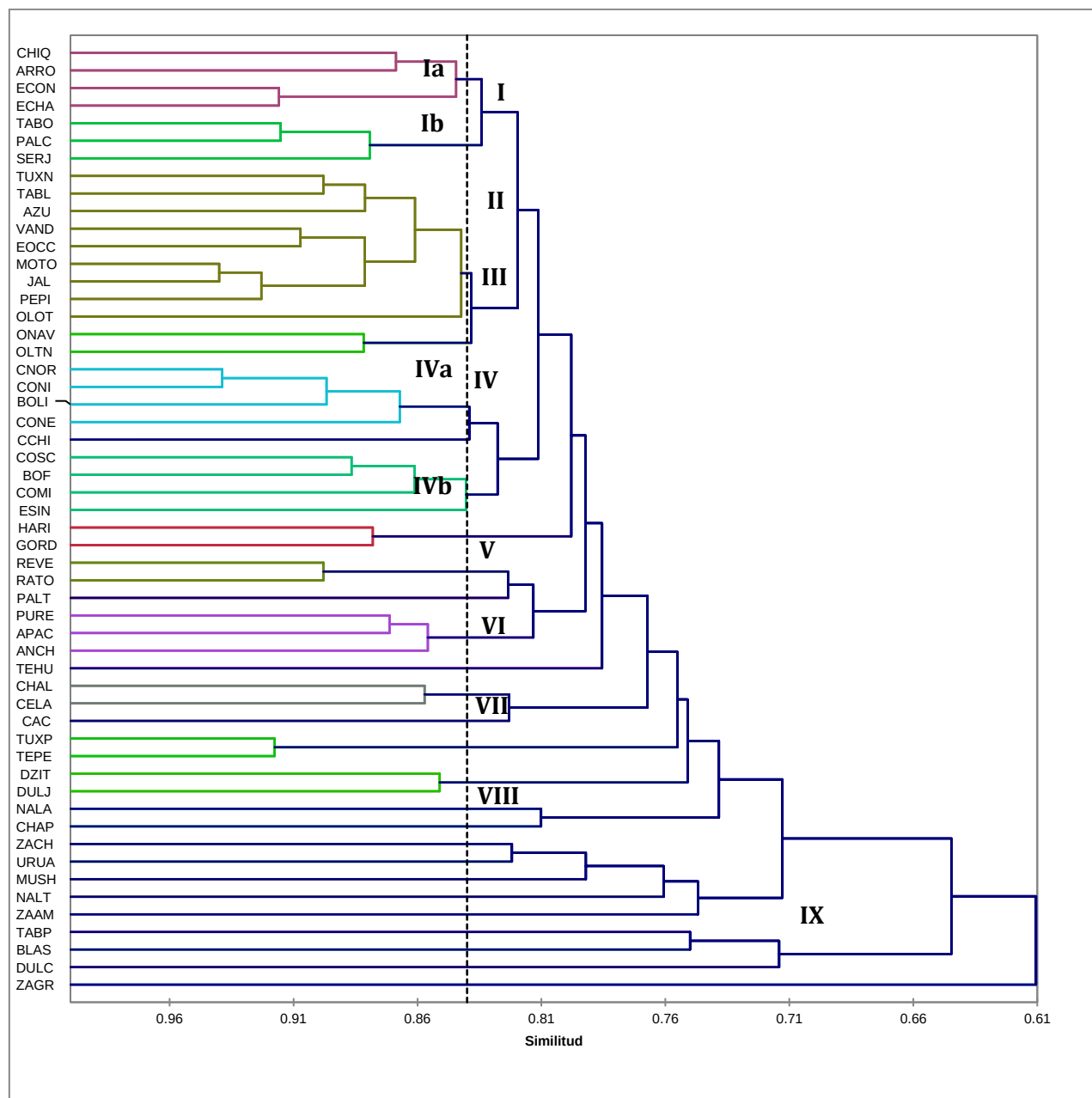


Figura 3. Dendrograma de las 54 razas de maíz empleando marcadores moleculares ISSR, el coeficiente de similitud de Dice y el método de agrupamiento UPGMA. Los nombres y las abreviaturas de las razas de maíz se indican en el Cuadro 1. Los números romanos indican los grupos con sus subgrupos correspondientes.

En el dendrograma de la misma Figura 3 se observa la formación de nueve grupos con sus respectivos subgrupos, en el Cuadro 7 se hace un resumen general de los nueve grupos, mismos que se describen a continuación detalladamente:

Grupo I:

Se integró con maíces Cónicos del Eje Neovolcánico, la Mesa Central y Sierra Madre Occidental. Maíces que crecen a altitudes mayores a 1500 msnm, con distribución rara e intermedia, a excepción de Elotes Cónicos que tiene una distribución moderadamente amplia.

En este grupo se encuentran las razas Chiquito, Arrocillo, Elotes Cónicos, Elotes Chalqueños, Palomero de Chihuahua y Serrano de Jalisco.

Las similitudes entre estas razas radican en su mazorca tipo cónica, grano semi-cristalino a semi-dentado y alto número de hileras (Sánchez, 2011).

A pesar de que las razas no se encuentran en la misma región fisiográfica, parecen tener cierta relación con los estudio de origen, domesticación (Wellhausen *et al.*, 1951) y rutas de dispersión (Kato *et al.*, 2009).

El Complejo Cónico tiene su centro de origen y domesticación en la Mesa Central (Sánchez *et al.*, 2000), posteriormente existió flujo génico hacia la Sierra Madre Occidental, en la Macrorregión Occidente y la Macrorregión Norte (Kato *et al.*, 2009) lugares donde se encuentran las razas Serrano de Jalisco y Palomero de Chihuahua; ésta última parece no tener relación con el Complejo de Chihuahua (Azul, Gordo y Cristalino de Chihuahua) ya que al igual que todos los palomeros se originó de Palomero Toluqueño, raza que pertenece al complejo Cónico.

Subgrupo Ia:

Este subgrupo incluyó a los maíces Arrocillo, Chiquito, Elotes Chalqueños y Elotes Cónicos.

A excepción de Chiquito, estas razas se desarrollan a altitudes mayores a los 1500 msnm y son endémicas del Valle de México (Sánchez, 2011).

Arrocillo es considerada una raza Indígena Antigua (Wellhausen *et al.*, 1951). Su mazorca es pequeña y sus frutos son reventadores. Su rango de adaptabilidad es muy amplio, inclusive puede adaptarse a condiciones semiáridas, por lo que la hacen ideal para programas de mejoramiento genético para condiciones de estrés hídrico.

Chiquito estaba considerada como Nal-Tel de altura, ya que en un comienzo las muestras obtenidas procedían de regiones montañosas de Chiapas. Para este trabajo, la muestra obtenida de Chiquito (Veracruz) no pertenece a la zona original de la raza, motivo por el cual el material ha estado expuesto al flujo génico y cambios constantes en su estructura poblacional. Estudios morfológicos como los realizados por Ortega *et al.* (2013) y el presente, con marcadores moleculares ISSR, verifican distanciamiento entre la raza Chiquito y Nal-Tel de altura, por lo que pueden considerarse razas distintas.

En función a la región – Eje Neovolcánico-, es posible que Chiquito tenga introgresión con la raza Arrocillo. La afinidad genética resultante con marcadores moleculares ISSR indica que estas razas tienen pocas probabilidades de formar híbridos con características deseables (Herrera-Cabrera *et al.*, 2004); ya que uno de los principios de la heterosis radica en el mayor distanciamiento genético entre materiales.

Los Elotes Chalqueños, por su parte, ha sido catalogados como una subraza (Flores *et al.*, 2015), a pesar de no tener relación directa con Chalqueño, como es de esperarse, tiene fuerte afinidad con razas del Complejo Cónico; se encuentra en la Macrorregión de la Mesa Central, caracterizada por ser un centro de diversificación, lo cual explica la gran variación morfológica de esta raza (Herrera-Cabrera *et al.*, 2004).

Este grupo tiene características muy importantes para la industria y los programas de mejoramiento genético. La presencia de maíces pigmentados, principalmente Elotes Chalqueños y Elotes Cónicos, representan una fuente de antocianinas que son fundamentales para la nutrición humana. Arrocillo Amarillo ha sido una raza propulsora para crear materiales y variedades tolerantes a estrés hídrico.

Subgrupo Ib:

En este subgrupo se encuentran Tablilla de Ocho, Palomero de Chihuahua y Serrano de Jalisco

Ubicadas en la región de la Sierra Madre Occidental, su distribución está totalmente restringida a esta zona.

Palomero de Chihuahua puede ser empleada como base para obtener maíces palomeros, así como para mejorar los componentes del rendimiento, ya que su mazorca posee un elevado número de hileras; lamentablemente es una raza que está en grave peligro de extinción, aún más que Palomero Toluqueño, con la que parece estar emparentada y que también está en peligro.

El distanciamiento genético determinará el grado de heterosis de los materiales vegetales con los que se trabaja (Reif *et al.*, 2003). Las afinidades genéticas en este grupo pudieran implicar un obstáculo en la formación de híbridos. Sin embargo la creación de líneas prometedoras es la mejor alternativa para mejorar algunas características de las razas. Por ejemplo, las razas de maíces pigmentados son muy susceptibles a factores bióticos y abióticos; Arrocillo Amarillo puede proporcionar tolerancia a estrés hídrico; Palomero de Chihuahua coadyuva con el incremento de número de hileras y Serrano de Jalisco puede proporcionar resistencia a las heladas.

Grupo II:

En este grupo se encuentran los Cilíndricos del occidente y noreste de México (Sierras y Llanuras del norte, Cordillera Costera de Occidente, Mesa Central y Cordillera Centroamericana). Estos maíces crecen a altitudes bajas a intermedias y son de amplia distribución. Incluye a las razas Tuxpeño Norteño, Tabloncillo, Azul, Vandeño y Elotes Occidentales. Este grupo de razas, debido a su amplia distribución en el país, con excepción de Azul, no presentan similitudes en función

a alguna zona geográfica específica. Su adaptabilidad permite su establecimiento en prácticamente cualquier agroecosistema. Poseen mazorcas de medianas a grandes, cónica- cilíndrica y grano tipo dentado y harinoso (Sánchez, 2011). Son apreciados para la elaboración de tortillas, atole, pozole y por su calidad elotera.

Este grupo se caracteriza por pertenecer al grupo Ocho hileras, poseen granos dentados y harinosos; se aglomeran en el occidente y noroeste de México. Agrupan perfectamente utilizando marcadores morfológicos e isoenzimáticos por separado (Sánchez *et al.*, 2000).

Están adaptados a temporal húmedo y sus características morfológicas se ven afectadas por la interacción con el ambiente (Cervantes *et al.*, 1978; Ruíz-Corral *et al.*, 2013).

En cuanto a su adaptación no tienen dificultades para establecerse en lugares con déficit de humedad, por lo que pueden ser empleados en programas de mejoramiento genético. La raza Azul, debido a su distribución restringida, podría tener gran potencial debido al alto contenido de antocianinas.

Tuxpeño Norteño, en general, ha sido una raza muy empleada en los programas de mejoramiento genético. En las Sierras y Llanuras del Norte es una raza que tiene características ideales a condiciones de temporal (Nájera *et al.*, 2010). También debe ser implementada en programas de pre-mejoramiento de la raza Azul, con la que comparte afinidad geográfica, esto debido a que los maíces azules tienen características agronómicas que les impiden desarrollar su verdadero potencial.

Elotes Occidentales y Tabloncillo guardan afinidad genética, ya que en un comienzo la primera era considerada una sub-raza de Harinoso de Ocho pero con influencia de Tabloncillo (Wellhausen *et al.*, 1951). A pesar de la gran similitud se han manejado como razas distintas. Elotes Occidentales tiene buen potencial ya que se ha encontrado variación intrapoblacional de más del 90 % (Ballesteros, 2013), indicador perfecto en la búsqueda de genes que pueden ser empleados en programas de mejoramiento genético.

Tabloncillo es una raza originada por el cruzamiento de Harinoso de Ocho y Reventador (Wellhausen *et al.*, 1951), esta aseveración mantiene concordancia con estudios de Sánchez *et al.* (2000). El tipo de grano en Tabloncillo puede ser muy variado, existen poblaciones de tipo harinoso y semi-cristalino, ésta última característica pudo ser herencia de la raza Reventador.

Vandeño es una raza que tiene afinidad con Tuxpeño (Wellhausen *et al.*, 1951), solo que sus mazorcas son más pequeñas, sin embargo sus características morfológicas y frecuencias isoenzimáticas son muy similares (Sánchez *et al.*, 2000; Sánchez, 2011), pertenecen al grupo de los Dentados Tropicales.

Grupo III:

Comprende maíces de las Sierras de Chiapas y Cordillera Costera de Occidente. Crecen a altitudes baja e intermedia; con maduración tardía y distribución restringida. Agrupa a Motozinteco, Jala, Pepitilla, Olotillo, Onaveño y Olotón.

Tienen una distribución a lo largo de las Sierras de Chipas, Sierra Madre Occidental y la Cordillera Costera de Occidente. A excepción de Olotillo, el resto del grupo se caracteriza por tener una distribución restringida, incidentalmente se les puede encontrar en estados o regiones aledañas (Perales & Golicher, 2011). Son razas de madurez tardía en zonas bajas e intermedias.

Motozinteco, Olotón, Olotillo y Onaveño tienen la capacidad de desarrollarse en suelos marginales y con bajas condiciones de humedad, elementos clave en la búsqueda de genes resistentes a sequía. Motozinteco, en particular, y a pesar de ser una raza exclusiva de Motozintla, Chiapas, ha logrado combinar perfectamente con la raza Tuxpeño. Sin embargo las colecciones representativas de esta raza deben someterse a estudio y algunas de ellas, como Motozinteco, ya han sido eliminadas (Perales & Golicher, 2011).

Jala tiene las mazorcas más grandes del mundo, de 45 hasta 65 cm de longitud. Esto ha focalizado su utilización en los programas de mejoramiento genético, sin embargo su rango de adaptabilidad es prácticamente nulo (Ortega com. pers., 2017) Solamente se adapta a suelos de origen volcánico y fértiles, humedad y

temperatura elevadas. En algunas zonas de Sinaloa y Jalisco también se le puede encontrar.

Se han hecho intentos por tratar de establecerla en diversos lugares de la República Mexicana, sin embargo, las colecciones de Nayarit con las que se ha trabajado han sufrido pérdida en su diversidad genética (González *et al.*, 2013; Montes *et al.*, 2014) ocasionando que las ganancias sean mínimas, inclusive combinándolos con híbridos comerciales (Valdivia *et al.*, 2010).

La raza Jala también puede encontrarse en Sinaloa y Jalisco. Estas poblaciones de Jala, al considerarse poblaciones periféricas, están en constante flujo génico con poblaciones o razas de maíz contiguas, que a su vez pueden traducirse o se espera que tengan mayor diversidad genética (Szczecińska *et al.*, 2016). Esto puede ser una alternativa para trabajar con poblaciones de la raza Jala que no son exclusivas de Nayarit.

Grupo IV:

En este grupo se encuentran los maíces Bofo, Bolita, Comiteco, Conejo, Cónico, Cónico Norteño, Coscomatepec, Cristalino de Chihuahua, Elotero de Sinaloa, Gordo y Harinoso de Ocho. Se distribuyen en la Mesa Central, Eje Neovolcánico, Llanuras del norte y Llanura Costera de Occidente.

Subgrupo IVa:

Los maíces en este subgrupo son Bolita, Cónico y Cónico Norteño. Se caracterizan por ser maíces de maduración precoz de altitudes intermedias y de partes altas del Centro de México con distribución amplia pero centro de origen único. Adaptados en condiciones edafo-climáticas limitadas y tienen buena calidad de grano.

Es un subgrupo caracterizado por tener porte bajo, el cual es utilizado para mejorar materiales susceptibles al acame, defecto correlacionado con la pudrición de las mazorcas y con pérdidas significativas de rendimiento, el cual puede ser implementado en programas de mejoramiento con materiales que tienen problemas con porte alto (González-Huerta *et al.*, 2007).

Cónico Norteño es considerada una raza derivada de Cónico. Se adapta a condiciones templadas semiáridas del norte del país. En el Valle de Puebla desarrolla un ciclo de vida precoz con un porte bajo de planta y condiciones de humedad limitada (Hortelano *et al.*, 2008).

Bolita ha manifestado su gran diversidad morfológica en el estado de Oaxaca y en asociación con las razas Tuxpeño y Pepitilla (Ramírez *et al.*, 2013). Su afinidad con la raza Cónico Norteño ha permitido desarrollar materiales con resistencia a sequía en función a la acumulación de prolina y biomasa (Avendaño *et al.*, 2005).

Por otra parte Bolita y Cónico Norteño comparten características relacionadas a sus propiedades físicas y químicas de grano, como por ejemplo en el endospermo, cantidad de lípidos y cantidad de cenizas. Éstas características las hacen llamativas para el sector industrial; por una parte Bolita puede ser destinada para la industria de las botanas, mientras Cónico Norteño para la industria de las harinas instantáneas (Gaytán-Martínez *et al.*, 2013).

Subgrupo IVb:

En este subgrupo se encuentran los maíces Bofo, Comiteco, Conejo, Coscomatepec, Cristalino de Chihuahua, Elotero de Sinaloa, Gordo y Harinoso de Ocho. A excepción de Coscomatepec, que se desarrolla a alturas intermedias en el centro de Veracruz, se ubican geográficamente en la Llanura Costera de Occidente y Llanuras del Norte; son cilíndricos endémicos y tienen usos especiales.

Comparten características similares en cuanto a la forma cilíndrica o semicilíndrica de la mazorca; sus granos tienen gran versatilidad en su forma, desde harinoso, cristalino y dentado. Están poco representadas en los bancos de germoplasma; generalmente son endémicas o tienen un centro único de origen. Es complicado encontrarlas, por lo que es necesario realizar expediciones para posteriormente caracterizarlas, ya que algunas de ellas como Bofo y Harinoso de Ocho se consideran variantes de algunas otras razas.

Su distribución abarca provincias bio-geográficas de la Sierra Madre Occidental, Llanura Costera del Pacífico, Sierras y Llanuras del Norte. A excepción de Gordo y

Cristalino de Chihuahua, el resto de la razas se desarrollan en elevaciones bajas e intermedias.

Harinoso de Ocho, a pesar de ser una raza poco representada, es considerada una raza antigua y está fuertemente vinculada con introgresión y formación de razas del occidente de México como Bofo y Elotero de Sinaloa que se encuentran en este mismo grupo.

Las razas Gordo y Cristalino de Chihuahua, pueden considerarse como un complejo racial (Cervantes *et al.*, 1978; Ruíz *et al.*, 2008), además de esto, la raza Azul también está incluida en el mismo complejo racial, sin embargo el análisis clúster de este trabajo dice lo contrario. Las colecciones incluidas en este trabajo indican que la raza Azul fue extraída de la Sierra Madre Occidental, lo contrario a Cristalino de Chihuahua, la cual fue colectada en las Sierras y Llanuras del Norte. Posiblemente la zona geográfica de la colecta ha influenciado en la similitud de estas dos razas.

Comiteco, en este análisis, no está vinculado a Motozinteco, a pesar de ser colectadas en la Cordillera Centroamericana, Motozinteco está más restringido y adaptado a elevaciones más bajas (950-1800 m) que Comiteco (Ortega, 1973). Además Comiteco ha mostrado un rango mas amplio de adaptabilidad, ya que se le ha podido encontrar en estados como Guerrero mostrando buenas características agronómicas (Navarro-Garza *et al.*, 2012).

Grupo V:

A este grupo pertenecen los maíces Palomero Toluqueño, Ratón y Reventador. Geográficamente se encuentran en el Eje Neovolcánico y Llanura Costera del Pacífico; crecen a alturas intermedias y altas. Son maíces cónicos y de ciclo precoz.

Son plantas precoces de porte bajo, mazorcas de pequeñas a medianas; muestran adaptación a elevaciones medianas y altas. A excepción de Ratón, las demás razas tienen baja frecuencia en su distribución y están seriamente amenazadas. Sin embargo Ratón está en el mismo espectro que Reventador, se

adaptan a climas semicálidos y cálidos (20 ° a 27 °C) con requerimientos de humedad de 500 a 850 mm (Ruíz *et al.*, 2008), también guarda similitud con Palomero Toluqueño en donde se involucran variables morfológicas afectadas por el ambiente (Sánchez *et al.*, 2000).

Reventador es una raza adaptada a bajas altitudes en el occidente de México. Por la característica reventadora de sus frutos es el equivalente al Palomero Toluqueño, pero ésta última se desarrolla a altitudes superiores a los 2000 msnm (Wellhausen *et al.*, 1951). Los usos especiales de estas dos razas, como las palomitas principalmente, han ocasionado que se les encuentre en bajas frecuencias lo que es un indicador de su baja diversidad genética.

Grupo VI:

En este grupo se encuentran Purépecha, Apachito y Ancho. Son maíces semi-cónicos precoces del Eje Neovolcánico, Sierras y Llanuras del Norte y su distribución es restringida.

Son razas adaptadas a zonas templadas de la Mesa Central, Sierras y Llanuras del Norte y su distribución está estrictamente restringida, a excepción de Ancho, la cual recientemente se ha expandido considerablemente en área pero casi siempre dentro de climas semicálidos por su mayor precio por usarse especialmente para pozole. Por su alto valor, en los últimos años Ancho ha sido objeto de fitomejoramiento (Gómez *et al.*, 2014).

A pesar de que la raza Purépecha se encuentra en bajas frecuencias y se necesitan hacer más estudios para su evaluación (Carrera *et al.*, s/f), se ha encontrado que genotipos de esta raza presentan alta eficiencia en la absorción de fósforo durante la etapa de floración, que a su vez conlleva a una mayor producción de materia seca (Flores-Torres *et al.*, 2016).

Grupo VII:

En este grupo se encuentran los maíces Chalqueño, Celaya, Cacahuacintle, Tuxpeño y Tepecintle. Son maíces de la Mesa Central, Eje Neovolcánico y Cordillera Centroamericana. A excepción de Cacahuacintle y en parte Tepecintle, son razas de ciclo largo, amplia distribución, muy productivas y ampliamente usadas como material de partida en mejoramiento genético.

Son razas de la Mesa Central, Eje Neovolcánico, y Llanura Costera del Norte con amplio rango de adaptabilidad. En este grupo en particular, las razas de maíz se caracterizan por ser fuentes valiosas de germoplasma que se emplea en mejoramiento genético.

Celaya está catalogada como uno de los mejores materiales genéticos de América Latina (Wellhausen *et al.*, 1951). Su aptitud combinatoria general (ACG), elevado número de hileras, granos grandes y adaptabilidad la hacen atractiva para mejorar materiales de valles intermedios y regiones subtropicales de México. Su origen probable está asociado a la raza Tuxpeño.

Tuxpeño, por su parte, tiene una distribución muy amplia, tiene muy buena calidad de mazorcas y sus poblaciones son muy resistentes a enfermedades. Es el antecesor de razas prometedoras como Celaya y Chalqueño, esta última, se caracteriza por ser resistente a sequía y ser utilizada como fuente para mejorar maíces de valles y partes altas. Chalqueño ha derivado de Tuxpeño con Cónico, pero también tiene fuerte influencia de Cacahuacintle.

Grupo VIII:

En este grupo se encuentran los maíces Dzit–Bacal, Chapalote, Dulce de Jalisco y Nal–Tel de altura. Son maíces cristalinos de ciclo precoz; crecen a altitudes intermedias y altas 1500-2500 msnm. Estos maíces son endémicos, de distribución restringida y de usos especiales.

Se encuentran en el Eje Neovolcánico; Llanura Costera del Pacífico y Sierras de Chiapas y Guatemala. Adaptados a climas subtropicales como árido semicálido,

sub-húmedo cálido, sub-húmedo semicálido; climas tropicales como semiárido cálido y sub-húmedo cálido.

Grupo IX:

Grupo no bien definido. En el análisis de conglomerados aparecen individualmente independientes. Sin embargo tiene características en común y en análisis de coordenadas principales parecen tener cierto parentesco. Incluyen a Blando de Sonora, Dulce, Mushito, Nal-Tel, Tabloncillo Perla, Uruapeño, Zamorano Amarillo, Zapalote Chico y Zapalote Grande.

Blando de Sonora, Tabloncillo Perla y Zamorano Amarillo pertenecen al grupo Ocho Hileras; Dulce, Mushito, Uruapeño y Nal-Tel al grupo Cónico; Zapalote Chico y Zapalote Grande tienen afinidad genética.

Zapalote Chico es la raza más destacada de este grupo. Sus poblaciones muestran una rica variabilidad genética e isoenzimática entre y dentro de poblaciones (López *et al.*, 2009; Cabrera *et al.*, 2015). Pérez *et al.* (2002) reportan que Zapalote Chico tiene una alto rango de adaptabilidad para zonas de clima templado y presenta buenos rendimientos. Cabe mencionar que la producción de fitoalexinas la hace resistente a *Spodoptera* spp (Molina *et al.*, 1997), ya que mediante la fabricación de dichos compuestos inhibe el óptimo desarrollo en los primeros estadíos larvales (Wiseman & Widstrom, 1986).

Nal-Tel es considerada una raza Indígena Antigua y ha tenido influencia en la formación de Zapalote Chico, que a su vez, está vinculada a la formación de Zapalote Grande. Las muestras representativas del grupo Zapalote se encuentran en la regiones de Chiapas (Sierras de Chiapas y Guatemala), lugar donde expresan su amplia diversidad genética.

En el Cuadro 7 se resumen las características de los nueve grupos descritos anteriormente.

Cuadro 7. Características generales de los nueve grupos obtenidos mediante 54 muestras representativas de razas de maíz con marcadores moleculares ISSR.

Grupos	Razas	Características
I	Arrocillo, Chiquito, Elotes Chalqueños, Elotes Cónicos, Palomero de Chihuahua, Serrano de Jalisco y Tablilla de Ocho.	Zona geográfica. Mesa Central, Eje Neovolcánico y Sierra Madre Occidental. Altitud. Altitudes mayores a 1500 msnm. Distribución. Baja e intermedia. Morfología. Mazorca cónica, número alto de hileras (14-20) grano cristalino, semi-dentado, número reducido de ramas, hojas caídas y vainas pubescentes. Ecología e interacción con el medio ambiente. Pueden adaptarse a condiciones semiáridas, tolerantes a estrés hídrico. Se desarrollan en climas subtropicales como árido templado, semiárido templado, subhúmedo templado y húmedo templado. Aspectos agronómicos y fisiológicos. Maíces de ciclo tardío. Mazorcas cónicas y alargadas, granos cristalino y dentado. Se adaptan a condiciones semiáridas, tolerantes a estrés hídrico. Usos. Contenido de pigmentos ideales para la industria. Elaboración de tortillas, palomitas, pinoles, tesgüino, frituras, elotes, botanas. Filogenia. Serrano de Jalisco y Elotes Cónicos tienen influencia de maíces cónicos a través de rutas de diversificación.
II	Azul, Elotes Occidentales, Tabloncillo, Tuxpeño Norteño y Vandefío.	Zona geográfica. Sierras y Llanuras del norte, Cordillera Costera de occidente, Mesa Central y Cordillera Centroamericana. Altitud. Desde nivel del mar hasta los 2000 msnm. Distribución. Amplia distribución con excepción de Azul. Morfología. Mazorcas de medianas a grandes, alargadas, cónica-cilíndrica, alto número de hileras (14-16), grano tipo dentado y harinoso. Ecología e interacción con el medio ambiente. Adaptados a condiciones subtropicales bajo condiciones de temporal. Se adaptan a climas subtropicales como semiárido templado y subhúmedo templado; tropical semiárido muy cálido y tropical húmedo muy cálido. Aspectos agronómicos y fisiológicos. Maíces de ciclo precoz, buena aptitud combinatoria con materiales de alturas intermedias y tropicales del Golfo. Buen tamaño de mazorca con uniformidad y sanidad. Usos. Harinas, botanas, pinoles, piznate, tesgüino, atoles, tortillas, y relacionados galletas y dulces. Filogenia. Tuxpeño Norteño y Vandefío se han originado a partir de Tuxpeño.
III	Jala, Motozinteco, Onaveño, Olotón, Olotillo y Pepitilla.	Zona geográfica. Sierras de Chiapas y Cordillera Costera de occidente. Altitud. 1000-2000 msnm. Distribución. Restringida. Ecología e interacción con el medio ambiente. Prosperan en suelos marginales y con bajas condiciones de humedad. Se adaptan a climas subtropicales como subhúmedo semicálido; climas tropicales como semiárido cálido y subhúmedo cálido. Aspectos agronómicos y fisiológicos. Maíces de ciclo tardío. Buena aptitud combinatoria con materiales tropicales, mazorcas grandes y

Grupos	Razas	Características
IV	Bofo, Bolita, Comiteco, Conejo, Cónico, Cónico norteño, Coscomatepec, Cristalino de Chihuahua, Elotero de Sinaloa, Gordo y Harinoso de Ocho.	características deseables para mejorar los componentes del rendimiento. Usos. Elotes, tortillas, pinoles, harinas, botanas y atoles. Filogenia. Olotón ha tenido influencia en la formación de razas en las zonas serranas de Oaxaca y el occidente de México como Jala. Zona geográfica. Mesa Central, Eje Neovolcánico, Llanuras del norte y Llanura Costera de occidente. Altitud. 1500-2000 msnm. Distribución. Amplia. Ecología e interacción con el medio ambiente. Adaptados a condiciones edáficas limitantes como resistencia a sequía. Se pueden adaptar a climas como templado árido frío; climas subtropicales como árido templado, subhúmedo templado, semiárido semicálido, subhúmedo semicálido; climas tropicales como semiárido cálido y subhúmedo cálido. Aspectos agronómicos y fisiológicos. Maíces de ciclo precoz y tardío. Mazorca cilíndrica, alto número de hileras (14-20), frutos dentados, harinosos y cristalinos. Porte bajo para mejorar materiales con porte alto; materiales de partida para fitomejoramiento. Usos. Elotes, tortillas, tamales, palomitas, harinas, galletas, dulces, pozol, pozole, sopas, menudos y usos ceremoniales (Bofo). Filogenia. Cónico ha derivado a Cónico norteño; Gordo y Cristalino de Chihuahua se consideran del complejo racial Sierra de Chihuahua; Coscomatepec tiene influencia en su formación de Comiteco; Harinoso de Ocho está involucrada en la formación de razas de maíz del occidente de México como Elotero de Sinaloa.
V	Palomero Toluqueño, Ratón y Reventador	Zona geográfica. Eje Neovolcánico y Llanura Costera del Pacífico. Altitud. Ratón y Reventador desde 0-4500 msnm; Palomero Toluqueño desde los 2000 msnm. Distribución. Restringsida. Ecología e interacción con el medio ambiente. Pueden adaptarse a climas cálidos y semicálidos. Reventador y Ratón se adapta a climas del sub-trópico como árido semicálido, subhúmedo semicálido, semiárido cálido y húmedo cálido; Palomero Toluqueño puede adaptarse a climas del sub-trópico como árido templado, subhúmedo templado, húmedo templado y húmedo semicálido. Tiene bajos requerimientos de humedad. Aspectos agronómicos y fisiológicos. Maíces de ciclo precoz. Mazorca cónica de tamaño pequeña a mediana, alto número de hileras, granos tipo reventador. Poco sensibles al fotoperiodo por lo que tienen potencial para el mejoramiento de maíces de partes altas. Usos. Palomitas, pinoles, tortillas, galletas y dulces. Filogenia. Reventador es similar a Palomero Toluqueño a pesar de situarse en altitudes bajas. Rutas de diversificación pudieran tener influencia en la introgresión de Palomero Toluqueño en Reventador.
VI	Purépecha, Apachito y Ancho.	Zona geográfica. Eje Neovolcánico, Sierras y Llanuras del norte. Altitud. 800-2800 msnm. Distribución. Restringsida. Ecología e interacción con el medio ambiente. Aspectos agronómicos y fisiológicos. Maíces de ciclo precoz. Mazorcas cilíndricas y alargadas, tendencia a producir tallos secundarios en el caso de Apachito; granos muy grandes, anchos y

Grupos	Razas	Características
		dentados. Genotipos con alta eficiencia en la absorción de fósforo durante la etapa de floración y mayor producción de materia seca. Usos. Pozole, tortillas, elotes, botanas, atoles, pinoles, bebidas (tesgüino y tejuino). Filogenia. No parecen tener relación.
VII	Chalqueño, Celaya, Cacahuacintle, Tuxpeño y Tepecintle.	Zona geográfica. Mesa Central, Eje Neovolcánico, Cordillera Centroamericana y Llanura Costera del Golfo norte. Altitud. Nivel del mar hasta los 2600 msnm. Distribución. Intermedia y amplia. Ecología e interacción con el medio ambiente. Buena adaptación a climas del sub-trópico y tropicales como árido templado, árido semicálido, semiárido semicálido, subhúmedo semicálido, árido cálido. Aspectos agronómicos y fisiológicos. Maíces de ciclo precoz y tardío. Mazorcas cilíndricas, elevado número de hileras (12-16), granos dentados y harinosos. Buena aptitud combinatoria general, resistencia a plagas y enfermedades. Ideales para el mejoramiento de materiales de valles intermedios y regiones subtropicales de México. Usos. Elotes, tortillas, pozol, sopas, pozoles, harinas, pinoles, atoles, botanas, galletas, dulces, esquites, cremas, tamales y antojitos. Filogenia. Tuxpeño se ha derivado de Tepecintle; Chalqueño y Celaya han tenido influencia en su formación de Tuxpeño.
VIII	Chapalote, Dulce de Jalisco, Dzit- Bacal y Nal-Tel de altura.	Zona geográfica. Eje Neovolcánico, Llanura Costera del Pacífico y Sierras de Chiapas y Guatemala. Altitud. 1500-2500. Distribución. Restringida. Ecología e interacción con el medio ambiente. Adaptados a climas subtropicales como árido semicálido, sub-húmedo cálido, sub-húmedo semicálido; climas tropicales como semiárido cálido y sub-húmedo cálido. Aspectos agronómicos y fisiológicos. Maíces de ciclo precoz e intermedio. Se adaptan a suelos pedregosos. Pueden ser empleadas como base para generar variedades eloterías. Usos. Pinoles, sopas, elotes, palomitas, galletas, tortillas y relacionados. Filogenia. Parecen no tener relación.

Grupos	Razas	Características
IX	Blando de Sonora, Tabloncillo Perla y Zamorano Amarillo; Dulce, Mushito, Uruapeño y Nal-Tel; Zapalote Grande y Zapalote Grande	Grupo Ocho Hileras (Blando de Sonora, Tabloncillo Perla y Zamorano Amarillo). Zona geográfica. Sierra Madre Occidental y Eje Neovolcánico. Altitud. 50-2000 msnm. Distribución. Restringida e intermedia. Ecología e interacción con el medio ambiente. Maíces adaptados a condiciones de sequía y suelos delgados. Se pueden adaptar a climas subtropicales como semiárido templado, subhúmedo templado, semiárido semicálido y subhúmedo semicálido. Aspectos agronómicos y fisiológicos. Maíces de ciclo precoz. Altura de plantas de 200-250 cm, 16-20 hojas por planta, 8-12 hileras de granos, granos harinosos y cristalinos y mazorcas largas. Buena producción de forraje para el caso de Zamorano Amarillo. Usos. Tortillas y relacionados, elotes, galletas, dulces, pozoles, sopas y frituras. Filogenia. Parece no tener relación. Grupo Cónico (Dulce, Mushito, Uruapeño y Nal-Tel). Zona geográfica. Península de Yucatán, Eje Neovolcánico y Sierra Madre Occidental. Altitud. Nivel del mar hasta 2500 msnm. Distribución. Restringida e intermedia. Ecología e interacción con el medio ambiente. Poco sensibles al fotoperiodo ya que pueden prosperar en ambiente con alta nubosidad. Adaptados a climas subtropicales como árido templado, semiárido templado, subhúmedo templado, árido semicálido, y semiárido cálido. Aspectos agronómicos y fisiológicos. Maíces de ciclo tardío. Mazorcas de forma cónica, porte bajo, alto número de hileras (14-20), granos harinosos y cristalinos, sistema de raíces débil, hojas caídas y vainas de las hojas altamente pubescentes. Usos. Pinos, dulces, galletas, palomitas, pozol, atoles, tortillas y relacionados. Filogenia. Parece no tener relación. Grupo Zapalote (Zapalote Chico y Zapalote Grande). Zona geográfica. Cordillera Centroamericana. Altitud. Nivel del mar hasta 1200 msnm. Distribución. Restringida. Ecología e interacción con el medio ambiente. Se adaptan a climas tropicales como semiárido cálido, subhúmedo cálido y húmedo muy cálido. Aspectos agronómicos y fisiológicos. Maíces de ciclo precoz. Mazorca semi-cónica, granos tipos harinoso y dentado. Maíces con resistencia a plagas y enfermedades e importantes características agronómicas como insensibilidad al fotoperiodo, índice de cuateo, alta eficiencia fotosintética y potencial hídrico bajo sequía, resistencia al acame y enfermedades foliares, buen rendimiento y excelente calidad elotera. Usos. Tortillas y relacionados, elotes, botanas, atoles y pozol. Filogenia. Nal-Tel ha derivado a Zapalote Chico, éste a su vez, está involucrado en la formación de Zapalote Grande.

4.2. Análisis de relaciones genéticas entre 54 razas de maíz mediante marcadores ISSR y coordenadas principales (ACoP)

El Análisis de Coordenadas Principales (Figura 4) mostró una variación de 71.6 % para las dos primeras coordenadas; donde la coordenada uno detectó 41 % de la variación y la coordenada dos el 30.6 %. Esta técnica multivariada permite encontrar y trazar patrones dominantes en un conjunto de datos multivariados; estos datos pueden ser, por ejemplo, múltiples *loci* (variables) y múltiples muestras (Peakall & Smouse, 2006).

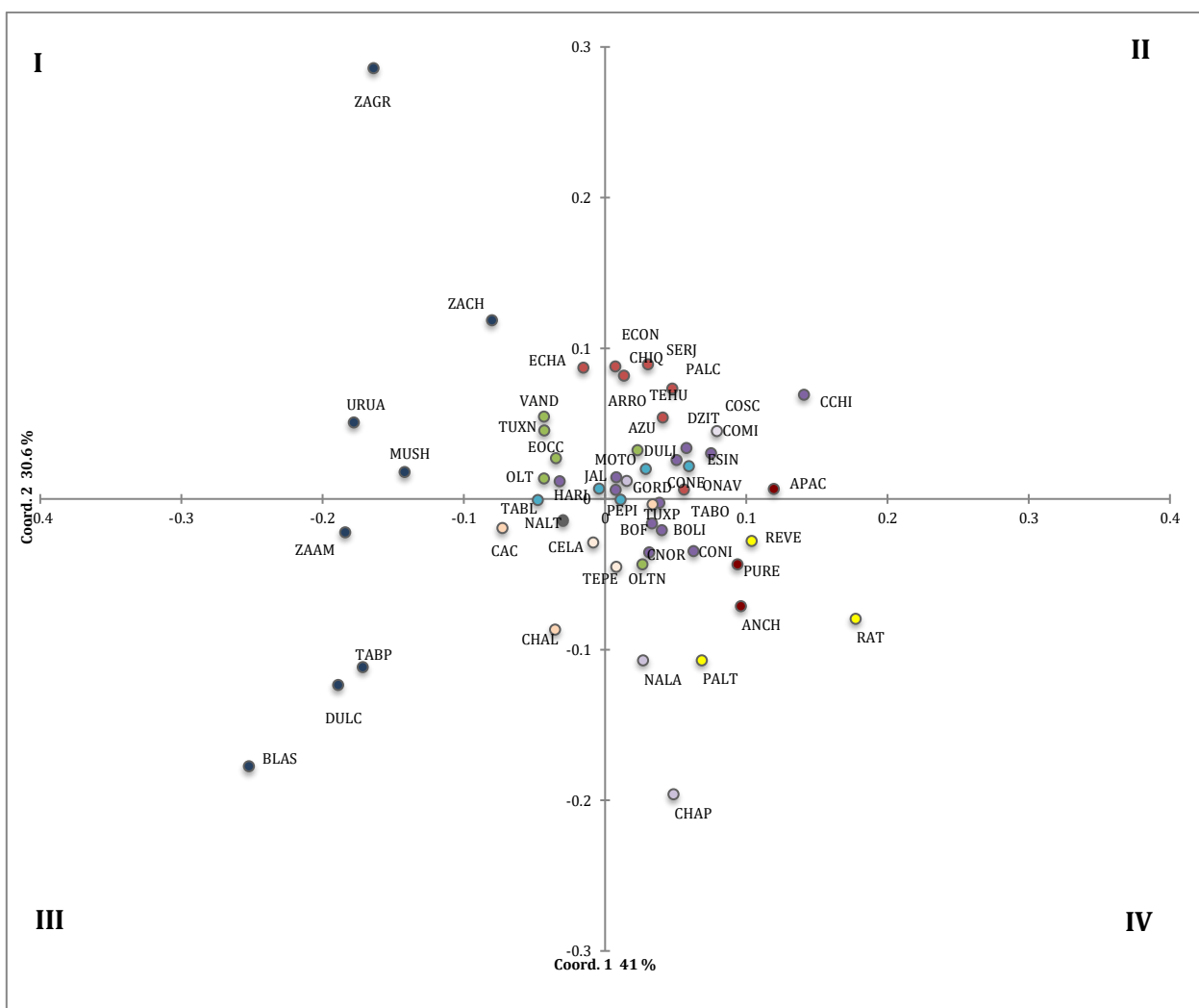


Figura 4. Análisis de coordenadas principales para las 54 razas de maíz empleando marcadores moleculares ISSR. Las abreviaturas correspondientes a la razas de maíz se indican en el Cuadro 3 . Los puntos con el mismo color indican los grupos correspondiente al dendrograma de la Figura 3.

En general, se observa que la mayoría de las razas están fuertemente relacionadas dado que muestran la formación de un grupo compacto en la parte central. Sin embargo hay algunas razas que se separan fuertemente de este grupo de manera evidente como es el caso de Zapalote Grande, Chapalote, Dulce, Blando de Sonora y Tabloncillo Perla.

En función a la coordenada uno, los maíces precoces del centro y norte tienden a colocarse en la parte negativa y los precoces dentados de la parte sur del país en el extremo positivo; referente a la coordenada dos, los maíces que se desarrollan a altitudes bajas e intermedias se aglomeraron en la parte negativa, mientras aquellos maíces que crecen en altitudes altas se agruparon en la parte positiva.

El 70.6 % de la variación de las coordenadas uno y dos, sugiere que los iniciadores ISSR empleados para este estudio tienen poder discriminante en *loci* relacionados a aspectos fisiológicos como el ciclo biológico y su adaptación a factores altitudinales.

En el extremo alejado del centro se localizan las muestras representativas de las razas Zapalote Chico y Zapalote Grande, maíces precoces de partes bajas con clima cálido húmedo del sur de la República.

En el gráfico de dos dimensiones (Figura 4) los cuadrantes muestran similitudes morfológicas y relaciones genéticas entre las razas de maíz, el eje horizontal o coordenada uno indica de su lado izquierdo valores negativos y del lado derecho valores positivos; mientras en el eje dos o coordenada dos indica valores positivos en la parte superior y negativos en la parte inferior. Mismos cuadrantes, indicados con números romanos son descritos a continuación:

Cuadrante I:

Grupo de Zapalote Chico y Zapalote Grande, éste último claramente diferenciado del primero, sin embargo, Zapalote Chico tuvo influencia en la formación de Zapalote Grande.

Harinoso de Ocho ha tenido influencia en la formación de razas del Occidente de México (Wellhausen *et al.*, 1951). Elotes Occidentales en un comienzo era considerada una subraza de Harinoso de Ocho, después de los trabajos de Sánchez *et al.* (2000) se han clasificado como razas diferentes.

Jala ha tenido origen de Tabloncillo y Comiteco. Tabloncillo por su parte ha tenido influencia de Harinoso de Ocho. Diagramas de cortes transversales del olote los vinculan (Wellhausen *et al.*, 1951).

El origen de Olotillo es incierto, su morfología es muy parecida al teocintle (Wellhausen *et al.*, 1951), sin embargo algún maíz de tipo harinoso de numerosas hileras también pudo haber estado involucrado en su formación. Se le relaciona con Tepecintle, sin embargo en el ACoP, Harinoso de Ocho parece ser el indicado por su cercanía, esta aseveración se fortalece con los trabajos isoenzimáticos de Doebley, Goodman & Stuber (1985) y estudios de índole filogenético (Sánchez, 2011).

Cuadrante II:

Destacan razas del Grupo Sierra de Chihuahua: Serrano de Jalisco, Gordo, Azul, Palomero de Chihuahua, Cristalino de Chihuahua y Apachito. Esta última se cree que es la promotora de la formación de todas las razas de este grupo, sin embargo Apachito y Serrano de Jalisco están separada del resto. Cristalino de Chihuahua, Gordo y Azul pueden ser consideradas como una misma raza o como un complejo racial de la Sierra de Chihuahua (Sánchez & Goodman, 1992; Sánchez *et al.*, 2000; Ruíz *et al.*, 2008).

Wellhausen *et al.* (1951) consideran que Palomero Toluqueño ha derivado a todas las razas o subrazas de palomeros del país. En este trabajo se vincula más a Palomero de Chihuahua con Arrocillo, que de igual forma presentan rasgos intermedios morfológicos muy parecidos (Sánchez *et al.*, 2000). Posibles rutas de dispersión pueden explicar esta aseveración (Kato *et al.*, 2009).

Elotes cónicos se asemeja a Serrano de Jalisco en perfiles morfológicos e isoenzimáticos. Sánchez *et al.* (2000), en primera instancia, realizaron y

compararon estudios de taxonomía numérica con variables morfológicas fácilmente afectadas por el ambiente, esto confirma que Elotes Cónicos y Serrano de Jalisco guardan cierta similitud, no solamente en su morfología, sino también en la forma de responder a las facilidades o adversidades del ambiente.

La raza Conejo aparentemente no tiene similitud con el cuadrante II, sin embargo en estudios isoenzimáticos se vincula al complejo de Chihuahua, Elotes Cónicos, Comiteco y Elotero de Sinaloa. La explicación a esto es que las isoenzimas son marcadores genéticos que están estrechamente influenciados por las condiciones del ambiente, motivo por el cual Conejo, en un análisis de marcadores morfológicos tiene semejanza con algunas razas como Tehua, Comiteco, Coscomatepec y Dzit-Bacal, con ésta ultima raza más emparentado en características de mazorca, esto en función con recopilación de datos por parte de CONABIO de 2007 a 2010 (Sánchez, 2011).

Sánchez (2011) recapitula información sobre variables morfológicas de maíz y teocintle; recolecciones que datan información agronómica, fisiológica y morfológica por parte de la CONABIO; evaluación preliminar de colecciones del CIMMYT; Proyecto Latinoamericano de maíz (LAMP); variables climáticas relacionadas al desarrollo de las razas de maíz (Ruíz *et al.*, 2008); nudos cromosómicos (McClintock *et al.*, 1981; Kato *et al.*, 2009) y diversidad genética mediante el uso de isoenzimas (Sánchez *et al.*, 2000).

Variables agronómicas, fisiológicas y morfológicas del LAMP, asocian a Coscomatepec, Jala, Tehua, Comiteco, Motozinteco (razas tardías); Elotes cónicos con Arrocillo Amarillo y Serrano de Jalisco (grupo Cónico); Conejo con Elotero de Sinaloa y Onaveño.

En componentes asociados con el rendimiento, Complejo sierra de Chihuahua se asocia a Jala, Comiteco, Elotero de Sinaloa y Apachito; nuevamente se ven las relaciones de Conejo con Dzit-Bacal y Elotes cónicos con Arrocillo Amarillo (grupo Cónico).

En la evaluación agronómica de colecciones del CIMMYT coinciden Comiteco, Dzit-Bacal, Tehua y Coscomatepec; Elotero de Sinaloa con Onaveño; agrupa todo

el complejo racial de sierra de chihuahua que incluye Azul, Gordo y Cristalino de Chihuahua.

Datos climáticos de la CONABIO (2007-2009) donde describen temperaturas máximas y mínimas de los meses de enero y junio, así como sus respectivas precipitaciones mensuales, por mencionar algunas y las relacionan con las razas, agrupan a Elotes cónicos y Serrano de Jalisco; Arrocillo, Coscomatepec, Tehua, Chiquito, Comiteco y Motozinteco; Conejo y Elotero de Sinaloa. Además, análisis filogenéticos ponen muy emparentados a Conejo con Dzit-Bacal a pesar de que son de ciclo precoz y tardío.

Cuadrante III:

En la parte más alejada del centro se localiza una serie de razas de ciclo corto consideradas como Indígenas Antiguas de grano reventador por Wellhausen *et al.* (1951), se trata de Palomero Toluqueño, Chapalote y en menor grado Reventador.

Agrupar a Palomero Toluqueño, Reventador y Chapalote reportadas por Wellhausen *et al.* (1951) como razas Indígenas Antiguas. Sus características de grano reventador y palomero les adjudican su origen en tierras mexicanas. Estas razas han sufrido una grave erosión genética que las pone en riesgo de desaparecer, como por ejemplo el Palomero de Jalisco, que se ha reportado como desaparecida.

Palomero Toluqueño es una raza en aras de desaparecer. Ha dado origen a los demás maíces palomeros distribuidos en el país, el de Chihuahua, el de Puebla y el de Jalisco (Romero, González, & Reyes, 2006). Las rutas de dispersión propuestas por Kato *et al.* (2009) sugieren el movimiento de germoplasma de Palomero Toluqueño hacia el occidente y la parte norte del país. Las tácticas de conservación sugieren utilizarlo en la resiembra y obtener sus beneficios de forma indirecta mezclándolo con otras razas, por ejemplo Cacahuacintle y Elotes Cónicos, por mencionar algunos (Gámez *et al.*., 2016).

La raza Tepecintle está involucrada en la formación de Tuxpeño, ésta última probablemente derivó a Ratón, razón por la cual se ubican en el mismo cuadrante. Por otra parte, Ratón es una raza tropical precoz y tiene afinidad con los Dentados Tropicales (donde se ubica a Tuxpeño y Tepecintle), además posee un alto rango de adaptabilidad muy amplio y puede ser implementado para mejorar materiales de partes altas.

Reventador también tiene influencia lejana en la formación de Bolita, ya que directamente influyó en la formación de Tabloncillo. Nal-Tel de altura era considerada la misma raza que Chiquito, en este estudio están claramente diferenciadas. Sin embargo, se requieren más estudios para tener certeza y de igual forma ocurre con la raza Purépecha. Olotón ha tenido influencia en la formación de razas de las zonas serranas del occidente y noroeste de Oaxaca, como lo son Bofo y Bolita.

Pepitilla y Ancho se combinan y forman un continuo de diversidad, Pepitilla también tiene influencia de su germoplasma con Cónico Norteño, posiblemente Pepitilla tuvo origen de Palomero Toluqueño.

Cuadrante IV:

Grupo Ocho Hileras. Bofo, Bolita, Tablilla de Ocho y Ancho. Estas razas de maíz se distribuyen en altitudes bajas e intermedias desde los Valles de Oaxaca y el occidente de México. Zamorano Amarillo y Jala también pertenecen a este grupo pero son de ciclo tardío.

En este cuadrante se encuentran las razas Palomero Toluqueño y Chapalote, descritas como Indígenas Antiguas por Wellhausen *et al.* (1951). La gran mayoría de ellas pertenecen también al grupo de las Mestizas Prehistóricas, las cuales han sido producto de la hibridación entre ellas mismas y con la innervación de las Indígenas Antiguas y las Exóticas Precolombinas.

Cacahuacintle ha intervenido en la formación de las razas Chalqueño, Cónico y Cónico Norteño. Las altitudes altas y la zona geográfica (Mesa Central) en las que se desarrollan estas razas pueden ser un indicativo de la participación de

Cacahuacintle. Algunas otras relaciones de parentesco ya han sido anteriormente descritas en el análisis de conglomerados. Al parecer las características que otorgan el mayor porcentaje de la variación para discernir las relaciones entre las razas de maíz se enfocan en aspectos geográficos y altitudinales.

4.3. Análisis de diversidad genética dentro y entre poblaciones de 25 razas de maíz con marcadores SSR

Para ésta parte del trabajo se emplearon 10 pares de iniciadores SSR, cuyas características se describen en el Cuadro 5.

En la Figura 5 se presenta un ejemplo de los patrones de bandas obtenidos utilizando el marcador SSR UMC-1113 para 10 individuos de cada una de las 25 razas de maíz.

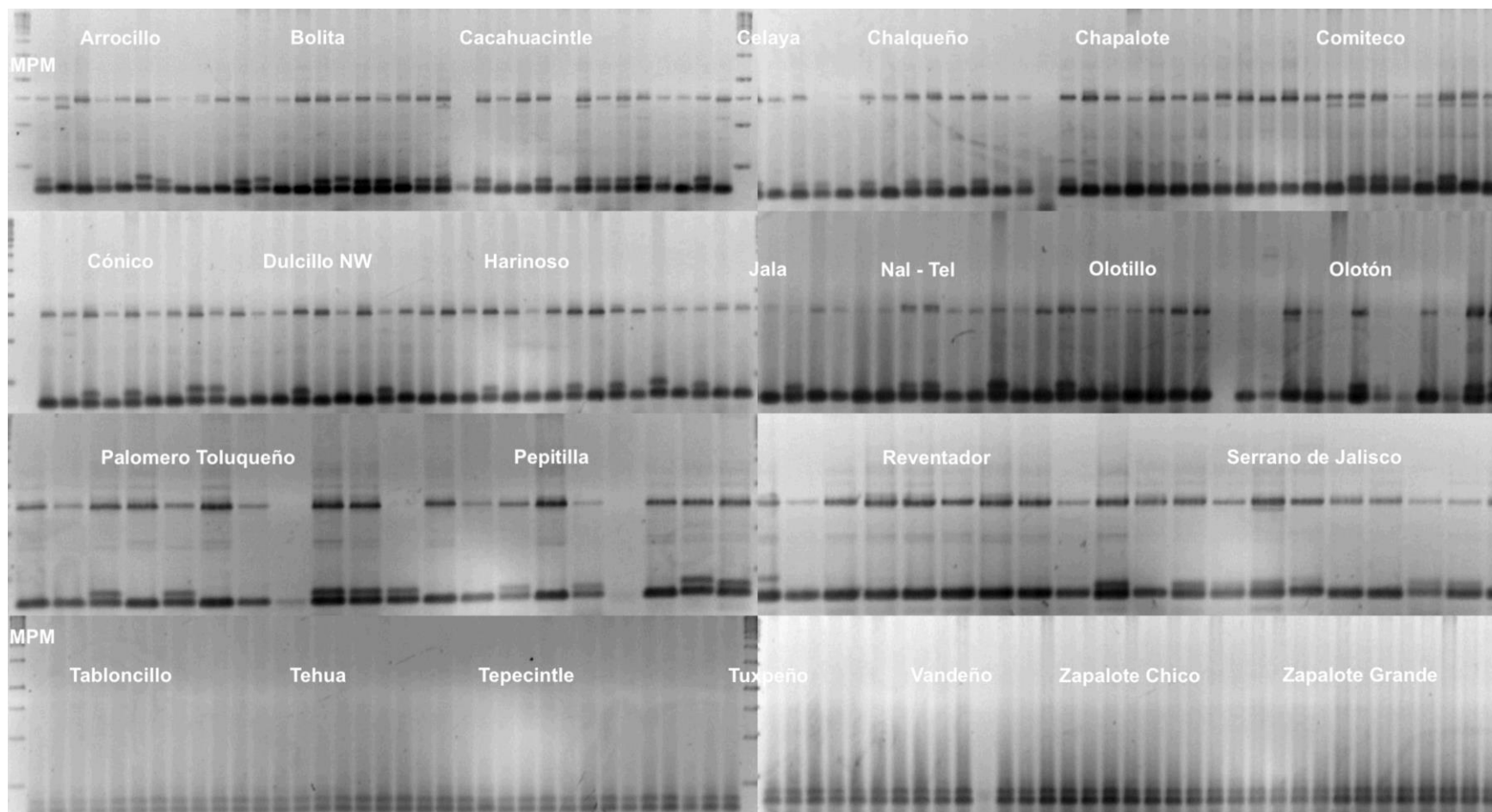


Figura 5. Patrón de bandas empleando el iniciador SSR UMC-1113 para 10 individuos de cada una de las 25 razas de maíz.

Para las 25 muestras de razas de maíz el promedio encontrado de alelos por locus fue de 2.62; el número efectivo de alelos de 1.93, el índice de Shannon de 0.73 y una diversidad genética promedio de 0.47. Los diez pares de iniciadores SSR mostraron un 100 % de polimorfismo entre las poblaciones y algunos de ellos indicaron la existencia de sistemas multiloci; sin embargo, dentro de las poblaciones se obtuvieron índices de polimorfismo en un rango de 62.5 % y 93.75 % (Cuadro 8).

Al considerar una muestra representativa de 10 individuos por cada raza de maíz, los resultados difieren con respecto a los de González *et al.* (2013) y Reif *et al.* (2006) quienes detectaron un promedio de alelos por locus de 9 y 7.84, respectivamente; resultados obtenidos en 196 accesiones de maíz y con 25 SSR; además en estos estudios se utilizó un secuenciador automático para determinar el número de alelos por población, razón por la cual se obtiene un gran número de alelos para un mismo locus. En el caso de SSR los fragmentos amplificados varían entre 100 y 200 pares de bases, en geles de agarosa puede resultar complicado ver las diferencias de bandeo.

Las razas que mostraron los más altos niveles de diversidad genética fueron Tabloncillo (0.53), Serrano de Jalisco (0.52), Tuxpeño (0.51), Zapalote Grande (0.51) y Vandeño (0.50). Algunas de éstas razas mostraron alelos múltiples para ciertos loci. Las últimas tres razas de maíz son muy apreciadas por sus características agronómicas y han servido como fuente de germoplasma para el mejoramiento de maíces en el sur de México. Tabloncillo y Serrano de Jalisco se distribuyen en el Occidente de México y todavía no han sido aprovechados adecuadamente; tienen muy buena aptitud combinatoria con materiales de altitudes intermedias y del trópico.

Otro grupo de razas de maíz que mostraron niveles de diversidad genética relativamente altos fueron Tehua (0.48), Bolita (0.48), Olotillo (0.48), Zapalote Chico (0.47), Tepecintle (0.47) y Pepitilla (0.46). La mayoría de estas razas crecen en las regiones bajas y tropicales del país. Zapalote Chico, a pesar de tener una mazorca pequeña, tiene características agronómicas y fisiológicas que la hacen muy atractiva en los programas de mejoramiento genético.

Los niveles de diversidad genética intermedios fueron mostrados por Olotón (0.45), Harinoso de Ocho (0.43), Palomero Toluqueño (0.42), Cónico (0.42), Jala (0.41), Nal-Tel (0.41) y Arrocillo Amarillo (0.41). La raza Cónico a pesar de ser un material importante en el mejoramiento de maíces de Valles Altos ha mostrado cierta erosión genética en sus poblaciones originales. Palomero Toluqueño, Arrocillo Amarillo y Harinoso de Ocho son maíces con usos especiales y que poco a poco se ha disminuido su frecuencia. Por otra parte, Jala y Nal-Tel tiene una distribución restringida lo que hace que su diversidad genética también sea relativamente baja.

Los niveles más bajos de diversidad genética fueron representados por las razas Reventador (0.39), Chapalote (0.38), Cacahuacintle (0.37), Celaya (0.37), Dulcillo del Noroeste (0.36), Comiteco (0.32) y Chalqueño (0.29). Estas razas son destinadas para usos especiales, razón por la cual su diversidad genética es baja. La raza Celaya es uno de los mejores materiales con características agronómicas, sin embargo se tiene reportado que poco a poco ha empezado a disminuir su frecuencia por la introducción de materiales mejorados. La colección de Chalqueño (MEXI-718) es una muestra de grano color amarillo, la cual se tiene reportada en bajas frecuencias, motivo por el cual se explica la baja diversidad de la raza Chalqueño, que por su parte es una de las más productivas de México.

Generalmente las razas de maíz que crecen en regiones tropicales y de ciclo corto son las que muestran altos niveles de diversidad genética, sus características agronómicas son ideales para dirigir programas de mejoramiento genético. Por otra parte, aquellas razas de maíz con distribución restringida y con usos especiales son las que muestran bajos niveles de diversidad genética.

Cuadro 8. Resumen general de parámetros de diversidad genética de las 25 razas de maíz obtenidos empleando marcadores moleculares SSR.

Raza	na	ne	IS	HoO	HeO	HoE	HeE	LP	% LP
Arrocillo Amarillo	2.40	1.71	0.6205	0.6740	0.3260	0.5894	0.4106	15	93.75
Bolita	2.31	1.93	0.7035	0.5215	0.4785	0.5121	0.4879	15	93.75
Cacahuacintle	2.06	1.69	0.5480	0.5543	0.4457	0.6259	0.3741	13	81.25
Celaya	2.18	1.66	0.5502	0.6532	0.3468	0.6267	0.3733	14	87.50
Chalqueño	1.87	1.53	0.4337	0.6861	0.3139	0.7016	0.2984	11	68.75
Chapalote	2.13	1.68	0.5650	0.5796	0.4204	0.6108	0.3892	13	81.25
Comiteco	1.85	1.54	0.4601	0.5772	0.4228	0.6746	0.3254	11	68.75
Cónico	2.28	1.76	0.6254	0.4917	0.5083	0.5781	0.4219	14	87.50
Dulcillo NW	2.09	1.64	0.5289	0.5242	0.4758	0.6381	0.3619	11	68.75
Harinoso de Ocho	2.00	1.77	0.5936	0.3263	0.6737	0.5666	0.4344	10	62.50
Jala	2.08	1.77	0.5884	0.3806	0.6194	0.5801	0.4199	11	68.75
Nal – Tel	2.09	1.74	0.5853	0.3052	0.6948	0.5817	0.4183	11	68.75
Olotillo	2.18	1.98	0.6869	0.2000	0.8000	0.5121	0.4879	10	62.50
Olotón	2.18	1.85	0.6472	0.2636	0.7364	0.5416	0.4584	10	62.50
Palomero Toluqueño	2.08	1.75	0.5903	0.3625	0.6375	0.5761	0.4239	11	68.75
Pepitilla	2.16	1.88	0.6463	0.2870	0.7130	0.5386	0.4614	11	68.75
Reventador	1.91	1.71	0.5346	0.3556	0.6444	0.6052	0.3948	10	62.50
Serrano de Jalisco	2.08	2.02	0.7075	0.2329	0.7671	0.4743	0.5257	12	75.00
Tabloncillo	2.09	2.03	0.7193	0.0404	0.9596	0.4651	0.5349	11	68.75
Tehua	2.00	1.92	0.6514	0.0795	0.9205	0.5102	0.4898	11	68.75
Tepecintle	1.90	1.90	0.6301	0.0909	0.9091	0.5215	0.4785	10	62.50
Tuxpeño	2.00	1.97	0.6857	0.0545	0.9454	0.4807	0.5193	11	68.75
Vandéño	2.00	1.94	0.6886	0.0636	0.9364	0.4968	0.5032	11	68.75
Zapalote Chico	1.90	1.90	0.6301	0.0909	0.9091	0.5212	0.4788	10	62.50
Zapalote Grande	2.00	1.96	0.6813	0.0455	0.9545	0.4856	0.5144	11	68.75
Promedio	2.62	1.93	0.7273	0.3950	0.6050	0.5264	0.4736	16	100.00

na: número de alelos observados, ne: número efectivo de alelos, IS: índice de Shannon, HoO: homocigocidad observada, HeO: heterocigocidad observada, HoE: homocigocidad esperada, HeE: heterocigocidad esperada, LP: *loci* polimórficos, % LP: porcentaje de *loci* polimórficos.

4.3.1. Análisis de conglomerados para 25 razas de maíz empleando marcadores moleculares SSR

En la Figura 6 se presentan las relaciones genéticas existentes entre las 25 razas de maíz analizadas empleando marcadores SSR y el coeficiente de Dice.

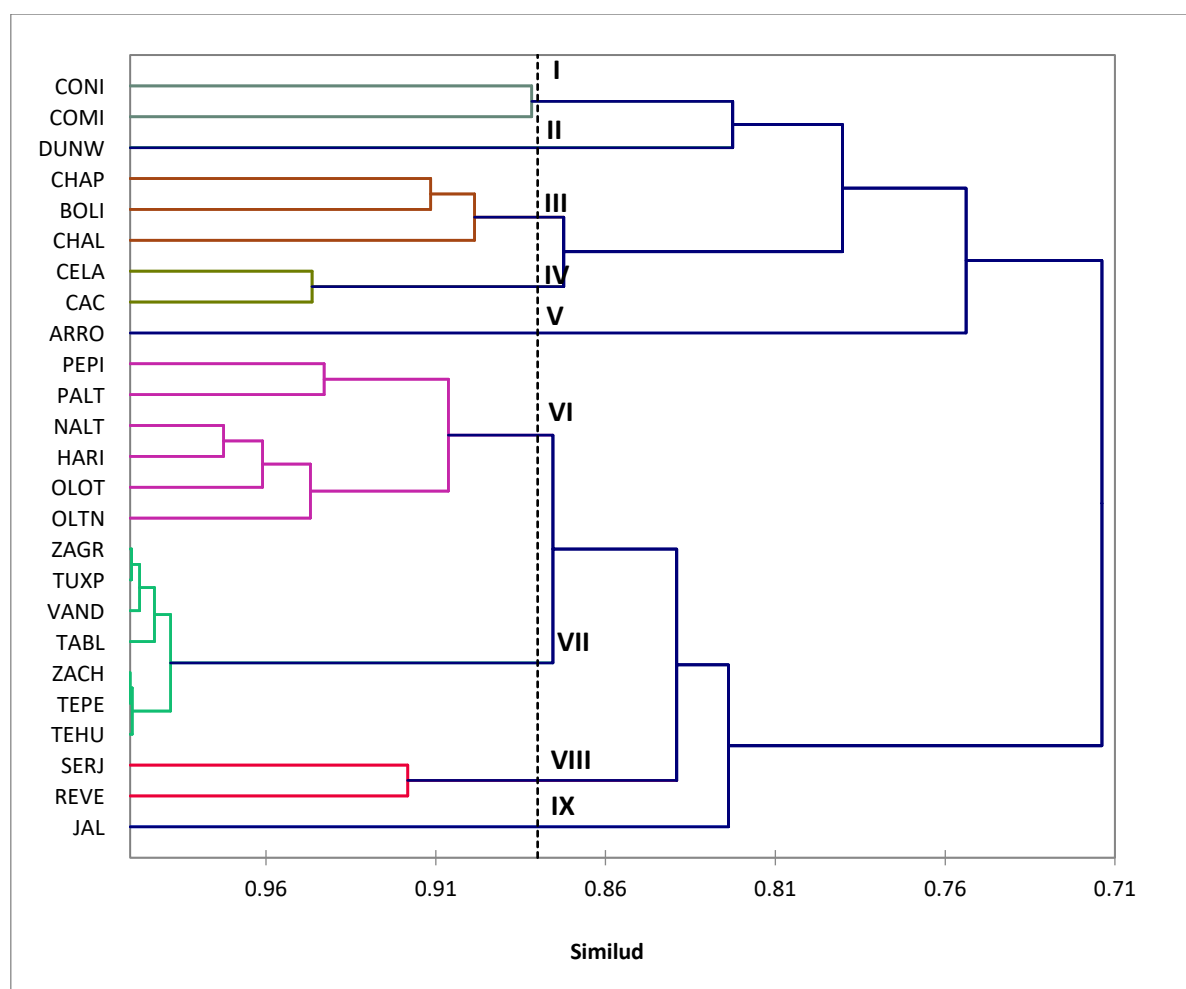


Figura 6. Dendrograma de 25 razas de maíz construido utilizando marcadores moleculares SSR con el coeficiente de similitud de Dice y el método de agrupamiento UPGMA. Las abreviaturas correspondientes a las razas de maíz se encuentran en el Cuadro 4.

En el dendrograma correspondiente a la Figura 6 se observa la formación de nueve grupos, mismos que se describen a continuación:

Las razas Cónico y Comiteco, pertenecientes al grupo I son descritas y clasificadas por Wellhausen *et al.* (1951) como Mestizas Prehistóricas. La versatilidad de Cónico ha sido fundamental para desarrollar nuevas variedades en Valles Altos de México. Por otra parte Comiteco se desarrolla a altitudes bajas e intermedias pero se ha descrito que tiene buen potencial para la industria elotera.

Dulcillo del Noroeste, del grupo II, parece no tener vínculo con alguno de los grupos formados en el dendrograma y es una raza que se tiene reportada en frecuencias bajas (Ortega *et al.*, 2008). Fue estudiada por Wellhausen *et al.* (1951) y clasificada como Exótica Precolombina. Probablemente se ha derivado de Dulce de Jalisco, considerada como una raza de maíz exótica con orígenes en tierras Sudamericanas (Ortega com. pers., 2017).

Bolita, Chalqueño y Celaya, de los grupos III y IV, son clasificadas dentro del grupo de Modernas Incipientes (Wellhausen *et al.*, 1951). Chalqueño también tiene afinidad dentro de este grupo con la raza Cacahuacintle, que ha tenido intervención en su formación, a pesar de conocerse que Chalqueño es el producto de la hibridación de Cónico y Tuxpeño.

Arrocillo, Nal-Tel, Harinoso de Ocho y Palomero Toluqueño (grupos V y VI) son catalogadas en el grupo de razas antiguas de México (Wellhausen *et al.*, 1951). Éstas razas han sido las propulsoras en la formación de las razas del Occidente y la Mesa Central del país. Dentro del grupo de Maduración tardía, descrito por Sánchez *et al.* (2000) se aglomeraron las razas Olotón y Olotillo.

El grupo de los Cilíndricos y Dentados Tropicales es el que guarda más afinidad genética entre sí (grupo VII). Incluyó a Tabloncillo, Tepecintle, Tuxpeño, Tehua, Vandeño, Zapalote Grande y Zapalote Chico. Mencionar que aquí se encuentran razas con gran potencial agronómico, por ejemplo Tuxpeño y Vandeño. Sin embargo, algunas de ellas todavía no han sido explotadas y su frecuencia de ocurrencia están en decremento por lo que es necesario proponer estrategias para su conservación.

El grupo VIII incluyó a Serrano de Jalisco y Reventador, a pesar de las diferencias en los rangos de altitud de éstas dos razas, ambas se encuentran en la misma región geográfica. Jala se encuentra en el grupo IX y se aleja de los maíces tropicales por presentar un ciclo de vida tardío.

4.3.2. Análisis de coordenadas principales para 25 razas de maíz empleando marcadores moleculares SSR.

En la Figura 7 el análisis de coordenadas principales muestra un 60.29 % de variación para las dos primeras coordenadas. La primera coordenada mostró una variación de 42.11 % y la segunda 18.18 %. Los cuadrantes II y IV pueden fusionarse para crear una sola agrupación.

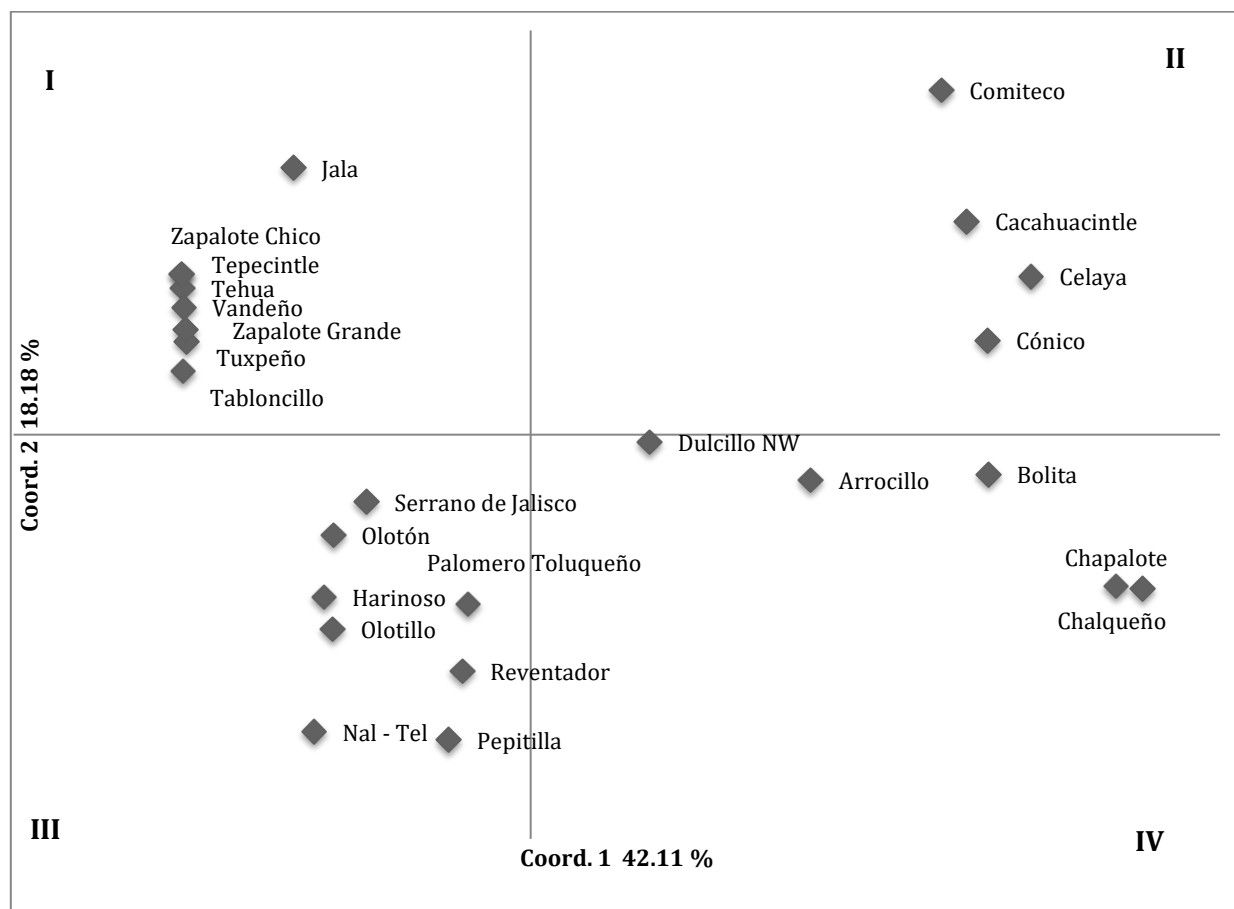


Figura 7. Análisis de coordenadas principales para 25 razas de maíz empleado marcadores moleculares SSR.

Conforme a la coordenada uno, los maíces precoces tienden a colocarse en la parte inferior y los más tardíos en el extremo superior; con respecto a la coordenada dos, los maíces tropicales tienden a estar en la parte izquierda inferior y los tropicales de las partes altas en la parte izquierda superior.

En el ACoP de la Figura 7 se observan tres grupos principales, los cuales son descritos a continuación:

Cuadrante I:

En este cuadrante se agrupan principalmente los maíces Cilíndricos y Dentados Tropicales. Jala, Tepecintle, Tuxpeño, Tehua, Vandeño, Tabloncillo, Zapalote Chico y Zapalote Grande.

Tuxpeño, Zapalote Grande, Tabloncillo y Vandeño presentan los niveles más altos de diversidad genética (0.52, 0.54, 0.51, 0.50, respectivamente), en dichos casos se encontraron hasta tres alelos por locus. Su amplia distribución geográfica está relacionada parcialmente con su alta diversidad genética. Sin embargo, en el caso particular de Tuxpeño, Pineda-Hidalgo *et al.* (2013) reportan que maíces de la raza Tuxpeño en el estado de Sinaloa contienen los niveles más bajos de diversidad genética considerando que son materiales mejorados y homogéneos.

Tuxpeño y Zapalote Grande, además de sus usos múltiples también pueden ser usados con resultados prometedores para forraje en Tabasco (Sánchez-Hernández *et al.*, 2015).

Originalmente el cultivo del maíz fue domesticado en tierras tropicales. Un posible mecanismo por el cual ha ocurrido transición de maíz tropical a maíz templado radica en la inserción de elementos transponibles que pueden influir en la regulación genética (Lai *et al.*, 2017), considerando también que un 85 % del genoma del maíz está constituido por transposones y retrotransposones (Fedoroff, 2012), motivo por el cual el rango de altitud para el cultivo de maíz es muy amplio.

Tehua, Zapalote Chico y Tepecintle muestran niveles de diversidad intermedios pero relativamente altos comparados con el resto de las razas de maíz estudiadas (0.49, 0.48 y 0.48, respectivamente). En el trabajo de González *et al.* (2013) los niveles de diversidad genética son un poco más elevados para algunas de estas razas (0.46, 0.53 y 0.51, respectivamente). Sin embargo hay que tomar en cuenta que el número de muestras estudiadas para estas razas era de hasta de 18 en el

caso de Tepecintle y cinco de Tehua; y de ésta última todas las colecciones provenían de Chiapas.

Jala y Tabloncillo pertenecen al grupo Ocho Hileras, propuesto por Sánchez *et al.* (2000). Se presume que la formación de Jala ha estado influenciada por la presencia de Tabloncillo y Comiteco, por compartir características morfológicas intermedias (Wellhausen *et al.*, 1951). Tabloncillo por su distribución geográfica está muy confinada a Jala; la influencia de Comiteco en la formación de Jala se atribuye a las rutas de dispersión desde el Complejo Altos de Guatemala hacia la Macrorregión Occidente de México (Kato *et al.*, 2009).

Todas estas razas son descritas como Mestizas Prehistóricas, ya que han sido producto de la hibridación entre las Indígenas Antiguas, las Exóticas Precolombinas y la hibridación entre ellas mismas (Wellhausen *et al.*, 1951). Así, Tepecintle ha estado involucrado en la formación de Tuxpeño, Tehua, Vandeño y posiblemente de Zapalote Chico, que a su vez se le relaciona con la formación de Zapalote Grande.

El índice de diversidad genética de Jala (0.42) es el más bajo dentro de esta agrupación. Comparado con otros trabajos, los autores reportan valores de 0.21, 0.52 y 0.48 (Sánchez *et al.*, 2000; Reif *et al.*, 2006; González *et al.*, 2013).

El tipo y la procedencia de las colecciones de Jala es un indicador de la variabilidad de los resultados obtenidos. Por ejemplo Reif *et al.* (2006), utilizaron muestras provenientes de un mayor rango de adaptabilidad, lo que puede ocasionar una mayor diferenciación genética; por otra parte, Jala fue la raza con menos individuos evaluados por colección (13), esto también puede provocar un sesgo y arrojar una distorsión en los resultados. Quedando demostrado que la adaptación de esta raza es solamente en el Valle de Jala, Nayarit.

Las razas de maíz tropicales de usos diversos presentan los niveles más altos de diversidad genética. Entre más usos tengan los materiales, éstos tendrán una diversidad genética más elevada.

Cuadrantes II y IV:

Conformó el grupo de maíces Cónicos: Comiteco, Cacahuacintle, Celaya, Cónico, Arrocillo, Bolita, Chapalote, Dulcillo del Noroeste y Chalqueño.

Para las razas integrantes de este grupo los niveles de diversidad genética son relativamente bajos como es el caso de Cacahuacintle, Celaya y Comiteco (0.37, 0.37, 0.32, respectivamente), a excepción de Cónico que mostró niveles un poco más altos (0.42) pero un poco más bajo que el obtenido por Reif *et al.* (2006) que fue de 0.49 y un promedio de 3.92 alelos por locus.

Cónico, Arrocillo Amarillo, Cacahuacintle y Chalqueño pertenecen al grupo de Cónico propuesto por Sánchez *et al.* (2000), ubicados en la Mesa Central del país. En particular las muestras de estas razas fueron colectadas en altitudes promedio de 2000 a 2500 msnm. La formación de la raza cónico está influenciada por la hibridación de Palomero Toluqueño y Cacahuacintle.

Chalqueño presenta el nivel más bajo de diversidad genética de las 25 razas estudiadas (0.29). La explicación más lógica a este resultado radica en que para este trabajo se usó la colección MEXI-718, de la cual únicamente fueron empleadas cuatro mazorcas para hacer el compuesto balanceado, lo cual explica la baja diversidad genética mostrada. Herrera-Cabrera *et al.* (2004) reportan amplia variabilidad de Chalqueño en características morfológicas en el Estado de México, pero también argumentan la baja frecuencia de Chalqueños de color amarillo, característica de la colección MEXI-718.

La colección de Celaya fue obtenida a una altitud de 1786 msnm, a pesar de ser uno de los mejores materiales para usarse en mejoramiento genético, su cultivo se ha visto desplazado por la introducción de materiales mejorados que disminuyen su diversidad genética. Mientras que Comiteco pertenece al grupo de maduración tardía en altitudes intermedias, sin embargo la colección de Comiteco se obtuvo a una altitud de 736 msnm.

Chapalote y Dulcillo del Noroeste presentan índices de diversidad muy bajos (0.39 y 0.36, respectivamente), no solamente dentro de este grupo sino con respecto al resto de las razas empleadas en este trabajo. Demostrándose así el deterioro

genético que han sufrido estas razas, el cual debe ser tomado en cuenta para implementar medidas para su conservación ya que también son razas reportadas en bajas frecuencias (Ortega *et al.*, 2008). Dulcillo del Noroeste se considera derivada de Dulce de Jalisco como una raza exótica de Sudamérica (Ortega com. pers., 2017).

La colección OAX-180, representativa de la raza Bolita tiene un índice de diversidad genética de 0.49, el más alto en este grupo. Al respecto, Reif *et al.* (2006) reportan un valor de heterocigocidad para Bolita de 0.52, muy cercano al nuestro si se toma en cuenta que evaluaron la misma colección pero utilizando 20 individuos y 25 iniciadores SSR. Especificando que en Oaxaca es donde Bolita muestra su mayor diversidad (Wellhausen *et al.*, 1951).

Cuadrante III:

En este cuadrante se aglomeran los maíces Serrano de Jalisco, Olotón, Harinoso de Ocho, Olotillo, Nal-Tel, Palomero Toluqueño, Reventador y Pepitilla.

Palomero Toluqueño y Nal-Tel presentaron índices de diversidad de 0.42 y 0.41, respectivamente. Reif *et al.* (2006) reportaron índices de diversidad muy similares, de 0.42 para Nal-Tel y 0.46 para Palomero Toluqueño. La colección usada por Reif *et al.* (2006) (MEXI-211) y la empleada en este trabajo (MEXI-5) difieren notablemente en aspectos fisiológicos como la aparición de la inflorescencia masculina y femenina, con un promedio de diferencia de hasta 30 días.

Entre las Exóticas Precolombinas se encuentran Olotón y Harinoso de Ocho con una diversidad genética de 0.4584 y 0.4344 . González *et al.* (2013) reportan un índice de diversidad para Harinoso de Ocho de 0.57 y un promedio de alelos por locus de 5.63; mientras que Reif *et al.* (2006) encontraron para Harinoso de Ocho una diversidad de 0.42 con 2.92 alelos por locus, mientras que para Olotón se reportó una diversidad de 0.53 y un promedio de alelos por locus de 3.2. Nuevamente los resultados pudieran verse un poco tergiversados por el tipo de colección y el número de iniciadores SSR utilizados.

Las razas Olotillo, Pepitilla y Reventador mostraron valores de diversidad genética de 0.49, 0.46 y 0.39, respectivamente. Reventador presenta los niveles más bajos de diversidad genética. Al respecto, González *et al.* (2013) reportan una diversidad de 0.57, pero se debe hacer énfasis en que estos autores emplearon colecciones provenientes de Guerrero, Nayarit, Sinaloa y Sonora, motivo que explica la mayor diversidad y diferenciación genética encontradas para esta raza.

Serrano de Jalisco, actualmente ya catalogada como raza de maíz, presentó los niveles de diversidad más elevados (0.52). Reif *et al.* (2006) y González *et al.* (2013) no tienen datos sobre esta raza de maíz. Sin embargo se reporta que Serrano de Jalisco tiene una amplia variabilidad genética reflejada en la forma de su mazorca, el número de hileras, el color y la textura del grano (Wellhausen *et al.*, 1951).

En este grupo existen relaciones filogenéticas y de parentesco. Harinoso de Ocho ha sido una raza propulsora para la formación de algunas razas de occidente, más específico del sur de Jalisco, donde originalmente se encuentra la raza Serrano de Jalisco a altitudes superiores a 2000 msnm, aunque también parece ser que Palomero Toluqueño ha tenido influencia en la formación de Serrano de Jalisco y Reventador, con éste último guarda similitud en la consistencia del grano y aspectos morfológicos, con la diferencia de que Reventador se encuentran a muy bajas altitudes. Por otra parte Palomero Toluqueño se creó ha derivado a la raza Pepitilla.

4.3.2.1. Análisis de coordenadas principales para 10 individuos de 25 razas de maíz empleando marcadores moleculares SSR.

En la Figura 8 se muestran los resultados de un Análisis de Coordenadas Principales para 10 individuos de cada una de las 25 razas estudiadas usando marcadores SSR. El análisis indicó un valor total de 38.15 % de variación para las dos primeras coordenadas. La primera coordenada tuvo un valor de 30.09 % y la segunda de 8.06 %. En total se evaluaron 250 individuos con la finalidad de observar la interacción entre los mismos y en algunos casos las hibridaciones que pudieran existir entre las 25 razas de maíz.

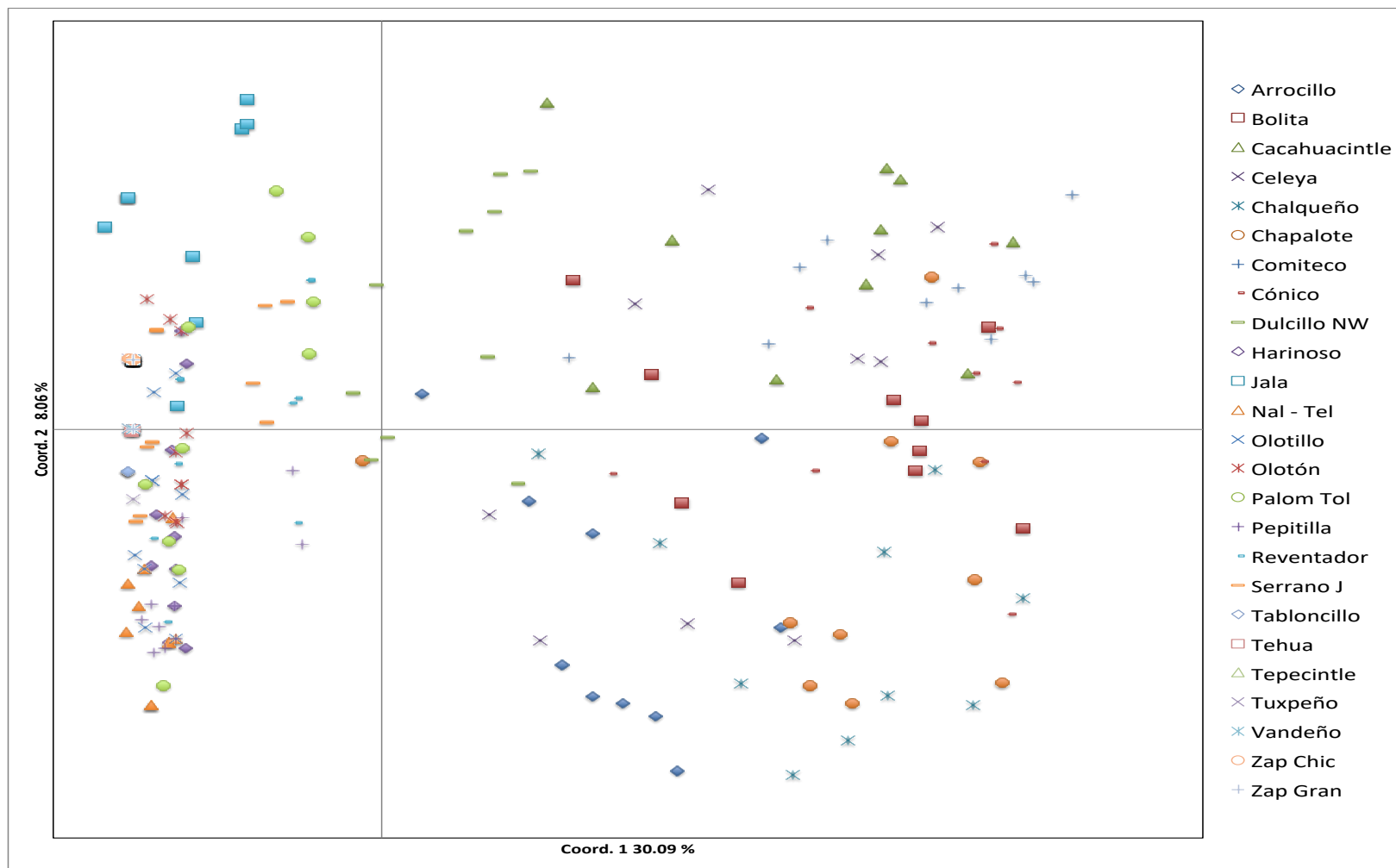


Figura 8. Análisis de coordenadas principales de los 250 individuos correspondientes a las 25 razas de maíz empleando marcadores SSR.

En la Figura 8 se muestra que los individuos de cada raza no muestran grupos compactos y pudiera existir un buen grado de flujo genético e hibridación entre las mismas. La raza Jala por ejemplo, sus individuos se encuentran compactos entre sí, cerca de ella se encuentran Olotón y Comiteco, de las cuales se creó han tenido influencia en la formación de Jala. Algunos individuos de Serrano de Jalisco, Reventador y Olotillo también se encuentran muy cerca de Jala, posiblemente su cercanía geográfica influya en este fenómeno.

Los maíces Dentados y Tropicales precoces aglomeran perfectamente y guardan concordancia con el análisis de coordenadas principales en donde se evalúan las poblaciones de las 25 razas de maíz (Figura 7).

Los individuos de la raza Bolita son los que mostraron mayor separación entre ellos. Tiene afinidad con individuos de la razas Cónico, Celaya, Cacahuacintle y Chapalote.

4.3.3. Análisis de varianza molecular (AMOVA) para 25 razas de maíz usando marcadores SSR

En el Cuadro 9 se presentan los resultados del análisis de varianza molecular (AMOVA), así como sus respectivos estadísticos F y R; mientras que en la Figura 9 se muestran los porcentajes de variación inter e intra-poblacional encontrados para 25 muestras razas de maíz.

4.3.3.1. Estadísticos F

El coeficiente de diferenciación genética en las poblaciones de las razas de maíz tuvo un valor de $F_{ST} = 0.24$ ($p < 0.001$) (Cuadro 9). En función a los parámetros de este estadístico, se asume que las razas de maíz están claramente diferenciadas genéticamente. Esto se debe en buena medida a que se reconocen grupos de razas de maíz que provienen de distintas regiones geográficas lo que favorece la diferenciación genética entre ellas. También, hay que considerar que dentro de una misma raza existe variabilidad genética. Estos estadísticos no asumen modelos de mutación y únicamente muestran dos niveles de variación, entre poblaciones y dentro de poblaciones.

El índice de fijación (F_{IS}), o comúnmente llamado coeficiente de endogamia, denota la probabilidad de que dos alelos en un locus de un individuo por descendencia se combinen en un cigoto. Se obtuvo un valor negativo de -0.285. Valores negativos en este coeficiente indican un exceso de heterocigotos. La naturaleza alogámica del maíz y su baja tasa de autopolinización son factores que disminuyen la presencia de individuos homocigotos.

La depresión endogámica es una de las principales preocupaciones en el manejo y conservación de las especies, en este caso de las razas de maíz. Se ha establecido que una creciente en la depresión endogámica está relacionada con aquellos ambiente estresantes (Hedrick & Kalinowski, 2000) o en el caso de los incrementos de semilla en las colecciones de maíz, éstas se establecen en lugares con características edafoclimáticas diferentes a las originales y ocasiona una disminución en la diversidad de las razas (Ortega com. pers., 2017).

Otro factor importante que influye en la baja diversidad de las razas de maíz radica en el uso mismo que se les da. Así, por ejemplo, a las razas Cacahuacintle, Chapalote, Comiteco, Dulcillo del Noroeste, Reventador y Palomero Toluqueño, se les ha dado usos especiales por parte de los asentamientos humanos para conservar las características deseadas mediante una rigurosa selección y así a su vez provocando deriva genética (Ortega com. pers., 2017).

4.3.3.2. Estadísticos R

Estos estadísticos son muy parecidos a los tipo F. En este caso, el procedimiento AMOVA es exclusivo para marcadores codominantes tipo microsatélite (SSR) y se asume el modelo de mutación paso por paso o “*stepwise*”. Permite conocer tres niveles de variación: entre poblaciones, dentro de poblaciones y dentro de individuos.

El índice R_{ST} tuvo un valor de 0.427 ($p < 0.001$) (Cuadro 9), denotando así alta diferenciación genética entre las poblaciones y una variación del 43 %. Este modelo es más congruente en comparación con los resultados de F_{ST} , ya que este arrojó un porcentaje de variación de 20 % entre las poblaciones (Figura 9A).

Nuevamente la procedencia de las colecciones (altitudes altas, bajas e intermedias ó trópicos) ratifica la diferenciación genética entre ellas.

El índice R_{IS} de 0.333 ($p < 0.001$) también indica un déficit de homocigotos en la población, la cual se ve reflejada en su mayor parte a la existencia de heterocigotos. El 38 % de la variación total se encontró dentro de individuos (Figura 9B), esto indica la riqueza de diversidad dentro de una misma raza, así como se tiene reportado que para una misma raza hay variaciones en la forma de la mazorca, el color del grano y características de la planta en general.

Cabe mencionar que las razas de maíz con adaptación restringida y al ser cultivadas en pequeñas extensiones de terreno, puede experimentar procesos de endogamia y deriva genética, tal y como lo indica el valor de R_{IT} (0.618, $p < 0.001$).

Si el valor de flujo génico considerado como el número de individuos migrantes por generación (N_m) es superior a 1 indica que se sobrepasan los efectos de la deriva génica y se impide la diferenciación local. El flujo génico puede determinar la persistencia y la adaptación de las razas de maíz locales, la evolución de los rangos de adaptabilidad y la distribución de las razas en la República Mexicana.

Los valores de flujo génico (N_m) para estadísticos F (0.80) y R (0.34) que se obtuvieron en este trabajo son relativamente bajos. Esto indica que las razas de maíz no co-evolucionan de manera conjunta y muchas de ellas comienzan a divergir hasta evolucionar de forma independiente, ya sea por barreras geográficas o por selección artificial. Por ejemplo las razas de maíz con baja diversidad genética (Jala, Palomero Toluqueño, Dulcillo del Noroeste, Chapalote y Cacahuacintle) han sufrido este fenómeno.

El flujo génico necesario para prevenir la evolución independiente de las razas de maíz estará en función de las otras fuerzas evolutivas como la mutación, la deriva génica y la selección natural.

Cuadro 9. Análisis de varianza molecular (AMOVA) para las 25 razas mexicanas de maíz.

Fuente de variación	GL	SC	CM	VC	PV	Estadísticos F
Entre poblaciones	24	496.246	20.667	0.928	20 %	$F_{ST} = 0.238^*$
Dentro de individuos	250	953.00	3.812	3.812	80 %	$F_{IS} = -0.285^*$ $F_{IT} = 0.021^*$
Total	294	1449.246		4.740	100 %	$N_m = 0.8$
Fuente de variación	GL	SC	CM	VC	% Var	Estadísticos R
Entre poblaciones	24	2743.912	114.33	5.247	43 %	$R_{ST} = 0.427^*$
Dentro de poblaciones	225	2112.00	9.387	2.343	38 %	$R_{IS} = 0.333^*$ $R_{IT} = 0.618^*$
Dentro de individuos	250	1175.00	4.7	4.7	19 %	$N_m = 0.336$
Total	499	6030.912		12.290		

GL: grados de libertad, SC: suma de cuadrados, CM: cuadrado medio, VC: varianza de los componentes, PV: porcentaje de variación, *: $p < 0.001$.

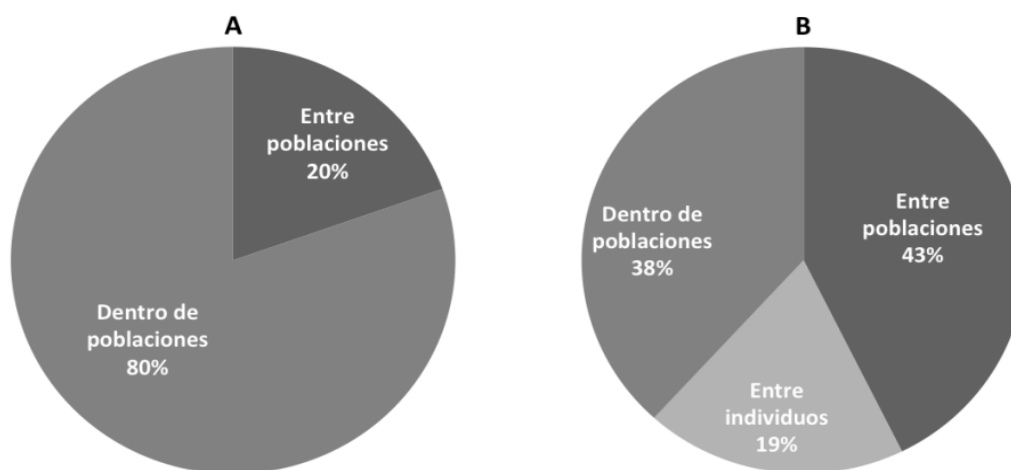


Figura 9. Gráficos de la variación obtenida de las 25 razas de maíz empleando marcadores SSR. (A) Estadísticos F, (b) Estadísticos R.

En el gráfico 9A se muestra que según el estadístico F la mayor variabilidad genética en las razas de maíz se encuentra dentro de las poblaciones (80 %) y

sólo el 20 % entre las poblaciones. Según el estadístico R (Figura 9B), en cambio indicó que la mayor variabilidad genética se encuentra entre las poblaciones (43 %), luego dentro de las poblaciones (38 %) y finalmente entre los individuos (19 %).

Debido a que únicamente se utilizó una muestra raza de maíz la diferenciación genética es alta y por ende el mayor porcentaje de variación se encuentra entre poblaciones (43 %); el 38 % de la variación dentro de poblaciones y el 19 % de la variación dentro de individuos, sugieren que existe una diversidad genética elevada debido a que el coeficiente de endogamia es muy bajo y favorece la aparición de individuos heterocigotos. Por otra parte la variación individual es relativamente baja debido a que en promedio se encontraron de dos a tres alelos por locus. El número de muestras, iniciadores y la utilización de secuenciadores para determinar con exactitud el número de alelos, pudieran inferir en los estadísticos arrojados por el análisis de varianza molecular.

4.4. Comparación entre dendrogramas obtenidos usando diferentes índices de similitud y disimilitud (Coeficiente Dice y distancia Euclídea) y sus respectivos métodos de aglomeración.

Los diferentes índices empleados para clasificar germoplasma vegetal pueden variar en función del tipo de coeficiente empleado, ya sea similitud o disimilitud. Por otra parte los dendrogramas también se pueden ver afectados por el método de aglomeración.

En la Figura 10 se determinaron las relaciones entre 54 razas de maíz usando marcadores ISSR y la distancia Euclídea, así como el método de agrupamiento Ward. Este dendrograma se comparó luego con otro que se construyó usando el coeficiente de similitud de Dice y su correspondiente método de agrupamiento con la finalidad de apreciar las semejanzas o diferencias que guardan las mismas 54 razas de maíz cuando se analizan con índices y métodos de agrupamiento diferentes.

4.4.1. Dendrograma construido usando marcadores ISSR, distancias euclidianas y el método de agrupamiento de Ward

La Figura 10 muestra las relaciones genéticas existentes entre 54 razas de maíz analizadas utilizando marcadores moleculares ISSR con la distancia Euclídea y el método de aglomeración de Ward.

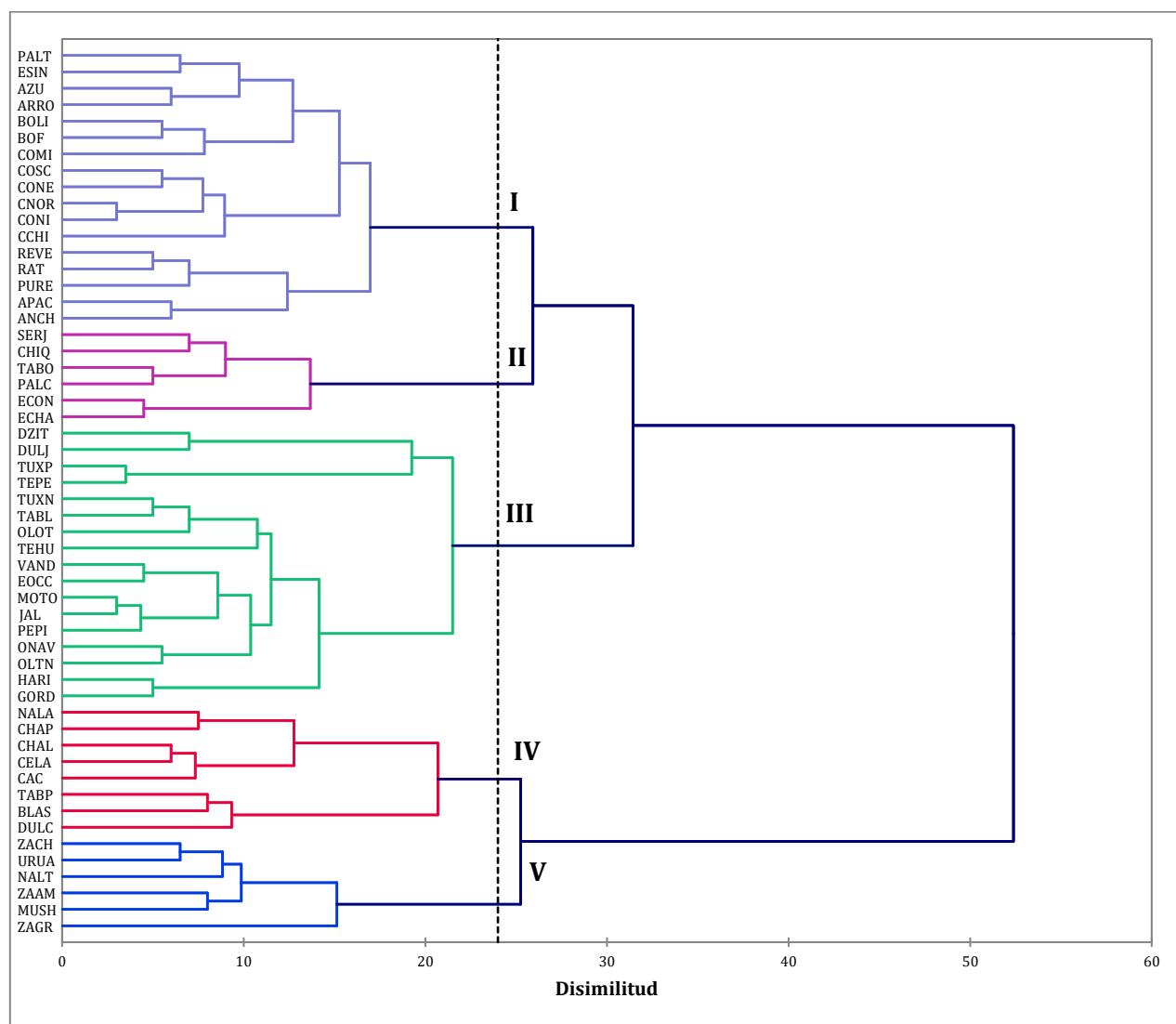


Figura 10. Dendrograma de las 54 razas de maíz empleando marcadores moleculares ISSR, distancia Euclídea y método de aglomeración de Ward. Las abreviaturas de las razas de maíz se encuentran en el Cuadro 3.

Originalmente la distancia Euclídea se utiliza con frecuencia en marcadores morfológicos. En este estudio se formaron cinco grupos bien diferenciados y guardan bastante afinidad con los trabajos de caracterización isoenzimáticos y

morfológicos de Sánchez *et al.* (2000). Los cinco grupos de la Figura 10 son descritos a continuación:

Grupos I y II:

Estos grupos incluyeron a maíces Cónicos Precoces de Valles Altos del centro y norte de país. A excepción de Coscomatepec que es una raza de ciclo tardío y Reventador que se encuentra en el occidente de México pero está asociado a Palomero Toluqueño y Elotero de Sinaloa.

Grupo III:

Se formó con maíces Dentados y Cilíndricos Tropicales de zonas cálidas. Aparentemente Harinoso de Ocho no parece tener afinidad a este grupo, sin embargo se conoce que esta raza ha tenido mucha influencia en la formación de las razas del occidente de México. La infiltración de germoplasma de Harinoso de Ocho pudo haberle otorgado la característica de la textura a la raza Gordo, la cual también a diferencia de este grupo se desarrolla a altitudes superiores a los 2000 msnm.

Grupo IV:

Este grupo en particular aglomera razas de maíz para usos especiales, tanto como para elote, palomitas, pozole, pinole, sopas, atole y en particular la raza Chalqueño muy apreciada por el totomoxtle para la elaboración de artesanías.

Grupo V:

Grupo de maduración intermedia de tierras bajas. Nal-Tel, Zapalote Chico y Zapalote Grande. Uruapeño, Zamorano Amarillo y Mushito también pertenecen al grupo Cónico del occidente de México.

4.4.3. Comparación entre dendrogramas contruidos usando el coeficiente de Dice y distancias Euclídeas para 25 razas de maíz y marcadores ISSR

Las Figuras 11 y 12 muestran las diferencias y similitudes de agrupamiento entre las razas cuando se utilizan diferentes coeficientes y métodos de aglomeración.

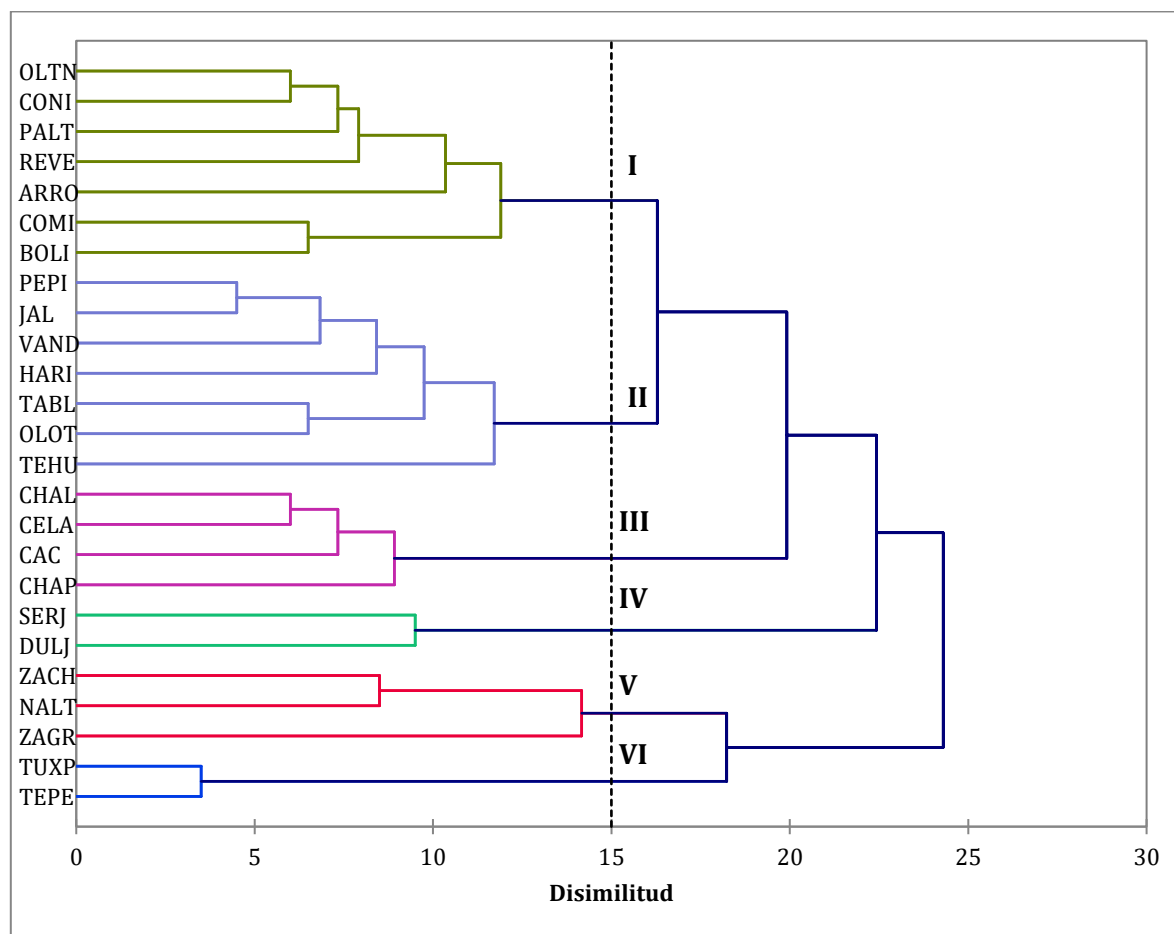


Figura 11. Dendrograma para 25 razas de maíz empleando marcadores moleculares ISSR, distancias Euclídeas y el método de agrupamiento de Ward. Las abreviaturas de las razas de maíz se encuentran en el Cuadro 3.

Empleando la distancia Euclídea se obtienen resultados muy similares a los empleados con el coeficiente Dice, sin embargo la distancia Euclídea es capaz de agrupar a las razas de maíz en grupos mejor definidos (Figura 11). Por otra parte el coeficiente Dice logra aislar aquellas razas que se encuentran distantes a las demás de forma individual como lo es el caso de Zapalote Chico y Zapalote Grande (Figura 12).

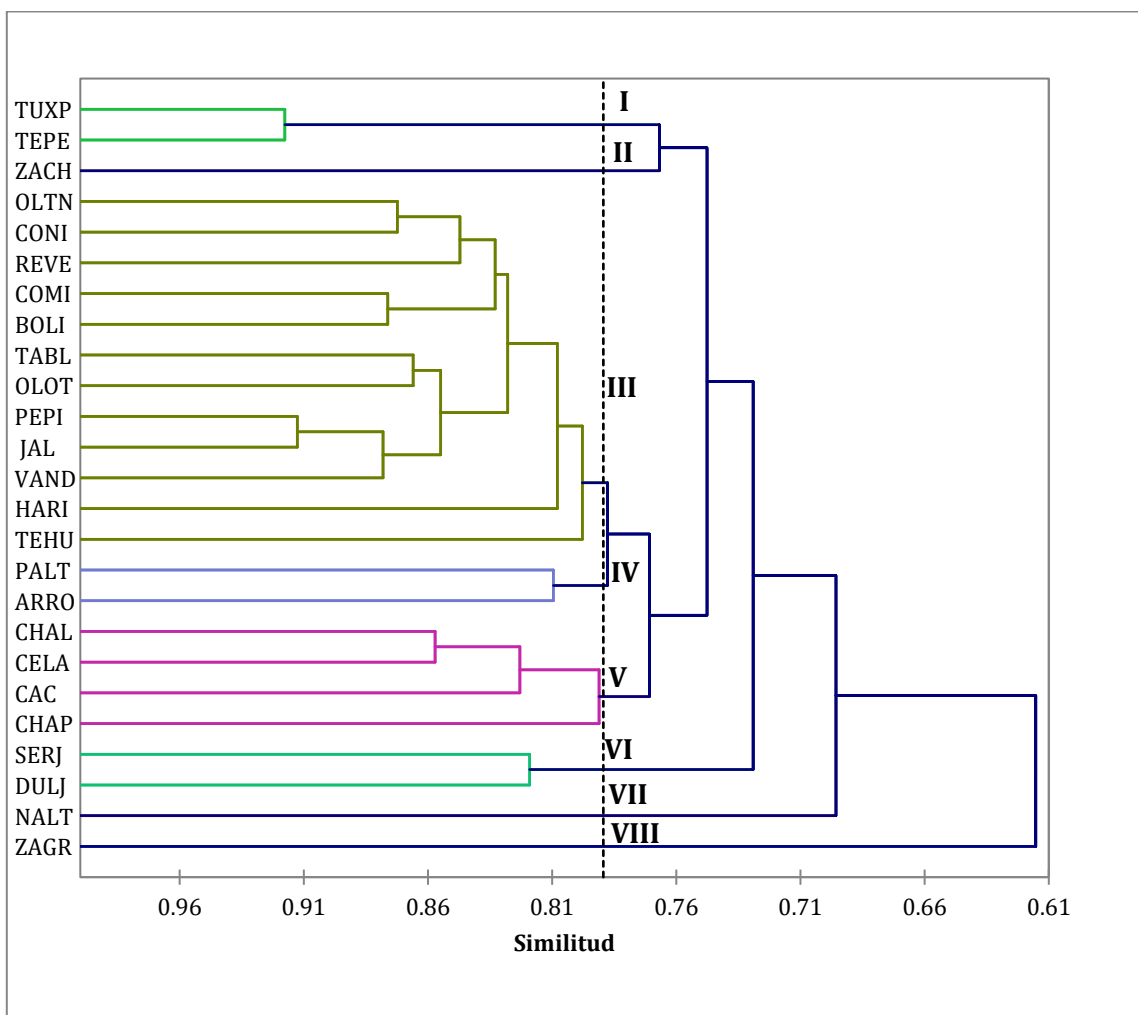


Figura 12. Dendrograma de 25 razas de maíz empleando marcadores moleculares ISSR, el coeficiente de similitud Dice y el método de agrupamiento UPGMA. Las abreviaturas de las razas de maíz se encuentran en el Cuadro 4.

4.4.4. Correlaciones de Mantel entre matrices obtenidas usando marcadores, coeficientes y métodos de agrupamiento diferentes

La prueba de Mantel (Figura 13) corroboró la existencia de una correlación negativa entre las matrices que se usaron para construir ambos dendrogramas (matriz de distancias Euclídeas y matriz de similitud de Dice) con un nivel de significancia del 5 %. En la misma Figura 13 se observa que a medida que la distancia aumentan la similitud disminuye.

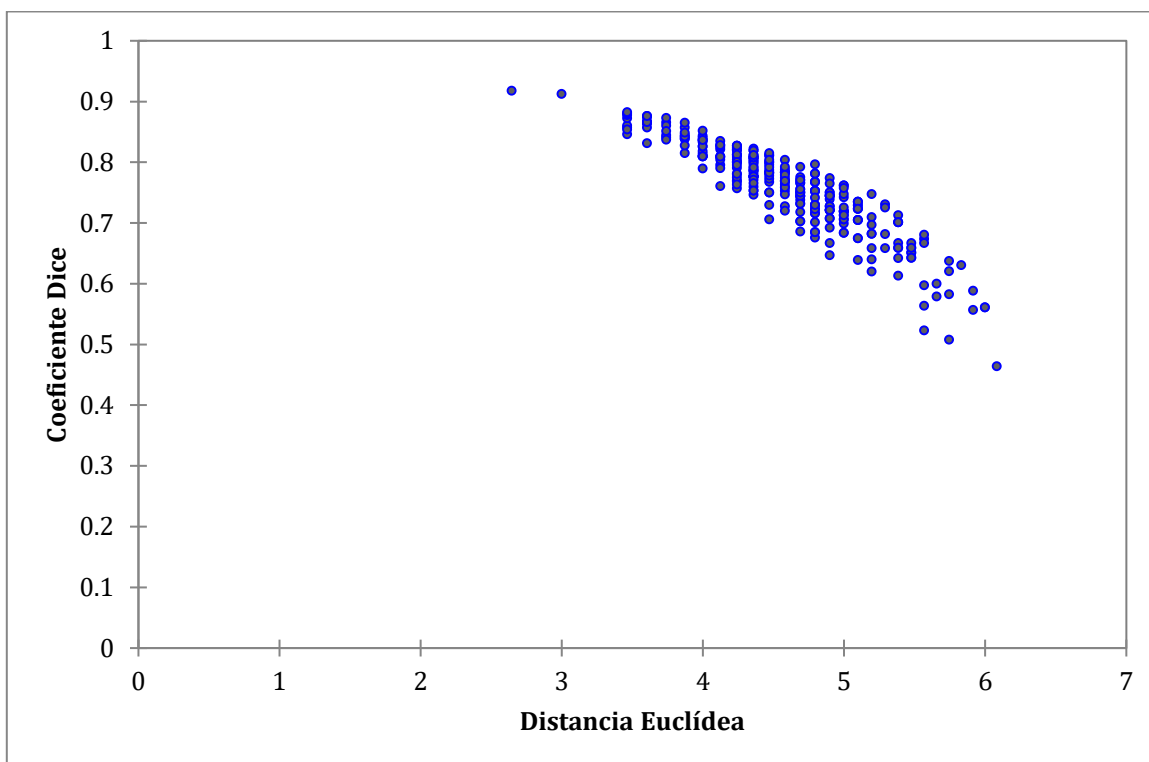


Figura 13. Prueba de Mantel para las matrices de coeficiente de similitud de Dice y distancias Euclídeas en 25 razas de maíz con marcadores SSR.

Las matrices obtenidas con marcadores SSR usando los coeficientes de Dice y distancias Euclídeas mostraron correlaciones negativas. Entre mayor es la distancia entre las razas, menor es la similitud y viceversa (Figura 13).

Al hacer el análisis de correlación de Mantel entre matrices obtenidas con el coeficiente de similitud de Dice para marcadores ISSR y SSR se encontró ausencia de correlación entre las mismas (Figura 14). Si bien se están empleando los mismos coeficientes, el tipo de marcador molecular denota las diferencias entre ellas, lo que significa que evalúan diferentes *loci* o regiones genómicas.

Los marcadores moleculares SSR resultan ser indicados para cuantificar la diversidad de las razas de maíz, muchos alelos compartidos pueden estar relacionados principalmente en aspectos geográficos. En cambio los marcadores ISSR han mostrado relaciones múltiples en cuanto a zonas geográficas, altitud, características morfológicas, aspectos fisiológicos y agronómicos, índices de

ocurrencia, distribución, aspectos filogenéticos y aquellos vinculados a la interacción genotipo-ambiente.

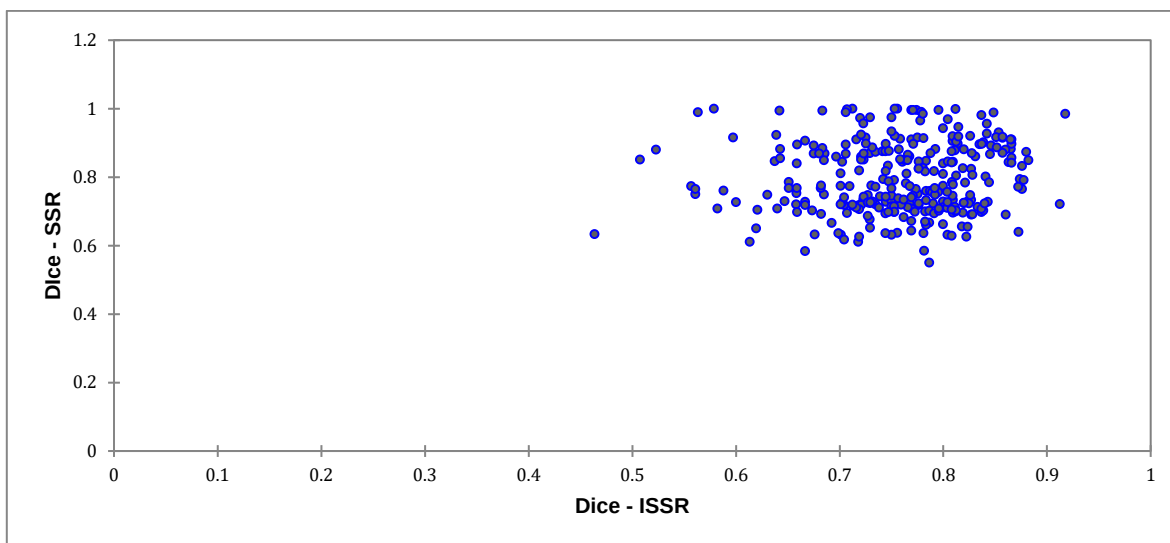


Figura 14. Prueba de Mantel para las matrices de coeficiente Dice empleando marcadores moleculares ISSR - SSR.

En ambos casos (marcadores SSR–ISSR) se analizaron las matrices de similitud con el coeficiente Dice. En este caso las matrices no están correlacionadas, si bien se están empleando los mismos coeficientes, el tipo de marcador molecular denota las diferencias entre ellas.

Los marcadores moleculares SSR resultan ser indicados para cuantificar la diversidad de las razas de maíz, muchos alelos compartidos pueden estar relacionados principalmente en aspectos geográficos. En cambio los marcadores ISSR han mostrado relaciones múltiples en cuanto a zonas geográficas, altitud, características morfológicas, aspectos fisiológicos y agronómicos, índices de ocurrencia, distribución, aspectos filogenéticos y aquellos vinculados a la interacción genotipo–ambiente.

El número de *loci* obtenidos, así como los diferentes *loci* analizados por marcadores moleculares ISSR y SSR, muestran los grados de distorsión en los dendrogramas obtenidos.

Por otra parte la Figura 15, mediante una prueba de Mantel, no correlaciona las matrices de distancia genética y distancia geográfica, ambas matrices vinculadas con las 54 razas de maíz empleando marcadores moleculares ISSR. De igual forma aplica para los marcadores SSR. Los múltiples centros de domesticación y de diversificación pueden apoyar de manera sustancial estos resultados.

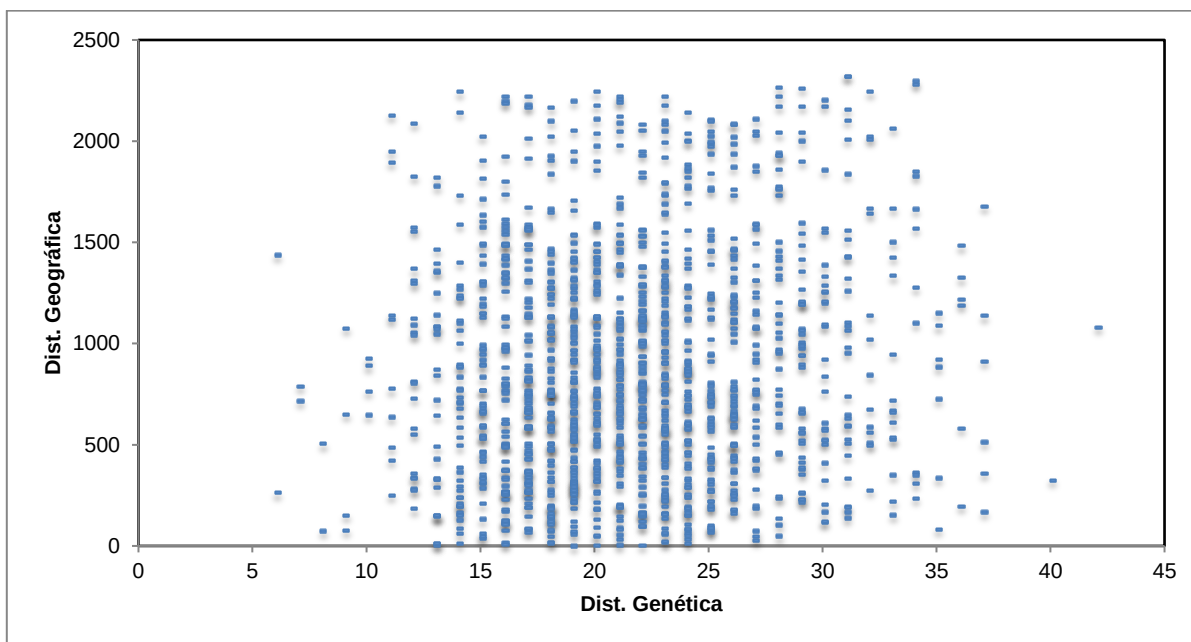


Figura 15. . Prueba de Mantel para matrices de distancia geográfica y distancia genética para las 54 razas de maíz empleando marcadores moleculares ISSR.

4.5. Discusión general

El análisis de conglomerados empleando marcadores moleculares ISSR arrojó resultados parcialmente similares a los de Wellhausen *et al.* (1951) y Sánchez *et al.* (2000). El trabajo realizado por los últimos autores, basado en modelos isoenzimáticos es uno de los más aceptados ya que relaciona aspectos morfológicos, geográficos y factores como la altitud.

Los datos del sistema multiloci (marcadores ISSR) se analizaron relacionándolos con una gran cantidad de aspectos, no solo con los que tienen que ver con la ubicación geográfica, sino también con cuestiones fisiológicas, modelos de distribución, ecológicos, filogenia y de interacción genotipo-ambiente, reportados por otros autores.

Todos los elementos enunciados anteriormente deben ser considerados en futuros programas de conservación y mejoramiento genético. Se focaliza que las características múltiples de similitud puedan otorgar elementos necesarios para hacer un uso racional de los recursos fitogenéticos de maíz.

En lo referente a cuestiones citogenéticas (nudos cromosómicos) según McClintock *et al.* (1981) se ha encontrado que las razas Antiguas Indígenas como Nal-Tel y Chapalote son las que tienen menor número de nudos cromosómicos, aspecto que está relacionado a la antigüedad de las razas de maíz.

Los modelos de distribución no han sido considerados como criterios de la clasificación de maíz. Sin embargo, en este estudio al relacionarlos con los resultados de marcadores ISSR se observó que las razas Jala y Motozinteco pertenecen exclusivamente a una región y posiblemente estas razas compartan algunos *loci* o genes relacionados con la baja adaptabilidad que no les permite desarrollarse en otros agroecosistemas.

Si bien es cierto que ya están establecidos algunos complejos raciales como por ejemplo el de la Sierra de Chihuahua (Azul, Gordo y Cristalino de Chihuahua), un número de pequeño de muestras de razas de maíz no puede ser suficiente para lograr aglomerar las razas en dichos complejos raciales. Por ejemplo en el trabajo de Sánchez *et al.* (2000), se emplearon de tres a cinco colecciones por cada raza

de maíz, esto puede ser un indicador clave de que entre estas colecciones el flujo génico haya sido muy elevado, aunado con una diferenciación génica mínima que no haya podido discriminar las colecciones de las razas de maíz.

Los parámetros de flujo génico fueron más notorios empleando marcadores moleculares SSR que con los ISSR. También, debido a que en el presente trabajo solamente se empleó una muestra por cada raza de maíz, posiblemente ello dio como resultado un valor de flujo génico bajo y una alta diferenciación genética entre las poblaciones.

El empleo de marcadores moleculares SSR debe cubrir de preferencia todo el genoma de la especie en cuestión. En el caso de maíz el cromosoma cuatro es el que ha presentado más cambios y mutaciones referentes a la variabilidad de las razas de maíz. En este estudio adicional de SSR no se incluyeron iniciadores que se anclan al cromosoma cuatro. Posiblemente patrones de bandeo en este cromosoma hubiesen arrojado valores de diversidad más elevados.

A pesar de emplear únicamente 10 individuos por cada muestra de raza de maíz para los análisis genéticos, fue posible detectar diferencias en las agrupaciones propuestas. Se deduce que un elevado número de muestras representativas de las razas de maíz, en conjunto con el aumento de evaluación de individuos puede ayudar a mejorar y contribuir a los estudios en aras de aprovechar los recursos fitogenéticos de maíz.

A pesar de que los agrupamientos obtenidos en este trabajo guardan concordancia con los estudios de Sánchez *et al.* (2000), algunos índices de diversidad genética parecen no tener concordancia con trabajos como el de González *et al.* (2013). El número de iniciadores empleados, así como el uso de secuenciadores automáticos arrojan un mayor número de alelos por locus y por ende los índices de diversidad genética son más elevados. Por otra parte, el lugar de procedencia de las colecciones y su respectiva forma de recolectar las mazorcas de maíz también juegan un papel importante en las diferencias entre los resultados de diferentes autores.

Los incrementos de semillas realizados por las instituciones pertinentes a este procedimiento generalmente las establecen en lugares diferentes a los originales de donde provienen las razas de maíz. En el caso de aquellas razas con amplia distribución geográfica y adaptadas al trópico los incrementos de semilla no parecen tener problemas. Sin embargo en aquellas donde su distribución es restringida y de ciclo tardío ocurren problemas en la producción de semillas, por lo que se puede afectar la estructura poblacional de las colecciones.

Algunos otros factores a considerar son la antigüedad de las colecciones, a pesar de que han sido regeneradas lo más indicado es evaluar las razas de maíz en la actualidad, pero dicho proceso implica esfuerzos económicos y participativos de todas las instituciones pertinentes al estudio del maíz.

La selección natural ha propiciado que las razas de maíz puedan adaptarse a un entorno específico o amplio con el paso del tiempo. Por otra parte la selección artificial, en buena parte provocada por los asentamientos humanos, ha otorgado al maíz una amplia variabilidad fenotípica.

Si bien es cierto que los grupos humanos han conservado aquellas razas de maíz para usos especiales, como por ejemplo las destinadas a la elaboración de alimentos específicos e incluso con uso ceremonial, en algunas ocasiones se ha ejercido una presión de selección muy fuerte para mantener las características deseadas y considerando que muchas de ellas se establecen en pequeñas áreas de terreno se pueden tener problemas como depresión endogámica y deriva génica.

V. CONCLUSIONES

Las relaciones genéticas entre razas de maíz determinadas con marcadores ISSR estuvieron vinculadas principalmente a factores altitudinales y geográficos aunque también hubo relación con factores morfológicos, ecológicos, distribución, usos especiales, características agronómicas y fisiológicas, filogenia, modelos de respuesta y comportamiento a la interacción genotipo-ambiente.

El análisis de coordenadas principales en este estudio para ambos marcadores moleculares (ISSR-SSR), sugiere que la mayor fuente de variabilidad está en función a *loci* vinculados a factores fisiológicos como el ciclo biológico y aspectos altitudinales de las razas mexicanas de maíz.

Se encontró relación entre la diversidad de usos que tienen las razas de maíz con la diversidad genética entre y dentro de ellas. Aquellas con usos múltiples y variados son las que presentaron los índices más elevados de diversidad; su contraparte radica en aquellas razas en las cuales se emplean para usos específicos.

La clasificación en base a marcadores moleculares SSR sugiere agrupaciones basadas principalmente en el ciclo biológico y ubicación geográfica de las razas de maíz. Los materiales Dentados y Cilíndricos Tropicales están muy bien diferenciados del resto de las razas de maíz pertenecientes a las Indígenas Antiguas y a las razas de partes altas del centro del país.

La diversidad genética evaluada con marcadores moleculares SSR sugiere que algunas razas como Tuxpeño todavía tienen un amplio acervo genético que puede ser explotado con fines de mejoramiento genético. Serrano de Jalisco mostró el índice de diversidad genética más elevado lo que radica en su utilización para programas de mejoramiento. A su vez algunas razas muy cercanas a Tuxpeño o del grupo Zapalote todavía no han sido aprovechadas de manera oportuna, considerando que Zapalote Chico en particular tiene características agronómicas muy deseables.

Las razas Jala, Palomero Toluqueño, Reventador, Nal-Tel y Comiteco presentaron erosión genética la cual sugiere la implementación de programas de conservación. En particular la raza Chalqueño mostró los niveles más bajos de diversidad genética debido posiblemente a que la colección MEXI-718 presenta irregularidades en la forma en que fue colectada.

El número de individuos migrantes (N_m) por generación entre las razas fue menor de uno, lo que explicó el alto grado de diferenciación entre las mismas.

No se encontró correlación entre los diferentes tipos de marcadores utilizados, ni entre distancias genéticas y distancias geográficas.

VI. BIBLIOGRAFÍA

- Ali, M., Copeland, L. O., Elias, S. G., & Kelly, J. D. (1995). Relationship between genetic distance and heterosis for yield and morphological traits in winter canola (*Brassica napus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 91(1), 118–121.
- Anderson, E., & Cutler, H. C. (1942). Races of *Zea mays* L. Their recognition and classification. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 29(1), 69–88.
- Arnason, J. T., Baum, B., Gale, J., Lambert, J. D. H., Bergvinson, D., Philogene, B. J. R., Jewell, D. C. (1993). Variation in resistance of Mexican landraces of maize to maize weevil *Sitophilus zeamais*, in relation to taxonomic and biochemical parameters. *Euphytica*, 74(3), 227–236.
- Avendaño, A. C. H., Trejo, L. C., López, C. C., Molina, G. J. D., Santacruz, V. A., & Castillo, G. F. (2005). Comparación de la tolerancia a la sequía de cuatro variedades de maíz (*Zea mays* L.) y su relación con la acumulación de prolina. *Interciencia*, 30(9), 560–564.
- Ballesteros, M. G. (2013). *Caracterización morfológica de las razas Elotes Occidentales y Ancho en el estado de Jalisco* (Tesis de Maestría en Ciencias). Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco. 92
- Barbazuk, W. B., Emrich, S. J., Chen, H. D., Li, L., & Schnable, P. S. (2007). SNP discovery via 454 transcriptome sequencing. *The Plant Journal*, 51(5), 910–918.
- Bellon, M. R. (1991). The Ethnoecology of Maize Variety Management: A Case Study from México. *Human Ecology*, 19(3), 389–418.
- Benz, B. F. (1986). *Taxonomy and evolution of mexican maize* (Thesis (Ph. D.). University of Wisconsin, Madison. 466.
- Brush, S. B., Corrales, M. B., & Schmidt, E. (1988). Agricultural development and maize diversity in México. *Human Ecology*, 16(3), 307–328.

- Byerlee, D., de Janvry, A., & Sadoulet, E. (2009). Agriculture for Development: Toward a New Paradigm. *Annual Review of Resource Economics*, 1(1), 15–31.
- Cabrera, T. J. M., Carballo, C. A., & Aragón, C. F. (2015). Evaluación agronómica de maíces Zapalote Chico en la región Istmeña de Oaxaca. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 11, 2075–2082.
- Cárdenas, F., D, J. de, González, N., E, D., Mauricio Sánchez, A., Taba, S., ... Aragón Cuevas, F. (2013). Propiedades físicas del grano y calidad de los grupos raciales de maíces nativos (criollos) de México. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 36, 305–314.
- Carrera, V. J. A., Ortega, P. R., Sánchez, G. J. J., Ron, P. J., Morales, R. M. M., & Márquez, L. A. (s/f). Cinco nuevas razas de maíz (*Zea mays* L. ssp *mays*) en el estado de Michoacán y áreas adyacentes de Jalisco. *Universidad Autónoma Chapingo. Centro Regional Universitario Centro Occidente*, 23, 3-23.
- Cervantes, T., Goodman, M. M., Casas, E. D., & Rawlings, J. O. (1978). Use of genetics effects and genotype by enviromental interactions for the classifications of mexican races of maize. *Genetics*, 90(1), 339–348.
- Chen, Y. H., Gols, R., & Benrey, B. (2015). Crop Domestication and Its Impact on Naturally Selected Trophic Interactions. *Annual Review of Entomology*, 60(1), 35–58.
- CIMMYT. (2006). *Protocolos de laboratorio: Laboratorio de genética molecular aplicada del CIMMYT* (Tercera edición). México, D.F. CIMMYT. 38-42.
- Dávila, M., Castillo, M. A., & Laurentín, H. (2007). Uso de marcadores moleculares ISSR para inferir las relaciones genéticas y variabilidad intraespecífica en Agave. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 33(1), 93–111.
- Dias, L. A. dos S., Marita, J., Cruz, C. D., Barros, E. G. de, & Salomao, T. M. F. (2003). Genetic distance and its association with heterosis in cacao. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 46(3), 339–348.

- Díaz, G. L. A. (2010). *Caracterización molecular de las razas de maíz (Zea mays L.) de México* (Tesis Licenciatura). Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, Estado de México. 78.
- Doebley, F. J., & Goodman, M. M. (1984). Isoenzymatic variation in *Zea* (Gramineae). *Systematic Botany*, 9(2), 203–218.
- Doebley, F. J., Goodman, M. M., & Stuber, C. W. (1985). Isozyme Variation in the Races of Maize from México. *American Journal of Botany*, 72(5), 629–639.
- Doebley, J. (2004). The genetics of maize evolution. *Annual Review of Genetics*, 38, 37–59.
- Doebley, J., Goodman, M., & Stuber, C. W. (1987). Patterns of Isozyme Variation between Maize and Mexican Annual Teosinte. *Economic Botany*, 41(2), 234–246.
- Doebley, J., Jonathan D. Wendel, Smith, J. S. C., Stuber, C. W., & Goodman, M. (1988). The Origin of Cornbelt Maize: The Isozyme Evidence. *Economic Botany*, 42(1), 120–131.
- Doebley, J., Stec, A., & Gustus, C. (1995). Teosinte Branched1 and the Origin of Maize: Evidence for Epistasis and the Evolution of Dominance. *Genetics*, 141(1), 333–346.
- Doebley, J., Stec, A., Wendel, J., & Edwards, M. (1990). Genetic and morphological analysis of a maize-teosinte F2 population: implications for the origin of maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 87(24), 9888–9892.
- Du, J.K., Yao, Y.Y., Ni, Z.F., Peng, H.R., & Sun, Q.X. (2002). Genetic diversity revealed by ISSR molecular marker in common wheat, spelt, compactum and progeny of recurrent selection. *Yi Chuan Xue Bao. Acta Genética Sinica*, 29(5), 445–452.
- Favoretto, P., Veasey, E. A., & Melo, P. C. T. (2011). Molecular characterization of potato cultivars using SSR markers. *Horticultura Brasileira*, 29(4), 542–547.

- Fedoroff, N. V. (2012). McClintock's challenge in the 21st century. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(50), 20200–20203.
- Ferreira, M., & Grattapaglia, D. (1998). Introducción al uso de marcadores moleculares en el análisis genético. EMBRAPA-CENARGEN. 220.
- Flores, P. L., Antonio, L. P., Gil, M. A., Santacruz, V. A., & Chávez, S. J. L. (2015). Variación intra-racial de maíces nativos del Altiplano de Puebla, México. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias*, 47(1), 1–16.
- Flores-Torres, E., Ochoa-Cadavid, I., Preciado-Ortíz, R. E., & Bayuelo-Jiménez, J. S. (2016). Variabilidad genotípica en maíz nativo para eficiencia y respuesta a fósforo en etapa de floración. *Revista fitotecnia mexicana*, 39, 339–347.
- Galinat, W. C. (1971). The Origin of Maize. *Annual Review of Genetics*, 5(1), 447–478.
- Gámez, V. A. J., de la O Olán, M., Santacruz Varela, A., & López Sánchez, H. (2016). Conservación in situ, manejo y aprovechamiento de maíz Palomero Toluqueño con productores custodios. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 5(8), 1519-1530.
- Gaytán-Martínez, M., Figueroa-Cárdenas, J. de D., Reyes-Vega, M. de la L., Morales-Sánchez, E., & Rincón-Sánchez, F. (2013). Selección de maíces criollos para su aplicación en la industria con base en su valor agregado. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 36(3–A), 339-346.
- Geethanjali, S., Rukmani, J. A., Rajakumar, D., Kadirvel, P., & Viswanathan, P. L. (2017). Genetic diversity, population structure and association analysis in coconut (*Cocos nucifera* L.) germplasm using SSR markers. *Plant Genetic Resources*, 1, 1–13.
- Germán, V. G. (2016). *Diversidad genética en colecciones nativas de maíz empleando SNP's* (Tesis de Maestría en Ciencias). Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Méx. 65.

- Gómez, M. N., Cantú, A. M. A., Hernández, G. C. A., Vázquez, C. M. G., Aragón, C. F., Espinosa, C. A., & Palemón, A. F. (2014). V-327 AN, cultivar mejorado de maíz “Ancho pozolero” para la región semicálida de Guerrero. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 7, 1315–1319.
- González, C. M. E., Palacios, R. N., Espinosa, B. A., & Bedoya, S. C. A. (2013). Diversidad genética en maíces nativos mexicanos tropicales. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 36(3), 329–338.
- González Huerta, A., Vázquez García, L. M., Sahagún Castellanos, J., Rodríguez Pérez, J. E., & Pérez López, D. de J. (2007). Rendimiento del maíz de temporal y su relación con la pudrición de mazorca. *Agricultura Técnica en México*, 33, 33–42.
- Goodman, M. (1972). Distance Analysis in Biology. *Systematic Zoology*, 21(2), 174–186.
- Goodman, M. M., & Bird, R. M. (1977). The Races of maize IV. Tentative grouping of 219 Latin American races. *Economic Botany*, 31(2), 204–221.
- Goodman, M. M., & Paterniani, E. (1969). The races of maize: III. choices of appropriate characters for racial classification. *Economic Botany*, 23(3), 265–273.
- Hawkes, J. G. (1970). The Origins of Agriculture. *Economic Botany*, 24(2), 131–133.
- Hedrick, P. W., & Kalinowski, S. T. (2000). Inbreeding Depression in Conservation Biology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), 139–162.
- Hernández, X. E. (1998). Aspectos de la domesticación de plantas en México: una apreciación personal. En *Lecturas de Etnobotánica*. Universidad Autónoma Chapingo, Estado de México. 299-318.
- Hernández, X. E., & Alanís, G. F. (1970). Estudio morfológico de cinco nuevas razas de maíz de la Sierra Madre Occidental de México. *Agrociencia*, 5(1), 3–30.

- Hernández-Ramos, M. A., Rodríguez-Larramendi, L. A., Guevara-Hernández, F., Rosales-Esquinca, M. de los Á., Pinto-Ruiz, R., & Ortiz-Pérez, R. (2017). Caracterización molecular de maíces locales de la Reserva de la Biosfera La Sepultura, México. *Agronomía Mesoamericana*, 28(1), 69–83.
- Herrera Cabrera, B. E., Castillo González, F., Sánchez González, J. J., Hernández Casillas, J. M., Ortega-Paczka, R. A., & Major-Goodman, M. (2004). Diversidad del maíz Chalqueño. *Agrociencia*, 38(2), 191–206.
- Hortelano, S. R. R., Gil, M. A., Santacruz, V. A., Miranda, C. S., & Córdova, T. L. (2008). Diversidad morfológica de maíces nativos del Valle de Puebla. *Agricultura técnica en México*, 34(2), 189–200.
- Kato, Y. T. A., Mapes, L. M., Mera, J. A., Serratos, J. A., & Bye, R. A. (2009). *Origen y diversificación del maíz: una revisión analítica*. México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. 116.
- Kaur, K., Sharma, V., Singh, V., Wani, M. S., & Gupta, R. C. (2016). Development of novel SSR markers for evaluation of genetic diversity and population structure in *Tribulus terrestris* L. (Zygophyllaceae). *3 Biotech*, 6(2), 156-166.
- Lai, X., Schnable, J. C., Liao, Z., Xu, J., Zhang, G., Li, C., Lu, Y. (2017). Genome-wide characterization of non-reference transposable element insertion polymorphisms reveals genetic diversity in tropical and temperate maize. *BioMed Central Genomics*, 18(1), 702.
- Longley, A. E., & Kato, Y. T. A. (1965). *Chromosome morphology of certain races of maize in Latin America* (Research Bulletin No. 1). México: CIMMYT. 112 pp.
- López, R. G., Santacruz, V. A., Muñoz, O. A., Córdova, T. L., & Vaquera, H. H. (2009). Isozymatic profile of native maize from the Tehuantepec Isthmus, Oaxaca, México. II. Variation within groups. *Rev. Fitotec. Méx*, 32(3), 177–188.

- MacNeish, R. S., & Eubanks, M. W. (2000). Comparative Analysis of the Río Balsas and Tehuacán Models for the Origin of Maize. *Latin American Antiquity*, 11(1), 3–20.
- Maestre, S. R. Y. (2004). Expresión y determinación de la actividad enzimática de las isoenzimas de L-lactato: NAD óxido reductasa en el desarrollo embrionario temprano de *Betta splendens*. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá. 84.
- Mangelsdorf, P. C., & Reeves, R. G. (1938). The Origin of Maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 24(8), 303–312.
- Markert, C. L., & Moller, F. (1959). Multiple forms of enzymes: tissue, ontogenetic, and species specific patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 45(5), 753–763.
- Matsuoka, Y., Vigouroux, Y., Goodman, M. M., Sánchez G., J., Buckler, E., & Doebley, J. (2002). A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(9), 6080–6084.
- McClintock, B., Kato Y., T. A., & Blumenschein, A. (1981). Constitución cromosómica de las razas del maíz: su significado en la interpretación de relaciones entre las razas y variedades en las Américas. Chapingo, Méx.: Colegio de Postgraduados. 521.
- Miranda, C. S. (1966). Discusión sobre el origen y la evolución del maíz. *Memorias del Segundo Congreso Nacional de Fitogenética. SOMEFI, A.C.*, 233–251.
- Molina, O. J., Wiseman, B. R., Lezama, G. R., Rebolledo, D. O., González, R. M., & Arenas, V. M. (1997). Impact of resistant “Zapalote Chico” corn silks on *Spodoptera frugiperda* growth and development. *Vedalia*, 4(1), 31–35.

- Montes, H. L. A., Hernández, G. J. A., López, S. H., Santacruz, V. A., Vaquera, H. H., & Valdivia, B. R. (2014). Expresión fenotípica *in situ* de características agronómicas y morfológicas en poblaciones de maíz raza Jala. *Rev. Fitotec. Méx*, 37(4), 363–372.
- Nájera, C. L. A., Rincón, S. F., Ruiz, T. N. A., & Castillo, G. F. (2010). Potencial de rendimiento de poblaciones criollas de maíz de Coahuila, México. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 33, 31–36.
- Navarro-Garza, H., Hernández-Flores, M., Castillo-González, F., & Pérez-Olvera, M. A. (2012). Diversidad y caracterización de maíces criollos: Estudio de caso en sistemas de cultivo en la Costa Chica de Guerrero, México. *Agricultura, Sociedad y Desarrollo*, 9(2), 149–165.
- Núñez, G. L. D. (2013). Producción de maíz en México y en el mundo. *El Economista*. Recuperado de <http://viaorganica.org/produccion-de-maiz-en-mexico-y-el-mundo-2/>.
- Núñez, V. F., & Carrillo, B. J. M. (2002). *Los marcadores genéticos en la mejora vegetal*. España: Universidad Politécnica de Valencia. 570.
- Ortega, C. A., Guerrero, H. M. J., Cota, A. O., Hernández, C. J. M., & Peinado, F. L. A. (2008). *Conocimiento de la diversidad y distribución actual del maíz nativo y sus parientes silvestres en México. Informe final "Diversidad y distribución actual de los maíces nativos en Sonora"*. Obregón, Sonora. México: INIFAP. 75.
- Ortega, C. A., Guerrero, H. M. J., & Preciado, O. R. E. (2013). *Distribución y diversidad del maíz nativo y sus parientes silvestres en México*. México, D.F: Editorial bba. 249.
- Ortega, P. R. A. (1973). *Variación en maíz y cambios socioeconómicos en Chiapas* (Tesis de Maestría en Ciencias). Colegio de Postgraduados, Chapingo, Méx. 199.

- Ortega, P. R. A. (1979). *Reestudio de las razas mexicanas de maíz* (Informe anual). INIA, Chapingo, México: Campo Agrícola Experimental de la Mesa Central.
- Ortega, P. R. A. (1985). *Variedades y razas mexicanas de maíz y su evaluación en cruzamientos con líneas de clima templado como material de partida para mejoramiento*. Traducción al español de la tesis de doctorado abreviada. Instituto de Plantas N. I. Vavilov. Leningrado, URSS. 22 p.
- Paliwal, R. L., Granados, G., Renée, L. H., & Violic, D. A. (2001). *El maíz en los trópicos: mejoramiento y producción*. Roma: Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. pp 1-3.
- Peakall, R., & Smouse, P. E. (2006). GENEALEX 6. Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6(1), 288–295.
- Peeters, J. P., & Galwey, N. W. (1988). Germplasm collections and breeding needs in Europe. *Economic Botany*, 42(4), 503–521.
- Peña, A. J. (2011). *Evaluación de dos poblaciones sintéticas de maíz mediante técnicas agronómicas y moleculares* (Tesis Doctoral). Universidad de Zaragoza, España. 243 .
- Perales, R. H., & Golicher, D. (2011). *Modelos de distribución para las razas de maíz en México y propuesta de centros de diversidad y de provincias bioculturales* CONABIO. 162.
- Pérez, C. A., Molina, G. J. D., & Martínez, G. A. (2002). Adaptación a clima templado de razas tropicales y subtropicales de maíz de México por selección masal visual. Rendimiento, altura de planta y precocidad. *Rev. Fitotec. Méx*, 25(4), 435–441.
- Pernés, J. (1983). La genética de la domesticación de los cereales. (Mundo Científico, Trad.), *La Recherche*, 3(29), 964–974.
- Picó, S. M. B., & Esteras, G. C. (2003). Marcadores moleculares basados en PCR: marcadores SSR. Universidad Politécnica de Valencia. 11.

- Pineda-Hidalgo, K. V., Méndez-Marroquín, K. P., Alvarez, E. V., Chávez-Ontiveros, J., Sánchez-Peña, P., Garzón-Tiznado, J. A., López-Valenzuela, J. A. (2013). Microsatellite-based genetic diversity among accessions of maize landraces from Sinaloa in México. *Hereditas*, 150(4), 53–59.
- Prasanna, B. M. (2012). Diversity in global maize germplasm: Characterization and utilization. *Journal of Biosciences*, 37(5), 843–855.
- Ramírez, B. J., Vargas, A. G., Tovilla, Z. C., & Fragoso, J. M. (2013). Polimorfismo de un sólo nucleótido: implicaciones funcionales de los SNP reguladores (rSNP) y de los SNP-ARN estructurales (srSNP) en enfermedades complejas. *Gaceta Médica de México*, 149, 200–228.
- Ramírez, J. R., García, S. G., Carballo, C. A., Castillo, G. F., Serratos, J. A., & Cadena, I. J. (2013). Caracterización morfológica de una muestra etnográfica de maíz raza Bolita de Oaxaca. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 4(6), 895–907.
- Reid, L. M., Arnason, J. T., Nozzolillo, C., Baum, B. R., & Hamilton, R. (1990). Taxonomy of Mexican landraces of maize, *Zea mays*, based on their resistance to European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. *Euphytica*, 46(2), 119–131.
- Reif, J. C., Melchinger, A. E., Xia, X. C., Warburton, M. L., Hoisington, D. A., Vasal, S. K., Frisch, M. (2003). Genetic distance based on Simple Sequence Repeats and heterosis in tropical maize populations. *Crop Science*, 43(4), 1275–1285.
- Reif, J. C., Warburton, M. L., Xia, X. C., Hoisington, D. A., Crossa, J., Taba, S., Melchinger, A. E. (2006). Grouping of accessions of Mexican races of maize revisited with SSR markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 113(2), 177–185.
- Reyes, C. P. (1990). *El maíz y su cultivo* (1º). México, D.F.: AGT Editor. pp:9-22.

- Rocandio, R. M., Santacruz, V. A., Córdova, T. L., López, S. H., Castillo, G. F., Lobato, O. R., Ortega, R. P. (2014). Caracterización morfológica y agronómica de siete razas de maíz de los Valles Altos de México. *Revista Fitotecnía Mexicana*, 37(4), 351–361.
- Rocandio-Rodríguez, M., Santacruz, A., Córdova-Téllez, L., López-Sánchez, H., Castillo-González, F., Lobato-Ortiz, R., & Zavala, J. J. (2014). Detection of genetic diversity of seven maize races from the high central valleys of México using microsatellites. *Maydica*, 59, 144-151.
- Romero, C. T., González, D. L., & Reyes, R. G. (2006). Geografía e historia cultural del maíz Palomero Toluqueño (*Zea mays everta*). *Ciencia Ergo Sum*, 13(1), 47–56.
- Ron, P. J., Sánchez, G. J. J., Jiménez, C. A. A., Carrera, V. J. A., Martín, L. J. G., de la Cruz, L. L., Rodríguez, F. J. G. (2006). Maíces nativos del occidente de México. *Scientia CUCBA*, 8(1), 1–139.
- Ruíz, C. J. A., Duran, P. J. J., Sánchez G., J. J., González, E. J., Holland, B., & Medina, G. G. (2008). Climatic adaptation and ecological descriptors of 42 mexican races of maize. *Crop Science*, 48(1), 1502–1561.
- Ruíz-Corral, J. A., Sánchez-González, J. J., Hernández-Casillas, J. M., Willcox, M. C., Ramírez-Ojeda, G., Ramírez-Díaz, J. L., & González-Eguiarte, D. R. (2013). Identificación de razas mexicanas de maíz adaptadas a condiciones deficientes de humedad mediante datos biogeográficos. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 4(6), 829–842.
- Salinas, M. Y., Cruz, C. F. J., Díaz, O. S. A., & Castillo, G. F. (2012). Granos de maíces pigmentados de Chiapas, características físicas, contenido de antocianinas y valor nutraceútico. *Revista Fitotecnía Mexicana*, 35(1), 33–41.

- Salinas, M. Y., Saavedra, A. S., Soria, R. J., & Espinosa, T. E. (2008). Características fisicoquímicas y contenido de carotenoides en maíces (*Zea mays* L.) amarillos cultivados en el Estado de México. *Agricultura técnica en México*, 34(3), 357–364.
- Sánchez, G. J. J. (2011). *Diversidad del maíz y el teocintle. Informe preparado para el informe global “Recopilación, generación, actualización y análisis de información acerca de la información genética de maíces y sus parientes silvestre en México”*. (Manuscrito) Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 98.
- Sánchez, G. J. J., & Goodman, M. M. (1992). Relationships among the Mexican Races of Maize. *Economic Botany*, 46(1), 72–85.
- Sánchez G., J. J., Goodman, M. M., & Rawlings, J. O. (1993). Appropriate characters for racial clasification in maize. *Economic Botany*, 47(1), 44–59.
- Sánchez, G. J. J., Goodman, M. M., & Stuber, C. W. (2000). Isozymatic and Morphological Diversity in the Races of Maize of México. *Economic Botany*, 54(1), 43–59.
- Sánchez, J., & Goodman, M. (1992). Relationships among mexican and some north-american and south-american races of maize. *Maydica*, 20(1), 76–86.
- Sánchez-Hernández, E., de la Cruz-Lázaro, E., & Sánchez-Hernández, R. (2015). Productividad y caracterización varietal de maíces nativos (*Zea mays* L.) colectados en Tabasco, México. *Acta Agrícola y Pecuaria*, 1(1), 7–15.
- Serna, S. S. O., Gutiérrez, U. J. A., Mora, R. S., & García, L. S. (2013). Potencial nutraceutico de los maíces criollos y cambios durante el procesamiento tradicional y con extrusión. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 36(3–A), 295–304.
- Sturtevant, E. L. (1899). Varieties of corn. *USA. Department of Agriculture Office of Experimental Stations*, 57, 1–108.
- Szczecińska, M., Sramko, G., Wołosz, K., & Sawicki, J. (2016). Genetic Diversity and Population Structure of the Rare and Endangered Plant Species *Pulsatilla patens* (L.) Mill in East Central Europe. *PLoS ONE*, 11(3), 2-24.

- Torres, P. G., De la Cruz, L. L., Sánchez, G. J. J., Ruíz, C. J. A., Castañeda, N. J. J., Santacruz, R. R., & Miranda, M. R. (2015). Relación entre poblaciones de teocintle (*Zea spp.*) de México, Guatemala y Nicaragua. *Acta Botánica Mexicana*, 17(45), 17-45.
- Valaró, V. M. (2011). *Estudio de la diversidad genética de colecciones de maíz (Zea mays L.) del Cono Sur de América* (Tesis Doctoral). Universidad de la República de Uruguay, Montevideo, Uruguay. 56.
- Valdivia, B. R., Caro, V. F. J., Medina, T. R., Ortiz, C. M., Espinosa, C. A., Vidal, M. V. A., & Ortega, C. A. (2010). Contribución genética del criollo Jala en variedades eloteras de maíz. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 33(4), 63–67.
- Wallace, L. E. (2003). Molecular Evidence for Allopolyploid Speciation and Recurrent Origins in *Platanthera huronensis* (Orchidaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 164(6), 907–916.
- Wang, J., Yang, J., Zhu, J., Jia, Q., & Tao, Y. (2010). Assessment of genetic diversity by simple sequence repeat markers among forty elite varieties in the germplasm for malting barley breeding. *Journal of Zhejiang University Science*, 11(10), 792–800.
- Wellhausen, E. J., Roberts, L. M., & Hernández, X. E. (1951). Razas de maíz en México, su origen, características y distribución. Programa de Agricultura Cooperativo de la Secretaría de Agricultura y Ganadería de México & La Fundación Rockefeller. 223.
- Wiseman, B. R., & Widstrom, N. W. (1986). Mechanisms of Resistance in 'Zapalote Chico' Corn Silks to Fall Armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) Larvae. *Journal of Economy Entomology*, 79(5), 1390–1393.
- Yeh, F. C., Boyle, T. Y. Z., & Xiyan, J. M. (1999). PopGene versión 1.3.1: Microsoft Window - based freeware for population genetic analysis. University of Alberta and Center for International Forestry Research. Alberta, 29.

Zietkiewics, E., Rafalski, A., & Labuda, D. (1994). Genome finger-printing by Simple Sequence Repeat (SSR) - anchored polymerase chain reaction amplification. *Genomics*, 20(2), 176–183.

VII. APÉNDICE

Cuadro A1. Matriz de similitud del coeficiente Dice para 25 razas de maíz empleando marcadores moleculares SSR.

	ARRO	BOLI	CAC	CELA	CHAL	CHAP	COMI	CONI	DUNW	HARI	JAL	NALT	OLOT	OLTN	PALT	PEPI	REVE	SERJ	TABL	TEHU	TEPE	TUXP	VAND	ZACH	ZAGR
ARRO	1.000	0.847	0.693	0.743	0.748	0.786	0.734	0.804	0.676	0.782	0.632	0.753	0.760	0.759	0.734	0.728	0.629	0.683	0.713	0.720	0.718	0.719	0.721	0.718	0.720
BOLI	0.847	1.000	0.898	0.901	0.905	0.911	0.765	0.867	0.775	0.774	0.698	0.735	0.751	0.784	0.825	0.794	0.724	0.766	0.723	0.722	0.718	0.727	0.725	0.718	0.727
CAC	0.693	0.898	1.000	0.946	0.860	0.833	0.791	0.845	0.761	0.708	0.762	0.633	0.694	0.755	0.749	0.672	0.686	0.742	0.724	0.728	0.726	0.729	0.730	0.726	0.730
CELA	0.743	0.901	0.946	1.000	0.915	0.827	0.840	0.846	0.749	0.723	0.702	0.666	0.698	0.729	0.746	0.707	0.663	0.716	0.699	0.712	0.711	0.706	0.711	0.711	0.709
CHAL	0.748	0.905	0.860	0.915	1.000	0.892	0.746	0.801	0.698	0.723	0.550	0.725	0.702	0.690	0.755	0.786	0.694	0.720	0.656	0.637	0.631	0.652	0.644	0.631	0.650
CHAP	0.786	0.911	0.833	0.827	0.892	1.000	0.742	0.861	0.768	0.719	0.585	0.719	0.720	0.696	0.738	0.748	0.667	0.702	0.636	0.618	0.611	0.636	0.626	0.611	0.633
COMI	0.734	0.765	0.791	0.840	0.746	0.742	1.000	0.882	0.776	0.661	0.696	0.584	0.636	0.655	0.670	0.640	0.625	0.708	0.691	0.713	0.714	0.700	0.710	0.714	0.704
CONI	0.804	0.867	0.845	0.846	0.801	0.861	0.882	1.000	0.870	0.745	0.727	0.695	0.733	0.772	0.778	0.728	0.692	0.734	0.703	0.702	0.698	0.708	0.706	0.698	0.708
DUNW	0.676	0.775	0.761	0.749	0.698	0.768	0.776	0.870	1.000	0.819	0.794	0.751	0.811	0.851	0.882	0.810	0.787	0.826	0.767	0.771	0.768	0.773	0.774	0.768	0.774
HARI	0.782	0.774	0.708	0.723	0.723	0.719	0.661	0.745	0.819	1.000	0.785	0.972	0.965	0.969	0.920	0.926	0.816	0.874	0.920	0.915	0.910	0.924	0.920	0.910	0.924
JAL	0.632	0.698	0.762	0.702	0.550	0.585	0.696	0.727	0.794	0.785	1.000	0.698	0.791	0.844	0.825	0.721	0.723	0.878	0.856	0.876	0.875	0.865	0.874	0.875	0.869
NALT	0.753	0.735	0.633	0.666	0.725	0.719	0.584	0.695	0.751	0.972	0.698	1.000	0.957	0.916	0.869	0.933	0.776	0.847	0.887	0.854	0.844	0.885	0.868	0.844	0.880
OLOT	0.760	0.751	0.694	0.698	0.702	0.720	0.636	0.733	0.811	0.965	0.791	0.957	1.000	0.956	0.895	0.896	0.809	0.882	0.897	0.870	0.860	0.897	0.881	0.860	0.892
OLTN	0.759	0.784	0.755	0.729	0.690	0.696	0.655	0.772	0.851	0.969	0.844	0.916	0.956	1.000	0.931	0.880	0.841	0.881	0.916	0.903	0.897	0.917	0.910	0.897	0.916
PALT	0.734	0.825	0.749	0.746	0.755	0.738	0.670	0.778	0.882	0.920	0.825	0.869	0.895	0.931	1.000	0.943	0.869	0.906	0.845	0.851	0.849	0.850	0.852	0.849	0.851
PEPI	0.728	0.794	0.672	0.707	0.786	0.748	0.640	0.728	0.810	0.926	0.721	0.933	0.896	0.880	0.943	1.000	0.871	0.910	0.849	0.824	0.817	0.843	0.833	0.817	0.840
REVE	0.629	0.724	0.686	0.663	0.694	0.667	0.625	0.692	0.787	0.816	0.723	0.776	0.809	0.841	0.869	0.871	1.000	0.918	0.806	0.748	0.741	0.768	0.757	0.741	0.765
SERJ	0.683	0.766	0.742	0.716	0.720	0.702	0.708	0.734	0.826	0.874	0.878	0.847	0.882	0.881	0.906	0.910	0.918	1.000	0.913	0.877	0.869	0.898	0.886	0.869	0.895
TABL	0.713	0.723	0.724	0.699	0.656	0.636	0.691	0.703	0.767	0.920	0.856	0.887	0.897	0.916	0.845	0.849	0.806	0.913	1.000	0.981	0.975	0.996	0.989	0.975	0.994
TEHU	0.720	0.722	0.728	0.712	0.637	0.618	0.713	0.702	0.771	0.915	0.876	0.854	0.870	0.903	0.851	0.824	0.748	0.877	0.981	1.000	0.999	0.991	0.999	0.999	0.994
TEPE	0.718	0.718	0.726	0.711	0.631	0.611	0.714	0.698	0.768	0.910	0.875	0.844	0.860	0.897	0.849	0.817	0.741	0.869	0.975	0.999	1.000	0.985	0.996	1.000	0.990
TUXP	0.719	0.727	0.729	0.706	0.652	0.636	0.700	0.708	0.773	0.924	0.865	0.885	0.897	0.917	0.850	0.843	0.768	0.898	0.996	0.991	0.985	1.000	0.996	0.985	1.000
VAND	0.721	0.725	0.730	0.711	0.644	0.626	0.710	0.706	0.774	0.920	0.874	0.868	0.881	0.910	0.852	0.833	0.757	0.886	0.989	0.999	0.996	0.996	1.000	0.996	0.998
ZACH	0.718	0.718	0.726	0.711	0.631	0.611	0.714	0.698	0.768	0.910	0.875	0.844	0.860	0.897	0.849	0.817	0.741	0.869	0.975	0.999	1.000	0.985	0.996	1.000	0.990
ZAGR	0.720	0.727	0.730	0.709	0.650	0.633	0.704	0.708	0.774	0.924	0.869	0.880	0.892	0.916	0.851	0.840	0.765	0.895	0.994	0.994	0.990	1.000	0.998	0.990	1.000

Cuadro A2. Matriz de similitud con el coeficiente Dice para 25 razas de maíz empleando marcadores moleculares ISSR.

	ARRO	BOLI	CAC	CELA	CHAL	CHAP	COMI	CONI	DULJ	HARI	JAL	NALT	OLOT	OLTN	PALT	PEPI	REVE	SERJ	TABL	TEHU	TEPE	TUXP	VAN	ZACH	ZAGR
ARRO	1	0.784	0.682	0.739	0.727	0.651	0.827	0.813	0.729	0.764	0.804	0.659	0.784	0.787	0.810	0.824	0.808	0.762	0.833	0.735	0.705	0.753	0.768	0.776	0.658
BOLI	0.784	1	0.814	0.839	0.809	0.759	0.876	0.845	0.701	0.800	0.837	0.723	0.776	0.821	0.776	0.874	0.820	0.774	0.825	0.768	0.719	0.745	0.820	0.721	0.600
CAC	0.682	0.814	1	0.815	0.831	0.747	0.753	0.776	0.588	0.769	0.791	0.676	0.744	0.795	0.685	0.769	0.727	0.723	0.729	0.667	0.727	0.732	0.750	0.730	0.647
CELA	0.739	0.839	0.815	1	0.857	0.780	0.800	0.804	0.630	0.776	0.839	0.692	0.753	0.800	0.750	0.837	0.800	0.713	0.783	0.766	0.738	0.719	0.800	0.716	0.640
CHAL	0.727	0.809	0.831	0.857	1	0.846	0.771	0.841	0.659	0.790	0.787	0.703	0.787	0.860	0.789	0.809	0.791	0.701	0.818	0.756	0.750	0.729	0.769	0.701	0.620
CHAP	0.651	0.759	0.747	0.780	0.846	1	0.745	0.767	0.651	0.759	0.782	0.667	0.713	0.810	0.757	0.826	0.787	0.674	0.744	0.705	0.718	0.699	0.719	0.613	0.464
COMI	0.827	0.876	0.753	0.800	0.771	0.745	1	0.865	0.731	0.784	0.819	0.667	0.781	0.824	0.783	0.873	0.822	0.796	0.827	0.811	0.750	0.812	0.804	0.753	0.621
CONI	0.813	0.845	0.776	0.804	0.841	0.767	0.865	1	0.729	0.809	0.804	0.707	0.784	0.872	0.810	0.843	0.828	0.762	0.813	0.796	0.773	0.796	0.808	0.753	0.582
DULJ	0.729	0.701	0.588	0.630	0.659	0.651	0.731	0.729	1	0.719	0.742	0.561	0.701	0.723	0.643	0.765	0.747	0.819	0.750	0.735	0.682	0.710	0.768	0.659	0.557
HARI	0.764	0.800	0.769	0.776	0.790	0.759	0.784	0.809	0.719	1	0.844	0.720	0.778	0.805	0.753	0.842	0.783	0.735	0.809	0.725	0.716	0.721	0.826	0.769	0.639
JAL	0.804	0.837	0.791	0.839	0.787	0.782	0.819	0.804	0.742	0.844	1	0.747	0.878	0.863	0.776	0.913	0.840	0.811	0.866	0.808	0.742	0.766	0.880	0.744	0.675
NALT	0.659	0.723	0.676	0.692	0.703	0.667	0.667	0.707	0.561	0.720	0.747	1	0.723	0.775	0.686	0.750	0.682	0.637	0.732	0.643	0.703	0.684	0.706	0.761	0.523
OLOT	0.784	0.776	0.744	0.753	0.787	0.713	0.781	0.784	0.701	0.778	0.878	0.723	1	0.842	0.706	0.835	0.800	0.792	0.866	0.788	0.697	0.745	0.820	0.721	0.675
OLTN	0.787	0.821	0.795	0.800	0.860	0.810	0.824	0.872	0.723	0.805	0.863	0.775	0.842	1	0.854	0.860	0.866	0.757	0.851	0.813	0.837	0.857	0.866	0.771	0.597
PALT	0.810	0.776	0.685	0.750	0.789	0.757	0.783	0.810	0.643	0.753	0.776	0.686	0.706	0.854	1	0.800	0.828	0.667	0.810	0.721	0.763	0.765	0.759	0.685	0.507
PEPI	0.824	0.874	0.769	0.837	0.809	0.826	0.873	0.843	0.765	0.842	0.913	0.750	0.835	0.860	0.800	1	0.857	0.865	0.882	0.827	0.745	0.808	0.876	0.791	0.659
REVE	0.808	0.820	0.727	0.800	0.791	0.787	0.822	0.828	0.747	0.783	0.840	0.682	0.800	0.866	0.828	0.857	1	0.815	0.828	0.792	0.769	0.792	0.804	0.705	0.561
SERJ	0.762	0.774	0.723	0.713	0.701	0.674	0.796	0.762	0.819	0.735	0.811	0.637	0.792	0.757	0.667	0.865	0.815	1	0.781	0.748	0.680	0.725	0.852	0.723	0.659
TABL	0.833	0.825	0.729	0.783	0.818	0.744	0.827	0.813	0.750	0.809	0.866	0.732	0.866	0.851	0.810	0.882	0.828	0.781	1	0.837	0.750	0.774	0.848	0.729	0.684
TEHU	0.735	0.768	0.667	0.766	0.756	0.705	0.811	0.796	0.735	0.725	0.808	0.643	0.788	0.813	0.721	0.827	0.792	0.748	0.837	1	0.756	0.779	0.812	0.713	0.642
TEPE	0.705	0.719	0.727	0.738	0.750	0.718	0.750	0.773	0.682	0.716	0.742	0.703	0.697	0.837	0.763	0.745	0.769	0.680	0.750	0.756	1	0.918	0.769	0.753	0.563
TUXP	0.753	0.745	0.732	0.719	0.729	0.699	0.812	0.796	0.710	0.721	0.766	0.684	0.745	0.857	0.765	0.808	0.792	0.725	0.774	0.779	0.918	1	0.771	0.780	0.579
VAN	0.768	0.820	0.750	0.800	0.769	0.719	0.804	0.808	0.768	0.826	0.880	0.706	0.820	0.866	0.759	0.876	0.804	0.852	0.848	0.812	0.769	0.771	1	0.795	0.707
ZACH	0.776	0.721	0.730	0.716	0.701	0.613	0.753	0.753	0.659	0.769	0.744	0.761	0.721	0.771	0.685	0.791	0.705	0.723	0.729	0.713	0.753	0.780	0.795	1	0.706
ZAGR	0.658	0.600	0.647	0.640	0.620	0.464	0.621	0.582	0.557	0.639	0.675	0.523	0.675	0.597	0.507	0.659	0.561	0.659	0.684	0.642	0.563	0.579	0.707	0.706	1

