

PERFIL ISOENZIMÁTICO DE MAÍCES NATIVOS DEL ISTMO DE TEHUANTEPEC, OAXACA, MÉXICO. I. CARACTERIZACIÓN DE GRUPOS

ISOZYMATIC PROFILE OF MAIZES NATIVE TO THE TEHUANTEPEC Isthmus, OAXACA, MÉXICO. I. CHARACTERIZATION OF GROUPS

Gustavo López Romero, Amilio Santacruz Varela*, Abel Muñoz Orozco, Fernando Castillo González, Leobigildo Córdova Téllez y Humberto Vaquera Huerta¹

¹Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. km 36.5 Carretera México-Texcoco. 56230, Montecillo, Texcoco, Edo. de México. Tel. 01-595-9520200 Ext. 1570, Fax 01-595-9520262.

* Autor para correspondencia (asvarela@colpos.mx)

RESUMEN

El maíz (*Zea mays* L. ssp. *mays*) es la especie cultivada más importante y diversa en México. La diversidad genética de las principales razas mexicanas de maíz se ha estudiado con base en datos agronómicos, morfológicos y marcadores moleculares como isoenzimas, aunque en este último caso solamente se ha considerado un número escaso de poblaciones representativas de cada raza de maíz. Por tanto, faltan estudios que revelen con profundidad el grado de variación genética existente dentro de razas. El objeto de esta investigación fue evaluar el polimorfismo isoenzimático de poblaciones de maíz del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México, área de distribución de la raza Zapalote Chico. Se evaluaron 40 poblaciones nativas y 10 representativas de otras razas como referencia para analizar la variación genética de 19 loci isoenzimáticos. Se encontró un total de 52 alelos con un promedio de 2.7 alelos por locus. Las poblaciones nativas tuvieron 49 alelos, que supera en 10 alelos a las poblaciones representativas de otras razas. El análisis de la diversidad genética de las poblaciones nativas, basado en el estadístico de diferenciación genética (G_{ST}), mostró que 88 % de la variación isoenzimática reside dentro de poblaciones y 12 % entre poblaciones. El análisis de conglomerados separó dos grupos de maíces nativos, el primero integró las poblaciones de maíz de la raza Zapalote Chico, mientras que el segundo agrupó las poblaciones conocidas localmente como Maíz Grande, con influencia de las razas Zapalote Chico e introgresión de Tuxpeño, Vandéno y Tepecintle. El análisis de las frecuencias génicas reveló el perfil isoenzimático de cada uno de los agrupamientos detectados. Los resultados obtenidos indican la presencia de variación genética en poblaciones de maíz nativas de Istmo de Tehuantepec, que puede aprovecharse en programas de mejoramiento genético.

Palabras clave: *Zea mays*, Zapalote Chico, diversidad genética, polimorfismo, isoenzimas.

SUMMARY

Maize (*Zea mays* L. ssp. *mays*) is the most important and diverse of the cultivated species in México. Genetic diversity of the primary Mexican races of maize has been studied on the basis of agronomic, morphological and molecular markers such as isozymes data; howe-

ver, the studies involving isozymes have only considered a low number of representative populations for each race; therefore, more in-depth studies are necessary for revealing the extent of genetic variation within races. The objective of this research was to evaluate the isozymatic polymorphism of maize populations from the Tehuantepec Isthmus, at Oaxaca, México, which is the area of natural distribution of the Zapalote Chico race. Forty native populationns and 10 populations representative of other maize races, were evaluated in order to analyze genetic variation of 19 isozyme loci. A total of 52 alleles, with an average of 2.7 alleles per locus, were found. Native populations had 49 alleles, outnumbering representative populations of other races by 10 alleles. Analysis of genetic diversity of the native populations, based on the statistic for genetic differentiation (G_{ST}) showed that 88 % of the isozymatic variation resides within populations and 12 % among populations. Cluster analysis separated two groups of native maize, the first one integrated populations of the Zapalote Chico race, while the second one grouped populations locally known as Maíz Grande, with some influence of races Zapalote Chico and introgession of Tuxpeño, Vandéno and Tepecintle. Gene frequencies analysis revealed the isozymatic profile for each group. Results indicate the presence of genetic variation into native maize populations from the Tehuantepec Isthmus, readily available for use in breeding programs.

Index words: *Zea mays*, Zapalote Chico, genetic diversity, polymorphism, isozymes.

INTRODUCCIÓN

La diversidad genética constituye la base para la evolución de los organismos, y en la agricultura tal diversidad constituye el reservorio de genes para hacer frente a una amplia gama de factores adversos e incrementar los rendimientos de las cosechas.

El maíz (*Zea mays* L.) es la especie cultivada con la mayor diversidad genética en el ámbito mundial. Para México se han descrito al menos 59 razas (Sánchez *et al.*, 2000), en las cuales se ha estudiado la diversidad mediante

caracteres morfológicos y alelos isoenzimáticos (Doebley *et al.*, 1985, Sánchez *et al.*, 2000); sin embargo, es notoria la falta de estudios de diversidad dentro de razas o dentro de regiones agrícolas específicas.

En el Istmo de Tehuantepec el maíz nativo o criollo es un cultivo importante. En el año 2008 se sembraron en la región 84 066 hectáreas con maíz, 87 % en condiciones de temporal y 13 % en riego, con un rendimiento promedio de 1.4 y 1.7 t ha⁻¹, respectivamente (SIAP, 2009). Los indígenas Zapotecas habitan principalmente en la zona de la planicie costera, donde predomina el cultivo del maíz de la raza Zapalote Chico y prevalecen las condiciones más extremas de viento en invierno, y con calor y desecación en verano. En las localidades de la zona montañosa las condiciones ambientales son contrastantes a las de la planicie, pues las temperaturas son más frescas y los vientos menos intensos; ahí las poblaciones de maíz son más tardías, con influencia del complejo de razas dentadas tropicales como Vandeño, Tuxpeño y Tepecintle.

Son pocos los estudios publicados en la raza Zapalote Chico, entre ellos el realizado por Ramírez *et al.* (1988) sobre selección familiar, quienes al no detectar respuesta a la selección concluyeron que su variabilidad era estrecha, y desde entonces prevalece esa idea entre los fitomejoradores. Sin embargo, en una exploración posterior más amplia, López *et al.* (2005) identificaron a nivel fenotípico una variabilidad importante, que ahora se pretende corroborar con marcadores bioquímicos, con el objeto de posicionar a esta raza en un escenario más favorable para su aprovechamiento en los programas de mejoramiento genético, lo que hasta ahora no ha ocurrido, a pesar de que cuenta con una serie de atributos sobre calidad de grano y resistencia a factores adversos. Los objetivos en esta investigación fueron: a) valorar el nivel de polimorfismo de isoenzimas en poblaciones de maíz de la región del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, y b) clasificar las poblaciones en grupos con base en la variación isoenzimática.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área de estudio

La región del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México comprende los distritos de Tehuantepec y Juchitán, los cuales integran 54 municipios. Ahí convergen dos sistemas montañosos; al oriente, la Sierra Madre de Chiapas, y al poniente, la Sierra Madre de Oaxaca, cuya conformación altitudinal permite el paso de fuertes corrientes de viento provenientes del norte durante los meses de octubre a marzo, con velocidades que superan los 100 km h⁻¹. En

esta región la altitud varía de cero a 2250 m; la temperatura promedio anual de 20 a 26 °C; la precipitación oscila entre 550 y 1490 mm, y la evaporación fluctúa entre 1200 y 2600 mm anuales. Lo anterior define tres tipos climáticos: cálido semiárido, al poniente de la región; cálido subhúmedo, predominante en la región, y semicálido subhúmedo, en las áreas con mayor altitud.

Material genético

Se evaluaron 40 poblaciones representativas del patrón morfológico de 120 poblaciones nativas de 38 municipios del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca (López *et al.*, 2005), incluyendo poblaciones de Zapalote Chico y Maíz Grande. Es importante señalar que los agricultores del Istmo de Tehuantepec usan el término Maíz Chico para referirse a poblaciones de la raza Zapalote Chico, típica de esa región y el término Maíz Grande para referirse al maíz diferente de Zapalote Chico. El término Maíz Grande no se refiere a la raza Zapalote Grande y no corresponde en forma pura a ninguna de las razas que identifican los fitomejoradores; su estrato más precoz, que se cultiva más cerca de la planicie costera tiene similitud, con Zapalote Chico, mientras que los estratos más tardíos están más alejados de la costa, conservan parentesco con Zapalote Chico pero con introgresión de otras razas como Vandeño, Tuxpeño y Tepecintle. En este contexto, el Maíz Grande posiblemente justifique su identificación como un complejo independiente, requiriéndose para ello de estudios adicionales.

Los datos de ubicación geográfica y sitios de colecta se muestran en los Cuadros 1 y 2. Adicionalmente, se evaluaron 10 poblaciones representativas de otras razas: LADA-434 (Nal-Tel) proporcionada por el banco de germoplasma de la Universidad Autónoma Chapingo, más las poblaciones CHIS-224 (Zapalote Grande), CHIS-578 (Clavillo), GUER-96 (Vandeño), OAXA-54 (Zapalote Chico), OAXA-244 (Olotillo), YUCA-108 (Nal-Tel), YUCA-117 (Dzit-Bacal), VERA-39 (Tuxpeño) y VERA-168 (Dzit-Bacal), proporcionadas por el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) (DBMU, 1992).

Análisis isoenzimático

Se analizaron 19 loci pertenecientes a las enzimas: fosfatasa ácida (*Acp1* y *Acp4*), alcohol deshidrogenasa (*Adh1*), catalasa (*Cat3*), esterasa (*E8*), β-glucosidasa (*Glu1*), glutamato oxaloacetato transaminasa (*Got1*, *Got2* y *Got3*), isocitrato deshidrogenasa (*Idh1*, *Idh2*), malato deshidrogenasa (*Mdh1*, *Mdh2*, *Mdh3*, *Mdh4* y *Mdh5*), 6-fosfogluconato deshidrogenasa (*Pgd1* y *Pgd2*) y fosfato isomerasa (*Phi1*), por contar con protocolos de tinción

confiables y estar distribuidos en ocho de los 10 cromosomas del maíz (Stuber *et al.*, 1988). Las enzimas se trajeron a partir de coleóptilos de 10 plántulas de 6 d después de siembra en cada población y de individuos de las líneas B73, Mo17, Tx303 y Mo24W, que son utilizadas como testigos con alelos conocidos. Posteriormente, las enzimas se separaron mediante electroforesis

en geles de almidón, y las bandas se revelaron con los protocolos descritos por Stuber *et al.* (1988). Después de la tinción se tomaron fotografías de los zimogramas para su lectura, y se tomó como referencia el desplazamiento de los alelos conocidos de las líneas testigo y el patrón de bandeo con las guías informadas por Stuber *et al.* (1988).

Cuadro 1. Sitio de colecta de las poblaciones de maíz Zapalote Chico utilizadas en el estudio.

Población	Lugar de colecta	Altitud (m)	Latitud Norte	Longitud Oeste
3	Jalapa del Marqués, Oax.	140	16° 26' 42"	95° 27' 03"
5	Chihuitán, Oax.	109	16° 35' 34"	95° 10' 02"
10	Tehuantepec, Oax.	35	16° 22' 48"	95° 13' 44"
11	Unión Hidalgo, Oax.	12	16° 28' 15"	95° 50' 00"
12	San Mateo del Mar, Oax.	5	16° 12' 33"	94° 59' 01"
13	San Blas Atempa, Oax.	22	16° 17' 12"	95° 10' 25"
14	Huanacastal, Oax.	30	16° 28' 37"	94° 28' 06"
17	Santa María Guienagati, Oax.	350	16° 44' 15"	95° 19' 03"
18	Santa María Guienagati, Oax.	350	16° 44' 15"	95° 21' 14"
21	Mixtequilla, Oax.	40	16° 22' 54"	95° 15' 27"
22	Reforma de Pineda, Oax.	27	16° 23' 47"	94° 27' 37"
25	San Pedro Huilotepec, Oax.	20	16° 14' 38"	95° 09' 08"
26	Santo Domingo Ingenio, Oax.	58	16° 35' 06"	94° 45' 57"
27	Chahuítas, Oax.	29	16° 17' 18"	94° 11' 26"
29	Santa María Totolapilla, Oax.	500	16° 35' 58"	95° 37' 25"
30	Santa María Totolapilla, Oax.	500	16° 35' 58"	95° 37' 25"
35	Tapanatepec, Oax.	20	16° 21' 46"	94° 11' 30"
36	San Francisco Ixhuatán, Oax.	17	16° 21' 00"	94° 28' 57"
37	Jalapa del Marqués, Oax.	177	16° 26' 22"	95° 30' 37"
38	Santo Domingo Ingenio, Oax.	58	16° 35' 06"	94° 45' 57"
39	Chahuítas, Oax.	29	16° 17' 18"	94° 11' 26"
40	Santiago Laollaga, Oax.	130	16° 35' 01"	95° 12' 37"

Cuadro 2. Sitio de colecta de las poblaciones de Maíz Grande y de otras razas estudiadas.

Población	Lugar de colecta	Altitud (m)	Latitud Norte	Longitud Oeste
1	Asunción Ixtaltepec, Oax.	30	16° 30' 10"	95° 03' 30"
2	San Pedro Huamelula, Oax.	77	16° 01' 30"	95° 39' 57"
4	San Vicente Mazatlán, Oax.	70	16° 07' 20"	95° 25' 25"
6	Santo Domingo Petapa, Oax.	237	16° 49' 17"	95° 08' 20"
7	San Dionisio del Mar, Oax.	10	16° 19' 14"	94° 45' 25"
8	Santo Domingo Petapa, Oax.	237	16° 49' 17"	95° 08' 20"
9	Santo Domingo Petapa, Oax.	237	16° 49' 17"	95° 08' 20"
15	San Pedro Huamelula, Oax.	77	16° 01' 30"	95° 39' 57"
16	San Pedro Huamelula, Oax.	77	16° 01' 30"	95° 39' 57"
19	Santiago Lachiguiri, Oax.	1300	16° 44' 00"	95° 31' 18"
20	Santiago Lachiguiri, Oax.	1100	16° 40' 20"	95° 32' 00"
23	Zanatepec, Oax.	89	16° 28' 35"	94° 21' 07"
24	San Miguel Tenango, Oax.	1550	16° 16' 00"	95° 36' 00"
28	Matías Romero, Oax.	180	16° 52' 27"	95° 02' 22"
31	Guevea de Humboldt, Oax.	500	16° 38' 49"	95° 30' 33"
32	San Juan Guichicovi, Oax.	275	16° 57' 30"	95° 05' 30"
33	Santa María Guienagati, Oax.	350	16° 44' 15"	95° 21' 14"
CHIS-224	San Felipe, Escuintla, Chis.	100	15° 20'	92° 40'
CHIS-578	Soyaló, Chis.	800	16° 54'	92° 55'
GUER-96	Petatlán, Gro.	50	17° 31'	101° 17'
OAXA-54	Niltepec, Oax.	100	16° 35'	94° 36'
OAXA-244	Costatitlán, Oax.	250	16° 32'	98° 09'
VERA-39	Gutiérrez Zamora, Ver.	106	20° 28'	97° 05'
VERA-168	Zapotalillo, Tihuatlán, Ver.	140	20° 37'	97° 34'
YUCA-108	Kantunil, Yuc.	30	20° 47'	89° 01'
YUCA-117	Hunucmá, Yuc.	30	21° 01'	89° 54'
LADA-434	Hobompich, QR.	22	19° 48'03"	88° 21'

Análisis de la diversidad genética

Con base en la lectura de los zimogramas se registró, en cada población, el número promedio de alelos por locus, las frecuencias génicas, el porcentaje de loci polimórficos, al considerar como tales aquéllos en los que la ocurrencia del alelo más frecuente no fuera superior a 95 %, la heterocigosidad esperada para cada subgrupo y la total (H_s y H_t), y el grado de diferenciación genética entre poblaciones (G_{ST}), calculado como: $G_{ST} = 1 - (H_s/H_t)$, donde H_s es la heterocigosidad de los individuos en relación con el subgrupo al que pertenecen y H_t es la heterocigosidad calculada en relación con el total de poblaciones del estudio. Para la estimación de estos parámetros se utilizaron los programas POPGENE versión 1.31 (Yeh *et al.*, 1999) y herramientas para análisis genéticos de poblaciones (Tools for Population Genetic Analyses, TFPGA) (Miller, 1997).

Análisis de agrupamientos

Con las frecuencias génicas se generó una matriz de distancias genéticas modificadas de Rogers mediante el paquete NTSYS-pc (Rohlf, 1993), y a partir de ésta se hizo un análisis de conglomerados con el método de Agrupamiento de Vecinos (Neighbor-Joining) (Saitou y Nei, 1987) mediante el programa análisis de datos genéticos (Genetic Data Analysis, GDA), versión 1.0 (Lewis y Zaykin, 2001); el filograma obtenido fue visualizado con el paquete TREEVIEW, versión 1.6.1 (Page, 1996).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Número de alelos

Se encontraron 49 alelos distribuidos en las 40 poblaciones locales estudiadas, con un promedio de 2.4 alelos por locus para las poblaciones de Zapalote Chico (Cuadro 3) y de 2.6 para las de Maíz Grande (Cuadro 4), los cuales son valores que están dentro de los intervalos típicos para los estudios con isoenzimas en maíz y aportan un primer elemento para afirmar que los maíces del Istmo de Tehuantepec, representados por la raza Zapalote Chico y el complejo de Maíz Grande, tienen una variabilidad genética comparable con la de otros grupos raciales. Por ejemplo, Sánchez *et al.* (2000) encontraron variación en el número promedio de alelos desde 1.5 en la raza Harinoso de Ocho, hasta 3.4 en la raza Zamorano Amarillo; en tanto que Goodman y Stuber (1983) identificaron en las razas de Bolivia Paru con 1.3 y Yungueño con 2.7. Al comparar el número promedio de alelos por locus obtenido en esta investigación con los informados en otros estudios (Cuadro 5), se aprecian

valores altos (9.3 y 6.4) en los estudios de Sánchez *et al.* (2000) y Bretting *et al.* (1990), mientras que Smith (1986) encontró un valor de 2.8, similar al obtenido en este trabajo. Al parecer, independientemente de las poblaciones, la multiplicidad de alelos es inherente al locus *Glu1*; lo cual coincide con los estudios realizados por Goodman y Stuber (1983), Smith (1986), Bretting *et al.* (1990) y Sánchez *et al.* (2000).

Porcentaje de loci polimórficos

Las 50 poblaciones estudiadas presentaron 69.5 % de loci polimórficos, y algo menores, 58 % para las poblaciones de Zapalote Chico (Cuadro 3) y 68 % para las de Maíz Grande (Cuadro 4); para el mismo conjunto de loci, Sánchez *et al.*, (2000) encontraron valores desde 38.8 % para la raza Harinoso de Ocho, hasta 88.8 % en las razas Tehua y Tabilla de Ocho; y Goodman y Stuber (1983) con razas de Bolivia identificaron en la raza Paru el menor porcentaje de loci polimórficos (33.3 %), y en las razas Yungueño y Argentino el mayor polimorfismo (77.7 %). Estos resultados demuestran que la diversidad genética en los maíces de la región de estudio no es tan restringida como se suponía.

Heterocigosidad

La heterocigosidad esperada por locus en el grupo de poblaciones nativas y las representativas de otras razas fue igual (0.22) (Cuadro 2), a pesar de que las 40 poblaciones nativas tuvieron un mayor promedio de alelos por locus; es probable que la mayor aparición de alelos raros (con frecuencia < 1 %), en el grupo de poblaciones nativas versus el grupo de poblaciones representativas (18 vs. 8 % de alelos raros), contribuyó a que la heterocigosidad fuera igual en ambos grupos. Al comparar los resultados de heterocigosidad esperada de los dos grupos con la obtenida en otros estudios (Cuadro 6), ésta fue similar a la obtenida por otros autores (Goodman y Stuber, 1983; Sánchez *et al.*, 2000; Bretting *et al.*, 1990 y Smith, 1986); lo que demuestra nuevamente que las poblaciones del Istmo de Tehuantepec tienen una diversidad comparable con la de otros grupos de poblaciones de maíz. Se ha postulado que las isoenzimas se ajustan a un modelo infinito de evolución, que junto con el hecho de ser marcadores esencialmente neutros a la selección (Kimura, 1983), genera nuevos alelos a tasas comparables entre poblaciones, con poca relación con las condiciones ambientales y sistemas agrícolas practicados. Lo anterior hace factible la inclusión de estos maíces en programas de fitomejoramiento, ya que poseen un cúmulo de complejos genéticos altamente favorables (Muñoz, 2005).

Cuadro 3. Número de alelos por locus, número promedio de alelos (NPA), porcentaje de loci polimórficos (% LP) y heterocigosidad esperada (Hs) en 23 poblaciones de maíz Zapalote Chico.

Población	Locus													Hs [†]				
	<i>Acp1</i>	<i>Acp4</i>	<i>Cat3</i>	<i>Est8</i>	<i>Glu1</i>	<i>Got1</i>	<i>Idh1</i>	<i>Mdh2</i>	<i>Mdh1</i>	<i>Mdh3</i>	<i>Mdh4</i>	<i>Pgd1</i>	<i>Pgi1</i>	NPA [‡]	% LP [‡]			
3	2	3	1	1	2	2	1	3	1	2	2	2	2	1.6	53	0.20		
5	2	2	2	1	4	2	1	3	1	1	2	2	1	1.6	47	0.19		
10	2	3	1	1	3	1	1	3	1	1	2	2	2	1.5	37	0.18		
11	2	3	1	2	2	2	1	2	1	1	2	2	2	1.6	53	0.17		
12	2	3	1	2	3	2	1	2	2	1	1	2	2	1.7	58	0.19		
13	2	2	1	1	2	2	1	2	1	1	1	2	4	1.5	42	0.17		
14	2	3	1	2	4	2	1	2	1	1	2	2	3	1.7	53	0.20		
17	2	3	1	3	3	2	1	2	2	1	1	2	2	2	1.7	58	0.21	
18	2	3	1	1	3	2	1	2	2	1	1	2	2	2	1.6	53	0.18	
21	2	3	1	3	3	1	1	2	1	1	2	1	2	2	1.6	47	0.21	
22	2	3	1	1	2	2	2	1	3	1	1	2	2	2	1.6	53	0.19	
25	2	3	1	2	3	2	1	2	2	1	1	2	2	2	1.7	58	0.21	
26	2	2	1	2	3	2	1	1	3	1	1	1	2	2	2	1.5	42	0.14
27	2	3	1	1	2	1	1	2	1	2	1	2	2	2	2	1.5	47	0.18
29	2	3	1	3	2	2	1	2	1	3	1	1	2	2	2	1.7	53	0.18
30	2	3	1	1	2	3	1	2	2	2	1	2	2	2	2	1.7	58	0.21
35	2	2	1	1	3	2	1	2	2	1	1	2	2	2	2	1.6	53	0.19
36	2	2	1	1	2	1	1	2	2	1	1	2	2	2	2	1.5	47	0.16
37	2	3	1	4	3	2	1	2	1	2	1	1	2	2	3	1.8	53	0.23
38	2	3	1	1	2	3	1	2	1	2	1	1	2	2	2	1.6	47	0.20
39	2	2	1	2	2	2	1	2	2	3	1	1	2	2	2	1.6	58	0.21
40	2	2	1	1	2	2	1	2	1	2	1	1	2	1	1	1.4	42	0.14
Subtotal		2	4	2	4	6	2	3	2	3	1	2	2	4	2.4	58	0.21	

[†]Incluye los loci monomórficos *Adh1*, *Got2*, *Got3* y *Pgd2*.

Cuadro 4. Número de alelos por locus, número promedio de alelos (NPA), porcentaje de loci polimórficos (% LP) y heterocigosidad esperada (Hs) en 17 poblaciones de Maíz Grande y 10 poblaciones representativas de otras razas de maíz.

Población	Locus														NPA [†]	% LP [†]	Hs [†]	
	<i>Acp1</i>	<i>Acp4</i>	<i>Cat3</i>	<i>Esr8</i>	<i>GluI</i>	<i>Got1</i>	<i>Idh1</i>	<i>Idh2</i>	<i>Mdh1</i>	<i>Mdh2</i>	<i>Mdh3</i>	<i>Mdh4</i>	<i>Pgd1</i>	<i>Phi1</i>				
1	2	3	1	1	2	2	1	2	1	3	1	1	2	2	2	1.6	53	0.20
2	2	4	1	1	2	1	2	2	1	2	1	2	2	2	2	1.6	53	0.21
4	2	2	1	1	2	2	1	2	1	2	1	1	2	2	2	1.5	47	0.20
6	2	4	1	2	3	2	1	2	1	2	1	1	2	2	2	1.7	53	0.22
7	2	4	1	2	4	2	1	2	1	3	1	2	2	2	2	1.8	58	0.24
8	2	2	1	2	3	2	1	2	1	2	1	2	2	1	1	1.6	53	0.21
9	2	3	1	1	2	2	1	2	2	1	2	1	2	2	3	1.7	58	0.20
15	2	3	1	1	2	1	2	2	2	1	1	1	1	2	2	1.5	47	0.14
16	2	3	1	1	3	2	1	1	2	2	1	1	2	1	2	1.5	42	0.15
19	2	3	1	1	3	2	2	2	2	1	2	1	2	1	2	1.7	58	0.19
20	2	3	1	2	3	1	1	2	2	2	1	1	1	2	3	1.6	47	0.17
23	2	3	2	2	1	1	1	2	2	3	1	1	2	2	1	1.6	53	0.20
24	2	3	1	1	2	2	1	2	1	3	1	2	2	1	2	1.6	47	0.20
28	2	3	1	2	3	2	1	2	2	2	1	1	2	2	2	1.7	58	0.18
31	2	3	1	2	3	2	2	2	2	2	1	2	1	2	2	1.7	63	0.21
32	2	3	1	2	2	2	1	2	2	1	2	1	2	2	2	1.6	58	0.22
33	2	2	1	1	3	1	1	2	2	2	1	1	2	2	2	1.5	47	0.17
Subtotal	2	5	2	4	6	3	3	2	3	1	2	2	2	2	4	2.6	68	0.22
CHIS-224	2	1	1	3	1	1	2	1	2	1	1	2	1	2	1	1.5	37	0.17
CHIS-578	2	3	1	1	3	2	1	2	1	2	1	2	2	2	1	1.6	47	0.17
GUER-96	2	3	1	1	2	1	1	2	2	2	1	2	2	2	1	1.5	47	0.21
OAXA-54	2	3	1	1	3	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	1.5	42	0.18
OAXA-244	2	3	1	1	3	1	2	2	2	1	2	1	2	2	1	1.6	53	0.17
VERA-39	2	3	1	1	3	2	1	2	2	2	1	2	2	2	1	1.6	53	0.22
VERA-168	2	2	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	1	2	1	1.5	47	0.16
YUCA-108	2	2	1	1	2	1	1	2	1	2	1	1	2	2	2	1.4	42	0.14
YUCA-117	3	3	1	1	2	2	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1.5	37	0.17
LADA-434	2	3	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1.4	32	0.13
Subtotal	3	3	2	1	5	2	3	2	2.1	74	0.22							

[†]Incluye los loci monomórficos *Adh1*, *Got2*, *Got3* y *Pgd2*.

Cuadro 5. Comparación del número de alelos entre germoplasma de diferentes estudios con el mismo grupo de loci de isoenzimas usado en las poblaciones del Istmo de Tehuantepec y las 10 razas típicas de maíz.

Germoplasma	Número de alelos en cada locus																				
	Acpl	Acp4	Adhl	Cat3	GluI	Esr8	Got1	Got2	Got3	Ldh1	Ldh2	Mdh1	Mdh2	Mdh3	Mdh4	Mdh5	Pgd1	Pgd2	Phl1	PLP 95%	
40 Pob. Istmo ^a	2	5	1	2	4	7	3	1	1	3	2	3	3	1	2	2	2	1	4	2.6	68.4
10 Pob. Repr. ^{b†}	3	3	1	2	1	5	2	1	1	3	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2.1	73.6
31 Razas Bolivia ^c	-	4	8	6	16	4	3	2	4	5	7	5	4	3	6	5	5	6	5.5	88.9	
59 Razas Méx. ^{c, d}	10	-	5	15	9	28	8	5	6	6	10	10	10	5	13	6	9	5	8	9.3	72.2
19 Razas Guat. ^d	9	-	4	8	5	17	7	5	6	6	4	7	9	5	4	5	6	3	6	6.4	88.9
47 Pob. USA ^{e, f}	5	-	2	2	-	7	2	2	1	2	3	3	5	2	1	2	1	2	2.8	3	82.4

APL: alelos por locus, que incluye los loci monomórficos *Adhl*, *Got2*, *Got3* y *Pgd2*; PLP: porcentaje de loci polimórficos; ^apoblaciones nativas del Istmo, ^bpoblaciones representativas de otras razas típicas de maíz, ^cGoodman y Stuber (1983), ^dSánchez et al. (2000), ^eBretting et al. (1990), ^fSmith (1986).

Cuadro 6. Heterocigocidad esperada de 40 poblaciones de maíz del Istmo de Tehuantepec y poblaciones representativas de otras razas típicas de maíz.

Germoplasma	Heterocigocidad esperada para cada locus																			
	Acpl	Acp4	Adhl	Cat3	Esr8	GluI	Got1	Got2	Got3	Ldh1	Ldh2	Mdh1	Mdh2	Mdh3	Mdh4	Mdh5	Pgd1	Pgd2	Phl1	Media
40 Pob. Istmo [†]	0.50	0.63	0.0	0.01	0.13	0.55	0.19	0.00	0.00	0.34	0.11	0.51	0.00	0.03	0.36	0.50	0.00	0.00	0.25	0.22
10 Pob. Repr. ^{††}	0.54	0.65	0.0	0.02	0.00	0.6	0.24	0.00	0.00	0.1	0.29	0.17	0.46	0.04	0.17	0.46	0.50	0.00	0.00	0.22
31 Razas Bol. ^{†††}	0.51	-	0.06	0.42	0.15	0.48	0.44	0.04	0.01	0.13	0.14	0.21	0.49	0.09	0.01	0.36	0.52	0.04	0.12	0.23
59 Razas Méx. [†]	0.63	-	0.02	0.2	0.19	0.83	0.22	0.01	0.05	0.32	0.47	0.19	0.63	0.18	0.04	0.28	0.45	0.01	0.22	0.27
19 Razas Guat. ^{††}	0.60	-	0.05	0.09	0.34	0.82	0.23	0.01	0.04	0.45	0.46	0.15	0.52	0.13	0.02	0.24	0.37	0.00	0.28	0.27
47 Pob. USA [†]	0.60	-	0.29	0.22	-	0.64	0.04	0.14	0.00	0.03	0.5	0.22	0.67	0.18	0.00	0.06	0.43	0.02	0.21	0.25

[†]Poblaciones nativas del Istmo, ^{††}poblaciones representativas de otras razas, ^{†††}poblaciones representativas de otras razas, ^{†††}Goodman y Stuber (1983), ^{†††}Sanchez et al. (2000), ^{†††}Bretting et al. (1990), ^{†††}Smith (1986).

Frecuencias génicas

El número de alelos raros, con frecuencia <0.01 , fue de 12 (23 %) en las 50 poblaciones estudiadas. Para este tipo de alelos, diversos autores han reportado valores semejantes a los aquí obtenidos. Por ejemplo, Smith (1986) reportó nueve de 56 alelos (16 %) en 47 poblaciones de polinización libre del complejo racial dentado de la faja maicera; Revilla y Tracy (1995) encontraron 13 de 60 alelos (21 %) en poblaciones de maíz dulce y un caso extremo es el informado por Sánchez *et al.* (2000) para 59 razas de México, en las cuales de 303 alelos observados, 194 (64 %) tuvieron frecuencias bajas. Es poco conocido el efecto fenotípico asociado con las frecuencias altas de algunos alelos; sin embargo, las diferencias entre frecuencias génicas del germoplasma es un buen indicativo de su contribución valiosa a los programas de mejoramiento (Lu *et al.*, 2002).

La experiencia de décadas en fitomejoramiento muestra que las poblaciones de maíz provenientes de diferentes regiones presentan cierta divergencia en sus frecuencias génicas, debido posiblemente a uno o a la combinación de varios factores como deriva genética, mutación, cambios en la presión de selección asociados con desplazamientos a nuevos ambientes y aislamiento reproductivo (Doebley *et al.*, 1986). Ello ha originado que existan poblaciones con combinaciones únicas de alelos de isoenzimas, y permitido su ubicación dentro de un grupo particular de poblaciones o dentro de una raza. Para las poblaciones de maíz del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, los resultados indican que han acumulado alelos en diferentes frecuencias génicas que las distinguen de las poblaciones geográficamente cercanas, como las razas de Guatemala (Bretting *et al.*, 1990). Sin duda, la selección natural y los factores ambientales adversos como calor, sequía, viento y plagas (Muñoz, 2005), aunado a la selección artificial para obtener derivados alimenticios de calidad culinaria, han conducido a las poblaciones de maíz del Istmo de Tehuantepec por una ruta evolutiva sustancialmente diferente a la de otras poblaciones a lo largo de 5000 años (Gutiérrez-Nava *et al.*, 1998).

Diferenciación genética entre poblaciones

La diferenciación genética relativa (G_{ST}) es un parámetro introducido por Nei (1975) como una extensión de F_{ST} ¹ para el caso de alelos múltiples, comunes en

isoenzimas, y de manera práctica denota la proporción de la variabilidad entre poblaciones, y es el complemento atribuido a la variabilidad dentro de las mismas. En el Cuadro 7 se muestra un valor de G_{ST} de 0.126 en las poblaciones del Istmo; es decir, alrededor de 88 % de la variación isoenzimática reside dentro de poblaciones y 12 % entre ellas, con mayor diferenciación genética relativa entre las poblaciones representativas de otras razas, atribuible a sus diferentes orígenes y patrimonios genéticos.

Con base en el valor de G_{ST} y en el criterio establecido por Snyder *et al.* (1985), que considera que una divergencia genética moderada posee valores de G_{ST} de 0.05 a 0.15, y alta de 0.15 a 0.25, las poblaciones del Istmo de Tehuantepec se clasifican con un nivel moderado de divergencia genética. En otros estudios que se consignan en el Cuadro 7 se obtuvieron valores similares de G_{ST} al de los maíces del Istmo de Tehuantepec, como en las poblaciones de maíz del norte de España (Llauradó *et al.*, 1993). El valor bajo de G_{ST} observado en las poblaciones nativas puede atribuirse a que el área explorada fue relativamente pequeña y con predominancia de la raza Zapalote Chico; a diferencia de Doebley *et al.* (1985) y Pflüger y Schlatter (1996), quienes con muestras representativas a nivel de país, y Lu *et al.* (2002), que evaluaron 2000 poblaciones colectadas en el suroeste de China, encontraron valores altos de G_{ST} . Llauradó *et al.* (1993) obtuvieron un valor de G_{ST} similar al encontrado en este estudio probablemente porque las 86 poblaciones nativas evaluadas provinieron de una sola región del norte de España.

Análisis de agrupamiento

Los valores de las relaciones de similitud separaron a las 50 poblaciones en dos grupos. El grupo basal, indicado con el número II, lo constituyeron las poblaciones de la raza Zapalote Chico, mientras que en el grupo superior, indicado con el número I, predominaron las poblaciones de áreas de mayor altitud y más húmedas de la región, correspondiente al Maíz Gande, con influencia de la raza Tuxpeño y alguna similitud con otras razas como Vandeño y Tepecintle. El Grupo I se caracterizó por la frecuencia alta de los alelos *Glu1-2*, *Pgd1-2* e *Idh2-6* (0.48, 0.60 y 0.30, respectivamente), mientras que el Grupo II se caracterizó por frecuencias altas de los alelos *Glu1-6*, *Pdg1-3.8* e *Idh2-4* (0.67, 0.56 y 0.84, respectivamente).

La variación de las frecuencias génicas entre los grupos detectados, no fue tan marcada como la obtenida para las colecciones de maíces cristalinos y dentados de los Estados Unidos (Doebley *et al.*, 1986), para los que se reportaron al menos 12 alelos con fuerte discontinuidad; tal discontinuidad puede estar implicada en la alta

¹ F_{ST} es el grado de diferenciación genética de las poblaciones, calculado con información de marcadores dominantes o codominantes con uno o dos alelos por locus. Valores bajos de F_{ST} indican cercanía genética entre poblaciones, y valores altos indican fijación de diferentes alelos, debido a un reducido flujo genético entre poblaciones a causa de aislamiento, deriva genética o cambios en la presión de selección.

heterosis mostrada por los híbridos entre estas poblaciones y su consistente respuesta a la selección. El número y tipo de loci que más discrimina a las poblaciones es varia-

ble. Por ejemplo, Pflüger y Schlatter (1996) encontraron que los loci *Acp1*, *Adh1*, *Cat3*, *E8* y *Mdh2*, fueron los más discriminantes para 40 poblaciones de maíz

Cuadro 7. Valores de la diferenciación genética relativa (*Gst*) de las poblaciones nativas, representativas de otras razas, total y de otros estudios para 19 loci de maíz evaluados.

Locus	Nativas [†]	Típicas [†]	Global [†]	34 razas México ^{††}	18 razas Argentina ^{†††}	27 pob. China. [†]	86 pob. España [¶]
<i>Acp1</i>	0.078	0.279	0.122	0.269	0.212	0.233	-
<i>Acp4</i>	0.122	0.154	0.132	-	0.206	0.338	-
<i>Adh1</i>	-	-	-	0.321	0.492	0.182	0.085
<i>Cat3</i>	0.083	0.091	0.090	0.338	0.224	0.159	-
<i>Est8</i>	0.139	-	0.148	0.203	0.148	0.034	0.127
<i>Glu1</i>	0.163	0.222	0.189	0.278	-	-	0.109
<i>Got1</i>	0.092	0.348	0.154	0.250	-	0.400	0.118
<i>Got2</i>	-	-	-	0.263	-	0.100	0.109
<i>Got3</i>	-	-	-	0.200	-	-	-
<i>Idh1</i>	0.375	0.356	0.371	0.233	-	-	0.102
<i>Idh2</i>	0.136	0.185	0.146	0.283	-	-	0.116
<i>Mdh1</i>	0.107	0.375	0.186	0.342	0.381	0.383	0.323
<i>Mdh2</i>	0.093	0.253	0.124	0.256	0.167	0.233	0.118
<i>Mdh3</i>	-	0.184	0.200	0.362	0.065	0.364	0.243
<i>Mdh4</i>	0.059	0.288	0.216	0.356	0.107	-	-
<i>Mdh5</i>	0.122	0.152	0.139	0.361	0.086	-	0.103
<i>Pgd1</i>	0.174	0.271	0.194	0.273	-	0.424	0.140
<i>Pgd2</i>	-	-	-	0.240	-	0.469	0.643
<i>Phi1</i>	0.105	0.091	0.126	0.215	0.207	-	0.259
Gst TOTAL	0.126	0.235	0.154	0.276	0.218	0.281	0.128

[†]Valores obtenidos en este trabajo; ^{††}Doebley *et al.* (1985); ^{†††}Pflüger y Schlatter (1996); [†]Lu *et al.* (2002); [¶]Llaurodó *et al.* (1993).

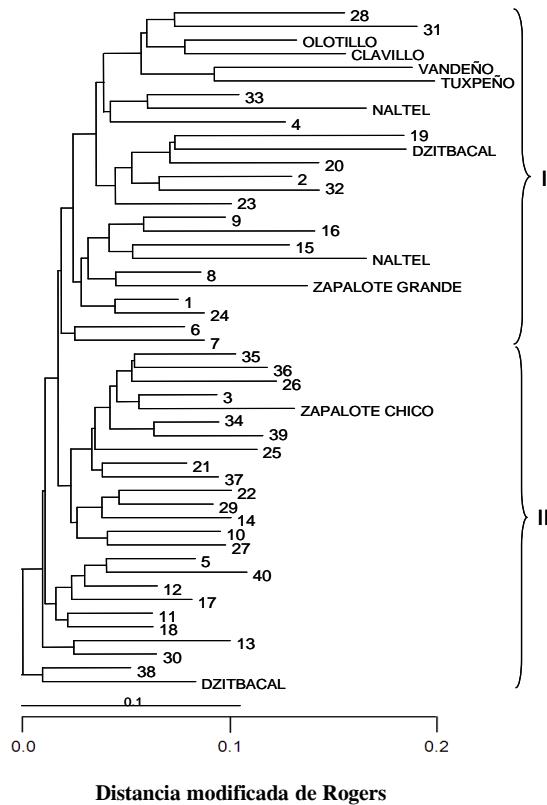


Figura 1. Filograma del análisis de agrupamiento para 50 poblaciones de maíz obtenidos con la matriz de distancias modificadas de Rogers derivadas de 52 alelos de isoenzimas y el método de Agrupamiento de Vecinos (Neighbor-Joining). Los números arábigos indican el número de población.

CONCLUSIONES

En la región explorada del Istmo de Tehuantepec las poblaciones nativas tienen una proporción relativamente alta de alelos raros (23 %), valores bajos para el número de alelos por locus (2.6) y porcentaje de alelos polimórficos (68.4), y heterocigosidad (0.22) comparable con otras poblaciones estudiadas.

La diferenciación genética de las poblaciones de maíz del Istmo de Tehuantepec fue moderada, con una variabilidad de 88 y 12 % dentro y entre poblaciones, respectivamente.

Se identificaron dos grupos de diversidad genética cuyas frecuencias génicas tuvieron correspondencia con una caracterización morfológica realizada con anterioridad, que permite separar las poblaciones de Maíz Grande de las de Zapalote Chico.

BIBLIOGRAFÍA

- Bretting P K, M M Goodman, C W Stuber (1990)** Isozymatic variation in Guatemalan races of maize. Amer. J. Bot. 77:211-225.
- DBMU (1992)** Data of the Latin American Maize Project. Also Maize Data from Agriculture Canada, CIMMYT, Central and South American Countries and USDA Agricultural Research Service. Compact Disc. GRIN Database Management Unit. USDA-ARS-PSI-NGRL. Beltsville, MA.
- Doebley J F, M M Goodman, C W Stuber (1985)** Isozyme variation in races of maize from Mexico. Amer. J. Bot. 72:629-639.
- Doebley J F, M M Goodman, C W Stuber (1986)** Exceptional genetic divergence of Northern flint corn. Amer. J. Bot. 73:64-69.
- Goodman M M, C W Stuber (1983)** Races of maize. VI. Isozyme variation among races of maize in Bolivia. Maydica 28:169-187.
- Gutiérrez-Nava M L, C A Warren, P León, V Walbot (1998)** Transcriptionally active MuDR, the regulatory element of the mutator transposable element family of *Zea mays*, is present in some accessions of the Mexican land race Zapalote Chico. Genetics 149:329-346.
- Kimura M (1983)** The Neutral Theory of Molecular Evolution. Cambridge University Press. London. 384 p.
- Lewis P O, D Zaykin (2001)** Genetic Data Analysis: computer program for the analysis of allelic data. Version 1.0 (d16c). Disponible en: <http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>; (Junio 2008).
- Llauradó M, J Moreno G, P Arús (1993)** Classification of northern Spanish populations of maize by methods of numerical taxonomy. II. Isozyme variation. Maydica 38:249-258.
- López R G, A Santacruz V, A Muñoz O, F Castillo G, L Córdova T, H Vaquera H (2005)** Caracterización morfológica de poblaciones nativas de maíz del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. Interciencia 30:284-290.
- Lu H, J S Li, J L Liu, R Bernardo (2002)** Allozyme polymorphisms of maize populations from southwestern China. Theor. Appl. Genet. 104:119-126.
- Miller M P (1997)** Tools for population genetic analyses (TFPGA) 1.3: A Windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data. Disponible en: <http://www.marksgeneticssoftware.net/tfga.htm> (Febrero 2010).
- Muñoz O A (2005)** Centli-maíz. Prehistoria e Historia, Diversidad, Potencial, Origen Genético y Geográfico. 2^a. ed. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. de México. 210 p.
- Nei M (1975)** Molecular Population Genetics and Evolution. North Holland/American Elsevier. Amsterdam. 288 p.
- Page R D M (1996)** Treeview: An application to display phylogenetic trees on personal computers. Comput. Appl. Biosci. 12:357-358.
- Pflüger L A, A R Schlatter (1996)** Isozyme variation in some races of maize from Argentina. Genet. Res. Crop Evol. 43:357-362.
- Ramírez F A, H H Ángeles A, J D Molina G (1988)** Selección familiar de progenies autofecundadas en una población de maíz (*Zea mays* L.) de la raza Zapalote Chico. Agrociencia 74:103-114.
- Revilla P, W F Tracy (1995)** Isozyme variation and phylogenetic relationships among open-pollinated sweet corn cultivars. Crop Sci. 35:219-227.
- Rohlf F J (1993)** NTSYS-pc Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Versión 1.8. Department of Ecology and Evolution. State University of New York. New York, N.Y.
- Saitou N, M Nei (1987)** The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. Mol. Biol. Evol. 4:406-425.
- Sánchez G J J, M M Goodman, C W Stuber (2000)**. Isozymatic and morphological diversity in the races of maize of Mexico. Econ. Bot. 54:43-59.
- SIAP (2009)** Anuario Estadístico de la Producción Agrícola. Estado de Oaxaca. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. SAGARPA. México, D.F. Disponible en: http://www.siap.gob.mx/aagricola_siap/icultivo/index.jsp (Noviembre 2009).
- Smith J S C (1986)** Genetic diversity within the corn belt dent racial complex of maize (*Zea mays* L.). Maydica 31:349-367.
- Snyder L A, D Freifelder, D L Hartl (1985)** General Genetics. Jones & Bartlett. Boston, MA. 666 p.
- Stuber C W, J F Wendel, M M Goodman, J S C Smith (1988)** Techniques and scoring procedures for starch gel electrophoresis of enzymes from maize (*Zea mays* L.). North Carolina Agric. Res. Ser. Tech. Bull. 286. North Carolina State University. Raleigh, NC. 87 p.
- Yeh C F, R Yang, T Boyle (1999)** POPGENE Version 1.31. Microsoft Windows-based Freeware for Population Genetic Analysis. Quik User Guide. University of Alberta and Center for International Forestry Research. Edmonton, AB. Canada. 29 p.