



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

**INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN
CIENCIAS AGRÍCOLAS**

CAMPUS MONTECILLO

**POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y
PRODUCTIVIDAD**

GENÉTICA

**DIVERSIDAD DE MAÍCES NATIVOS DE TRES NICHOS
ECOLÓGICOS DEL ALTIPLANO POBLANO-TLAXCALTECA**

GREGORIO ALVARADO BELTRÁN

T E S I S
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO
2010

La presente tesis titulada: **Diversidad de maíces nativos de tres nichos ecológicos del altiplano poblano-tlaxcalteca**, realizada por el alumno **Gregorio Alvarado Beltrán**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS

RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
GENÉTICA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO:



DR. AMALIO SANTACRUZ VARELA

DIRECTOR DE TESIS:



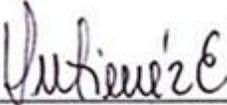
DR. HIGINIO LÓPEZ SÁNCHEZ

ASESOR:



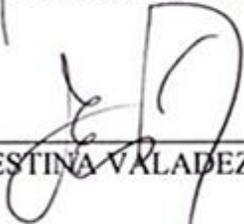
DR. ABEL MUÑOZ OROZCO

ASESORA:



DRA. MA. ALEJANDRA GUTIÉRREZ ESPINOSA

ASESORA:



DRA. ERNESTINA VALADEZ MOCTEZUMA

Montecillo, Texcoco, México. Julio de 2010

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (**CONACYT**), por el apoyo económico brindado para realizar mis estudios de Doctorado.

Al Colegio de Postgraduados, en especial al programa de Genética por haberme dado la formación, el espacio y la oportunidad para realizar mis estudios de Doctorado.

A la línea prioritaria de investigación **LPI 6 “Conservación y Mejoramiento de Recursos Fitogenéticos”**, y a los investigadores Dr. Abel Gil Muñoz, Dr. Higinio López Sánchez y Dr. Pedro Antonio López por haberme brindado la oportunidad de ser parte del proyecto de investigación que ellos atinadamente dirigen.

A los Doctores Amalio Santacruz Varela e Higinio López Sánchez, presidente de mi Consejo Particular y Director de Tesis, respectivamente, por todo su apoyo, enseñanza, orientación e interés en mi formación doctoral y por llevar a buen término la presente investigación y a los integrantes de mi Consejo Particular, Dr. Abel Muñoz Orozco, Dra. Ma. Alejandra Gutiérrez Espinosa y Dra. Ernestina Valadez Moctezuma, por sus observaciones acertadas, valiosas sugerencias y por darme ánimo en el desarrollo y conclusión de la presente investigación. Agradezco también al Dr. Leobigildo Córdova Téllez por haber aceptado ser mi Sinodal.

Al Dr. José Crossa Iriart, al Dr. Mateo Vargas Hernández y al Dr. Amalio Santacruz Varela, por su apoyo y sugerencias en la realización de los análisis estadísticos de la presente investigación.

A mis compañeros en la fase de campo y laboratorio M.C. Rene Hortelano Santa Rosa e Ing. César del Ángel Hernández Galeno por haber formado un equipo de trabajo muy sólido, sin el cual las dos fases de la investigación no hubieran sido concluidas exitosamente. A todo el personal de Genética; en especial a Dalila Torres V. asistente administrativa, a Juan Herrera del Laboratorio de Semillas, a Yolanda Carrillo R. asistente administrativa del Dr. Amalio, los cuales son un valioso soporte para todos los estudiantes, al Dr. Carlos Ramírez H. y Dr. Javier López U., por haberme facilitado las instalaciones del Laboratorio de Genética forestal para hacer el estudio isoenzimático de las poblaciones nativas de maíz.

DIVERSIDAD DE MAÍCES NATIVOS DE TRES NICHOS ECOLÓGICOS DEL ALTIPLANO POBLANO-TLAXCALTECA

Gregorio Alvarado Beltrán, Dr.

Colegio de Postgraduados, 2010

Con la finalidad de evaluar el nivel de diversidad morfológica y genética de maíces nativos de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla, correspondientes a los estados de Puebla y Tlaxcala, se desarrolló la presente investigación, la cual se dividió en dos etapas. La primera comprendió una caracterización morfológica, evaluando 134 poblaciones nativas de la región de estudio, siete testigos raciales y tres testigos comerciales, en un diseño experimental látice simple 12 x 12 con dos repeticiones en tres localidades, registrándose 21 caracteres morfológicos. La segunda consistió en un análisis isoenzimático en 49 poblaciones nativas representativas y cinco testigos raciales, explorando diez sistemas enzimáticos que codifican para 19 loci. En la primera se detectó una gran diversidad morfológica entre poblaciones, observándose diferenciación de materiales nativos pertenecientes a las razas Chalqueño y Cónico. En la segunda, los parámetros de diversidad genética indicaron 88.0% de loci polimórficos, un promedio de 2.44 alelos por locus y una heterocigosidad esperada de 0.209. La estructura poblacional mostró un alto grado de diferenciación entre poblaciones (0.127), con una variación intrapoblacional del 87.3% y una variación entre poblaciones del 12.7%. El análisis conjunto entre caracteres morfológicos e isoenzimas mostró la existencia de una amplia diversidad entre materiales, concluyendo que los materiales nativos están en constante evolución y adaptación al medio ambiente que los rodea, gracias a la selección hecha por los campesinos de la región. Al explorar las relaciones filogenéticas entre poblaciones utilizando el método de Agrupamiento de Vecinos con las distancias modificadas de Rogers, se encontró que las poblaciones de Libres y Mazapiltepec tuvieron mayor similitud genética.

Palabras clave: *Zea mays* L., Poblaciones nativas, Recursos fitogenéticos, Variabilidad genética.

DIVERSITY OF MAIZE NATIVE TO THREE ECOLOGICAL NICHES FROM PUEBLA AND TLAXCALA HIGHLANDS

Gregorio Alvarado Beltrán, Dr.

Colegio de Postgraduados, 2010

In order to assess the existing level of morphological and genetic diversity of maize native to the Libres, Mazapiltepec and Huamantla ecological niches in the states of Puebla and Tlaxcala, México, this research was carried out. The study was divided into two stages. The first stage included a morphological characterization, evaluating 134 landraces native to the studied region, seven racial checks and three commercial checks under a simple 12×12 lattice experimental design with two replications at three localities, through the use of 21 morphological traits. The second stage consisted in an isozymatic analysis over 49 representative landraces and five racial checks, exploring ten enzymatic systems that code for 19 loci. In the first stage large morphological diversity was detected among populations, noticing differentiation of landraces pertaining to the Chalqueño and Cónico races. Regarding the second stage, parameters of genetic diversity indicated 88.0% of polymorphic loci, an average of 2.44 alleles by locus, and expected heterozygosity of 0.209. The population structure showed high degree of differentiation between populations (0.127), with 87.3% of the variation within populations and 12.3% among populations. The joint analysis including both morphological characters and isozymes showed the existence of large diversity between materials, concluding that landraces are in constant evolution and adaptation to the surrounding environment, due to the selection performed by farmers of the region. When exploring phylogenetic relationships between populations using the Neighbor-Joining method with modified Rogers' distances, it was found that populations from Libres and Mazapiltepec had higher genetic similarity.

Key words: *Zea mays* L, Landraces, Plant genetic resources, Genetic variability.

ÍNDICE GENERAL

	Página
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. Objetivos.....	4
1.2. Hipótesis.....	4
2. REVISIÓN DE LITERATURA.....	5
2.1. Taxonomía del maíz.....	5
2.2. Diversidad genética del maíz.....	6
2.3. Métodos para estimar diversidad genética.....	7
2.3.1 Morfológico.....	7
2.3.2 Citogenético.....	8
2.3.3 Bioquímico.....	8
2.3.4 ADN o molecular.....	8
2.4. Análisis de diversidad genética utilizando isoenzimas.....	9
2.5. Medición de diversidad genética utilizando isoenzimas.....	10
2.6. Medidas de diferenciación genética.....	13
2.7. Diversidad del maíz y su clasificación.....	15
2.7.1 Clasificación racial del maíz.....	15
2.7.2 Estudios de diversidad realizados en México.....	16
2.7.3 Tipos de maíces nativos existentes en la región del estudio.....	19
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	22
3.1. Evaluación morfológica.....	22
3.1.1. Descripción de la zona del estudio y de los sistemas de evaluación.....	22
3.1.2. Material genético.....	23

	Página
3.1.3. Diseño y unidad experimental.....	24
3.1.4. Manejo del cultivo.....	24
3.1.5. Variables evaluadas.....	24
3.1.6. Análisis estadístico.....	25
3.2. Evaluación bioquímica mediante el uso de isoenzimas.....	27
3.2.1. Material vegetal.....	27
3.2.2. Sistemas isoenzimáticos utilizados.....	27
3.2.3. Protocolo de la técnica utilizada.....	27
3.2.4. Cálculo de parámetros de diversidad genética utilizando isoenzimas.....	30
3.3. Análisis combinado de caracteres morfológicos e isoenzimáticos.....	31
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	32
4.1. Evaluación de la diversidad genética utilizando caracteres morfológicos.....	32
4.1.1. Análisis de varianza.....	32
4.1.2. Selección de variables.....	32
4.1.3. Análisis de agrupamiento por caracteres morfológicos.....	34
4.1.4. Relación entre localidades y grupos.....	39
4.2. Evaluación de la diversidad genética utilizando isoenzimas.....	42
4.2.1. Variación alélica.....	42
4.2.2. Riqueza alélica.....	47
4.2.3. Número de alelos por locus.....	47
4.2.4. Heterocigosidad.....	51
4.2.5. Análisis conjunto.....	52
4.2.6. Diferenciación genética relativa de las poblaciones.....	55
4.2.7. Relación entre nichos ecológicos utilizando frecuencias alélicas.....	59
4.2.8. Relación entre municipios utilizando frecuencias alélicas.....	60
4.3. Análisis de la variación combinando caracteres morfológicos e isoenzimáticos.....	62
4.4. Relaciones filogenéticas.....	65

	Página
5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	70
6. BIBLIOGRAFÍA.....	72
7. ANEXOS.....	80

ÍNDICE DE CUADROS

	Página
Cuadro 1. Cuadro 1. Localidades y municipios para cada uno de los nichos ecológicos donde se colectó semilla para el estudio de diversidad genética de maíces nativos.....	23
Cuadro 2. Loci de isoenzimas evaluadas y localización cromosómica.....	28
Cuadro 3. Cuadrados medios, niveles de significancia y coeficientes de variación para datos morfológicos de maíces nativos evaluados en tres ambientes de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec, y Huamantla, 2007.....	33
Cuadro 4. Variables seleccionadas acorde al método STEPWISE	35
Cuadro 5. Datos morfológicos por grupo de 134 poblaciones nativas, 7 testigos raciales y 3 testigos comerciales ensamblados mediante el método MLM.....	37
Cuadro 6. Frecuencias alélicas para 19 loci de isoenzimas en las poblaciones nativas y testigos y su comparación con otros estudios similares.....	43
Cuadro 7. Alelos más comunes en maíz y los encontrados en las poblaciones nativas de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla.....	48
Cuadro 8. Diversidad genética estimada para 49 poblaciones nativas pertenecientes a los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla, mediante la evaluación en 19 loci de isoenzimas.....	49
Cuadro 9. Heterocigosidad esperada total por locus en 49 poblaciones nativas de maíz y comparación con otros trabajos de diversidad en maíz, considerando los loci evaluados	54
Cuadro 10. Parámetros de diversidad genética de 49 poblaciones nativas de maíz de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla y cinco testigos para 19 loci.....	56
Cuadro 11. Estadísticos de F para la estimación de la estructura poblacional de los grupos de maíces de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla evaluados en este estudio.....	58

ÍNDICE DE CUADROS DE LOS ANEXOS

	Página
Cuadro A-1. Poblaciones nativas evaluadas en la fase de campo para caracterización morfológica.....	81
Cuadro A-2. Evaluación de 49 poblaciones nativas y 5 testigos raciales con isoenzimas.	85
Cuadro A-3. Frecuencias de 52 alelos identificados en 19 loci isoenzimáticos en 49 poblaciones nativas de maíz de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla.....	87
Cuadro A-4. Vectores propios de los tres primeros componentes principales obtenidos de la matriz de correlaciones de 52 alelos isoenzimáticos y 15 variables morfológicas en 49 poblaciones nativas de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla y 5 testigos.....	99
Cuadro A-5. Distancias de Gower obtenidas a partir de 15 caracteres morfológicos y 52 alelos isoenzimáticos en 49 poblaciones nativas de maíz de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla y 5 testigos....	101

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Gráfica taxonómica del árbol filogenético del maíz.....	6
Figura 2. Ubicación geográfica del área de estudio y localidades dentro de cada nicho ecológico (NE).....	22
Figura 3. Mapa de los cromosomas del maíz con la localización de los loci isoenzimáticos...	29
Figura 4. Correlaciones de Pearson entre 22 variables evaluadas en las localidades de Buenavista de Guerrero, Máximo Serdán y Mazapiltepec, 2007.....	34
Figura 5. Número de grupos y subgrupos ensamblados mediante el método MLM.....	36
Figura 6. Relación entre las localidades ubicadas en la zona del estudio y los grupos ensamblados mediante el método MLM	40
Figura 7. Dendrograma de poblaciones nativas agrupadas por nicho ecológico obtenido mediante el método de agrupamiento UPGMA empleando la matriz de distancias modificadas de Rogers derivada de 52 alelos isoenzimáticos.....	59
Figura 8. Dendrograma generado mediante el método de agrupamiento UPGMA de las poblaciones nativas agrupadas por municipio empleando la matriz de distancias genéticas modificadas de Rogers derivada de 52 alelos isoenzimáticos..	60
Figura 9. Análisis de componentes principales basado en el método MLM entre 52 alelos isoenzimáticos y 16 caracteres morfológicos de 49 poblaciones nativas de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla y 5 testigos.....	65
Figura 10. Filograma de poblaciones nativas de maíz de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla y seis testigos usando la matriz de distancias de Gower derivada de 52 alelos isoenzimáticos y 16 caracteres morfológicos, aplicando el método de Agrupamiento de Vecinos.....	67

1. INTRODUCCIÓN

En los últimos 10,000 años, la humanidad ha aprovechado la riqueza genética del genoma del maíz como materia prima para la domesticación y posterior mejoramiento genético del cultivo, en aras de satisfacer sus necesidades tanto primarias, como secundarias (Matsuoka, 2002). El aprovechamiento eficiente del cultivo del maíz no hubiese sido posible si éste no presentara una gran diversidad genética, lo cual le permite un amplio rango de adaptabilidad a diversos nichos ecológicos, desde el nivel del mar hasta arriba de 3000 msnm, una múltiple variedad de usos alimentarios (tortillas, atole, tamales, etc.), además de las diversas formas de agro-industrialización (obtención de cetonas, etanol, fenoles, fructuosa, etc.) y alimento para animales (Muñoz, 2005).

La caracterización de la diversidad genética en maíz es compleja, ya que implica evaluar un concepto multidimensional que involucra elementos etnográficos y de relación con el medio ambiente aplicados a una población o grupo de poblaciones, y puede ser estudiada a nivel morfológico o fenotípico, a nivel de ADN usando marcadores moleculares, o a nivel bioquímico usando proteínas de reserva o bien isoenzimas. Se estima que existen aproximadamente 400 razas de maíz en todo el mundo, de las cuales entre 250-300 razas se encuentran en América, y de éstas aproximadamente el 30 % (75 razas) se encuentran en México (Sánchez, *et al.*, 2000a).

La caracterización de la diversidad genética en maíz es compleja, ya que implica evaluar un concepto multidimensional que involucra elementos etnográficos y de relación con el medio ambiente aplicados a una población, grupo de poblaciones o especies de plantas, y puede ser estudiada a nivel morfológico o fenotípico, a nivel de ADN usando marcadores moleculares, o a nivel bioquímico usando proteínas de reserva o bien isoenzimas. Se estima que existen aproximadamente 400 razas de maíz en todo el mundo, de las cuales entre 250-300 razas se encuentran en América, y de éstas aproximadamente el 30% (75 razas) se encuentran en México (Sánchez *et al.*, 2000a).

El maíz es el cultivo más importante de México ya que se producen alrededor de 24.3 millones de toneladas en una superficie de 7.3 millones de hectáreas (FAOSTAT, 2010) y es el

que presenta un mayor número de productores, con 3.2 millones, en su mayoría ejidales de un total de cuatro millones de productores agrícolas. Alrededor del 90% de la producción es de maíz blanco y se destina al consumo (IGC, 2010); además, juega un papel central en las ceremonias religiosas y festivales seculares, es cultivado desde el desértico noroeste hasta los trópicos bajos de Chiapas, lo cual ha permitido la diversificación del cultivo; adaptándose a los nichos ecológicos y formado nuevos patrones varietales, por lo que presenta una variación morfológico-ecológica continua.

Los Valles Altos del Centro de México, integrados por regiones de los estados de Hidalgo, México, Morelos, Puebla, Querétaro y Tlaxcala, es una de las regiones con mayor diversidad genética de maíz; muestra de ello es que algunas de las evidencias arqueológicas más trascendentales sobre la antigüedad de la actividad agrícola y de los procesos de domesticación vegetal provienen de dicha área, específicamente del Valle de Tehuacán, Puebla (Byers, 1967; MacNeish, 1972).

El estado de Puebla participa con aproximadamente el 5% de la producción nacional, en una superficie que comprende el 7% del área total nacional sembrada con maíz, con una media de producción de alrededor de 2.0 t ha^{-1} . De todo el estado, el distrito con mayor producción es el DDR de Libres, en donde se produce el 36% del total estatal y presenta un rendimiento que va de 5.5 t ha^{-1} en riego a 2.9 t ha^{-1} en temporal; sin embargo, la superficie sembrada en temporal es mayor al 95% (112 mil ha), mientras que en riego es de 5% (3 mil ha) (SIAP, 2009).

El Distrito de Desarrollo Rural de Libres se ubica en el centro-oriental del Eje Volcánico de México; por su altitud de 2200 msnm se ha clasificado como una zona de valles altos con clima frío. Sus suelos son profundos y relativamente planos y guardan humedad residual o “jugo” de las lluvias del año anterior, en donde los productores realizan las siembras de marzo a abril, después de pasar el mayor riesgo de heladas y antes del establecimiento del temporal, utilizando dicha humedad residual. En los lomeríos se encuentran suelos someros que no conservan humedad residual, por lo que se requiere que se formalicen las lluvias para realizar las siembras, en los meses de mayo o junio.

La variación genética del maíz en el estado de Puebla se debe a las siguientes causas: 1) la siembra de más de una población de maíz de acuerdo a diferentes necesidades y preferencias provoca heterogeneidad y coexistencia de diferentes poblaciones del cultivo, dicha práctica provoca que el polen fluya a través de diversas poblaciones, lo que produce cruzamiento entre variedades y entre colores del maíz (Muñoz, 2005) , 2) el reciclaje de semillas de una temporada a otra por parte de los agricultores, el cual es hecho con base en estrictos procesos de selección alterando la estructura de la población; sin embargo, al no ser una selección *in situ* (no se realiza en la parcela, sino en la troje), sólo el rendimiento es afectado, mientras que otros caracteres tales como altura de planta, precocidad, incidencia de enfermedades, no son tomados en cuenta, y 3) el flujo de semilla, que permite que los productores generalmente adquieran semilla de otros productores, ubicados dentro o fuera de su comunidad, a veces para obtener mejores rendimientos, o por la pérdida total de semilla, debido al ataque de plagas, enfermedades, sequía o heladas.

Estudios realizados en la región por Wellhausen *et al.* (1952), corroboraron la presencia de poblaciones de las razas Chalqueño y Cónico. Posteriormente, Cervantes y Mejía (1984), con base en evaluaciones agronómicas y tomando como referencia el trabajo de Wellhausen *et al.* (1952), reportaron una variabilidad comprendida en los complejos raciales Arrocillo Amarillo, Chalqueño, Cónico y Bolita, con predominancia de Chalqueño y Cónico, formando un continuo de poblaciones con infiltración racial de diferente magnitud. Más recientemente, Muñoz (2005) consigna la presencia de maíces Chalqueño Cremoso, Cónico y Cacahuacintle.

La variación ecológica de la zona de estudio con una altitud de 1700-2360 msnm, una amplia variación de climas, edáfica, y sociocultural, ha generado una gran riqueza en diversidad genética del maíz. El cuantificar dicha diversidad es importante para realizar estudios de conservación de recursos genéticos, y para diseñar esquemas de mejoramiento genético. Los agricultores han aplicado selección a través de los años, logrando generar materiales adaptados a condiciones de sequía y heladas, mejorando características de importancia económica y de alta complejidad genética. En este contexto resulta importante realizar un estudio de la diversidad genética existente.

1.1 Objetivos

Determinar la diversidad genética de poblaciones de maíz nativas de Libres y Mazapiltepec, estado de Puebla y Huamantla, Tlaxcala, mediante la evaluación de caracteres morfológicos y de marcadores bioquímicos (isoenzimas), en base a este conocimiento ampliar los enfoques y los usos para el desarrollo de las comunidades.

1.2 Hipótesis

En el maíz de la región existe una amplia diversidad genética, como resultado de su cultivo año tras año, en condiciones ambientales variables. Dicha diversidad no está distribuida de manera aleatoria, sino que sigue patrones bien definidos, mismos que será posible determinar mediante el uso de caracteres morfológicos e isoenzimáticos aplicados a las poblaciones nativas de la región.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Taxonomía del maíz

Zea mays L. es una gramínea anual originaria de América, concretamente de la región centro Occidente de México. Es conocida con el nombre común de maíz, derivado de la palabra taína mahís con que los indios del Caribe llamaban a esta planta. Dependiendo de la región, *Zea mays* L. recibe también nombres como oroña, danza, zara, millo, mijo o panizo. El nombre proviene de las Antillas, pero en México, de donde es incuestionablemente originario, los nahuas lo denominaron milpa (a la planta), centli (a la mazorca) y tlaolli (al grano) (Muñoz, 2005). La taxonomía del género *Zea* sufrió una de sus más recientes modificaciones en 1990, después de un análisis molecular con isoenzimas y análisis con enzimas de restricción (RFLPs) del genoma de cloroplasto (Doebley, 1990b). Los resultados filogenéticos de Doebley (1990b) le permitieron proponer el siguiente sistema de clasificación:

Nombre común: Maíz

Nombre científico: *Zea mays*

Reino: Plantae (plantas)

Phylum: Magnoliophyta (plantas con flores)

Clase: Liliopsida (monocotiledonea)

Orden: Cyperales (pastos)

Familia: Poaceae (pastos y bambú)

Género: *Zea*

Especie: *Zea mays* L. (maíz)

Otros miembros del género *Zea* son: *Zea diploperennis* (teocintle diploide perenne), *Zea luxurians* (teocintle), *Zea mexicana* (teocintle mexicano). La gráfica de su filogenia taxonómica se puede observar en la Figura 1.

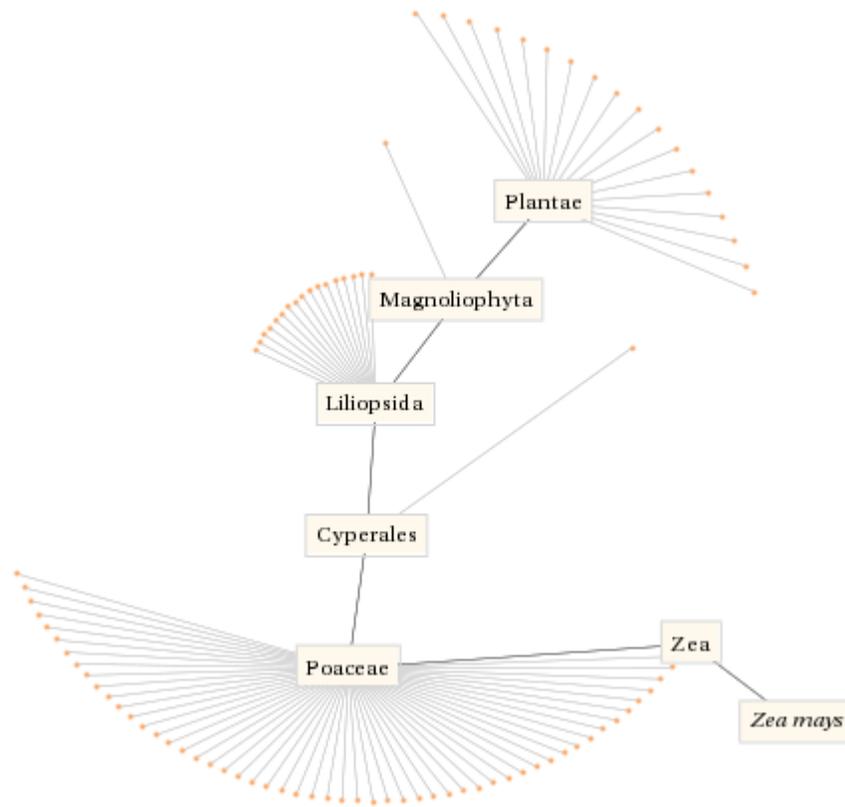


Figura 1. Gráfica taxonómica del árbol filogenético del maíz.

2.2 Diversidad genética del maíz

La diversidad genética representa la variación heredable dentro y entre poblaciones de organismos. Esencialmente, depende de las variaciones en la sucesión de las cuatro unidades fundamentales con que se constituye el código genético (A, T, G y C), teniendo en cuenta que en los organismos avanzados sólo una pequeña parte (frecuentemente menos de 5%) del material genético se expresa exteriormente en la forma y en el funcionamiento del organismo (Avisé, 1994).

La función de la diversidad genética es la de mantener un reservorio respuestas potenciales al medio, de tal manera que permite la adaptación y la supervivencia. Ante ello, la importancia de cualquier alteración en la diversidad genética (reservorio) es incierta (Kato, 1984).

Brown y Weir (1983) definen la diversidad genética mediante dos conceptos, la riqueza

alélica y el equilibrio. La riqueza alélica está determinada por todos los alelos presentes en los individuos de la muestra de una población o especie y el equilibrio está relacionado con las frecuencias alélicas. Por lo tanto, las poblaciones con mayor promedio de alelos por locus tendrán mayor diversidad; de manera análoga, las poblaciones con mayor igualdad en las frecuencias de los alelos por locus, poseerán mayor diversidad que las que tienen un solo alelo predominante y uno o más raros. A nivel intrapoblacional, la diversidad genética depende del número y frecuencia de alelos a través de todos los loci. La estructura genética de la población va a estar determinada por el número promedio de alelos por locus y la heterocigosidad (Crossa *et al.*, 1993).

2.3 Métodos para estimar diversidad genética

Existen cuatro métodos para estimar diversidad genética: morfológico, citogenético, bioquímicos y de ADN o molecular.

2.3.1 Morfológico

La diversidad se estima con base en la medición de algunos caracteres fenotípicos (caracteres reproductivos de la planta, espiga o mazorca, fisiológicos o fenológicos); este método es una medición indirecta de la diversidad genética, pues su expresión frecuentemente está influenciada por factores ambientales y depende del estado de desarrollo, afectando por tanto el comportamiento y la expresión de los caracteres. Para que la evaluación del carácter morfológico sea lo más cercano al genético es necesario que las condiciones ambientales a las que son sometidos los individuos en evaluación sean las mismas, con lo que su efecto sobre el carácter tiende a cero (Molina, 1992). A pesar de sus desventajas, estos caracteres han sido empleados ampliamente en los análisis de diversidad debido a que no requieren de equipo sofisticado o procedimientos preparatorios. Algunos de los trabajos relevantes que han utilizado los caracteres morfológicos son los de Wellhausen *et al.* (1952), Benz (1986), Silva (1992), Santacruz-Varela (2001), Herrera-Cabrera *et al.* (2004), López-ROmero (2005), Mijangos (2005) y Hortelano (2006), entre otros.

2.3.2 Citogenético

Los caracteres citogenéticos requieren de equipo poco sofisticado y de protocolos relativamente simples y poco costosos; sin embargo, la correcta interpretación de ciertas características citomorfológicas requiere de cierto grado de entrenamiento y conocimientos de citogenética. Estos caracteres tienen la ventaja de que son altamente heredables, como el número de cromosomas y su morfología, tamaño de los cromosomas, posición del centrómero, y nudos cromosómicos, entre otros (Kato, 1984).

2.3.3 Bioquímico

Los marcadores bioquímicos, en particular las isoenzimas, reveladas por medio de electroforesis en geles, han sido ampliamente usados como marcadores genéticos, debido a su polimorfismo, codominancia, herencia simple, ubicuidad en tejidos y órganos de las plantas, y a que son ensayos rápidos, simples y relativamente baratos (Simpson y Withers, 1986). Las isoenzimas permiten la determinación de las frecuencias de diferentes alelos en diferentes poblaciones y razas, las cuales pueden ser usadas para calcular las distancias genéticas entre dichas poblaciones o razas, y así inferir relaciones sistemáticas entre ellas (Crawford, 1990; Doebley, 1990b).

2.3.4 ADN o molecular

Los marcadores basados en ADN son altamente polimórficos y varios de ellos proveen el marcador genético ideal porque la variación de la secuencia de nucleótidos es selectivamente neutra, y se pueden minimizar ciertas complicaciones que reducen la heredabilidad en el análisis de proteínas, tales como mutaciones indetectables y modificaciones postraduccionales. Estos marcadores se pueden agrupar de manera convencional en dos categorías: 1) hibridación de cadenas complementarias de ADN, tales como los RFLP y, 2) basados en la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) (Valadez y Kahl, 2000). Algunos ejemplos de marcadores de ADN son: RFLPs (Restriction Fragment Length Polymorphism), RAPDs (Random Amplified Polymorphic DNA), AFLPs (Amplified Fragment Length Polymorphism), SSRs (Simple

Sequence Repeats) (Bretting y Widrlechner, 1995) y microarreglos (Brown y Botstein, 1999). Este tipo de marcadores, debido a que evalúan cambios directos a nivel de ADN, tienen la ventaja de no ser afectados por el medio ambiente donde se desarrolla el organismo en estudio y no dependen del estado fisiológico o de desarrollo del individuo.

2.4 Análisis de diversidad genética utilizando isoenzimas

Las isoenzimas son definidas como múltiples formas moleculares de una enzima. Usualmente estas formas tienen similares, pero no idénticas propiedades catalíticas, difieren levemente en la composición de los aminoácidos, debido a diferencias en la secuencia de los nucleótidos del ADN que codifica para la proteína. Sólo aquellas isoenzimas que tienen gran variación en tamaño, forma o que difieren en carga neta, pueden ser separadas por medio de electroforesis. La electroforesis de isoenzimas es una herramienta efectiva para la investigación de relaciones filogenéticas entre especies y taxa relacionados. La técnica se puede usar para estimar la divergencia de genes de una especie dada, aspecto de particular relevancia en problemas de sistemática (Ahmad *et al.*, 1992).

Las isoenzimas reúnen muchos de los criterios requeridos para determinar la estructura genética de las poblaciones. Entre los genotipos se pueden diferenciar las expresiones alélicas individuales, se puede distinguir el efecto de la substitución de los alelos de un locus con respecto a los de otros loci (Brown y Weir, 1983).

En maíz los trabajos de investigación con isoenzimas se iniciaron desde finales de los años 1960 y casi toda la década de 1970; al final de esta se empezaron a emplear como marcadores para hacer mejoramiento genético y caracterizar molecularmente líneas endogámicas (Goodman y Stuber, 1983a). Los anteriores autores advirtieron la propiedad y utilidad de las isoenzimas como método de estudio en poblaciones de maíz, en aspectos relacionados con diversidad genética y evolución.

Debido a la relativa facilidad de su realización, precisión de identificación de genotipos, de cuantificación de frecuencias génicas y a su amplia distribución en el genoma, se han realizado diversos estudios de diversidad genética (Doebley *et al.*, 1985; Dubreuil y

Charcosset, 1998; Sánchez *et al.*, 2000a, 2000b), con fines taxonómicos y de relaciones filogenéticas (Doebley, 1990b; Doebley *et al.*, 1984, 1987).

Las isoenzimas tienen propiedades deseables, como el hecho de que su expresión alélica generalmente es codominante y libre de efectos epistáticos y/o efectos ambientales donde crecen las plantas, por lo que, la variación observada refleja con alto grado de certidumbre la variación genética (Brown y Weir, 1983), además, su especificidad permite la atribución de alelos a loci y su comparación en diferentes poblaciones o especies; cada diferencia alélica es detectada como una diferencia en la movilidad de las moléculas; dicha movilidad es independiente del papel funcional, o del nivel de variación total de las enzimas en cuestión (Brown y Weir, 1983); por otra parte son neutras, por lo que no son fuertemente afectadas por la selección; la variación que ocurre es, principalmente, una función de las tasas de mutación, lo que les permite ser buenos predictores de las relaciones evolutivas (Doebley, 1994).

Por lo anterior, los cambios registrados en las isoenzimas a través del tiempo serán aproximadamente lineales y el grado de similitud de los alelos enzimáticos entre dos tipos de maíz podría estar correlacionado adecuadamente con la cantidad de tiempo transcurrido desde que se dió su divergencia a partir de un ancestro común. Por las razones anteriores, las isoenzimas pueden ser caracteres muy adecuados de predicción de las relaciones evolutivas entre poblaciones y razas de maíz (Doebley, 1994).

2.5 Medición de diversidad genética utilizando isoenzimas

La diversidad genética medida por los sistemas enzimáticos se divide en tres niveles: 1) variación genética dentro de individuos (heterocigosidad), 2) diferencias genéticas entre individuos dentro de una población, y 3) diferencias genéticas entre poblaciones (Meffe y Carrol, 1994). En especies diploides, cualquier locus de un gen en particular tiene dos alelos, cada uno de los cuales es aportado por uno de los progenitores. A nivel de población, cada locus puede ser monomórfico (ambas formas del alelo son siempre iguales) o polimórfico (cuando hay muchas formas del gen) para ese locus (Meffe y Carrol, 1994).

La diversidad genética puede ser evaluada con diferentes tipos de datos, pero los más adecuados son los marcadores genéticos codominantes, ya que permiten analizar los datos desde el punto de vista genético, es decir, en términos de loci y alelos. Los índices que permiten evaluar la diversidad son: el número total de alelos en la población, el número medio de alelos por locus, el número medio de alelos por locus polimórfico, la heterocigosidad, los estadísticos F, la distancia genética, y la identidad genética (I) (González-Andrés, 2001; Moreno, 2001).

Una medida de la diversidad genética individual son los niveles totales de heterocigosidad, o la proporción de loci de genes en un individuo que contienen formas alternativas de alelos. A nivel de población, la variación genética consiste de todos los tipos de alelos presentes, sus frecuencias y su combinación particular a través de todos los miembros de la población considerados juntos (el pool genético) (Meffe y Carrol, 1994).

El polimorfismo, como parámetro estimador de la diversidad genética, es la relación de número de loci polimórficos con respecto al número de loci totales, expresada en porcentaje. Lewin (2000) define al polimorfismo genético en una población como la coexistencia de alelos múltiples en un locus específico con frecuencia relativa mayor a 1%. Para cualquier individuo, cualquier locus polimórfico puede ser homocigoto (dos alelos iguales) o heterocigoto (dos alelos diferentes) (Meffe y Carrol, 1994); así, el polimorfismo como parámetro requiere de la definición de límites para establecer su existencia; una forma práctica de definirlo es asignando arbitrariamente el alelo más común, así un locus se considerará polimórfico cuando la frecuencia del alelo más común es igual o inferior a 0.99, evitando siempre la inclusión de mutantes espontáneos. Dado que esta definición es arbitraria, dependiendo del tamaño de muestra, algunos autores establecen como criterio la frecuencia de 0.95 (Moreno, 2001) ó 0.995 o algún otro similar (Nei, 1987). Los alelos únicos o alelos privados son los que se encuentran exclusivamente en una población o en un determinado grupo de poblaciones (Moreno, 2001).

La heterocigosidad media, también conocida como diversidad génica media (H_e) expresa la heterocigosidad esperada para el locus medio si el apareamiento fuese al azar; la

diversidad es máxima cuando la heterocigosidad en un locus tiene un valor de 0.5, y es mínima (valor igual a cero) cuando un alelo alcanza la fijación. El máximo valor posible para H_e se obtiene cuando cada individuo presenta para cada locus un genotipo distinto en comparación con los correspondientes loci en otros individuos del grupo estudiado (Moreno, 2001). La heterocigosidad media o diversidad genética es la medida más apropiada de la variación genética. La heterocigosidad en una población de apareamiento aleatorio es:

$$h = 1 - \sum_{i=1}^m x_i^2$$

Donde x , es la frecuencia en la población del i -ésimo alelo en un locus y m es el número de alelos (Nei, 1987). En este caso, la heterocigosidad promedio de un grupo de loci da una idea de este parámetro, sin embargo, es más informativo si el loci es evaluado y contado individualmente. Este índice se puede usar para estudiar la diversidad genética media dentro de las poblaciones (H_s), la diversidad genética total en todas las poblaciones (H_t), la diversidad genética media entre poblaciones ($D_{st} = H_t - H_s$) o el coeficiente de diferenciación genética:

$$G_{st} = \frac{D_{st}}{H_t}$$

El número de alelos por locus ha sido empleado por algunos autores como una medida de variabilidad genética, ya que se espera que el valor sea mayor cuando el polimorfismo es alto, sin embargo, como medida general de la variabilidad genética, tiene la gran desventaja de que el número de alelos observados depende más del tamaño de muestra que los parámetros mencionados anteriormente. Así, las comparaciones de este valor entre diferentes muestras pueden ser imprecisas, a menos que el tamaño de muestra sea aproximadamente el mismo. El tamaño de muestra toma relevancia al existir muchos alelos en bajas frecuencias en las poblaciones naturales, de aquí que el número de alelos observados aumente al incrementar el tamaño de muestra (Nei, 1987).

La distancia genética es una medida numérica de la similitud o diferencia genética entre cualquier par de poblaciones o especies. Esta distancia puede estar basada en caracteres fenotípicos, frecuencias alélicas o secuencias de ADN. La distancia para un locus es máxima cuando las dos poblaciones están fijadas para alelos diferentes. Cuando dos poblaciones tienen

la misma frecuencia alélica para un locus en particular, y con base sólo en ese locus, la distancia genética es cero y el índice de similitud es 1. Cuando las frecuencias alélicas son estimadas para muchos loci, la distancia genética es obtenida mediante el promedio sobre estos loci (Allaby, 1998).

Rogers (1986) puntualizó que los diferentes índices de distancias genéticas presentan ventajas y desventajas como producto de varias propiedades estadísticas y genéticas como la metricidad, término que se refiere a la representación de casos como puntos en un espacio de coordenadas, de modo tal que las similitudes y disimilitudes observadas de los puntos corresponden a distancias métricas entre ellos. Existen cuatro criterios estándar que pueden ser utilizados para juzgar si una medida de similitud es realmente métrica, los cuales son: simetría, inequidad triangular, distinción de desiguales y no distinción de idénticos (cuando la distancia entre dos entidades es cero) (Allaby, 1998).

Existen muchas mediciones de distancias genéticas; de acuerdo con Nei (1987), éstas pueden ser clasificadas en dos grupos: medidas para clasificación de poblaciones y medidas para estudios evolutivos. Santacruz-Varela (2001) menciona que las distancias genéticas más comunes son: la distancia genética mínima de Nei (1972), la distancia genética estándar (Nei, 1973), la distancia genética máxima (Nei, 1987), distancia de Rogers (1972), distancia de Rogers modificada por Wright (1978) y la distancia de Cavalli-Sforza y Edwards (1967). De todas ellas, la distancia de Rogers tiene la ventaja de cumplir con la propiedad de metricidad (propiedad que no poseen las distancias de Nei, Cavalli-sforza y Edwards), aunque tiene el defecto de tomar valores de sólo una población si las dos poblaciones comparadas están fijas para alelos alternos, y si una o ambas poblaciones son polimórficas tienen una distancia menor a uno, aún si no son alelos en común.

2.6 Medidas de diferenciación genética

Los estadísticos F , son una medida de correlación de alelos dentro de individuos y son una extensión de los coeficientes de endogamia, que representan la magnitud de asociación de alelos no aleatorizados dentro de un individuo. Así, los estadísticos F describen el grado de los efectos de endogamia de forma jerárquica dentro de poblaciones (F_{IS}), entre subpoblaciones

(F_{ST}) y dentro de una población entera (F_{IS}). Estos cálculos utilizan las comparaciones entre la heterocigosidad observada y la esperada, asumiendo que existe equilibrio de Hardy-Weinberg en los diferentes niveles jerárquicos (Santacruz-Varela, 2001).

Una forma alternativa de interpretar los estadísticos F es bajo el concepto de que todos sean tipos de “coeficientes de endogamia”, o sea, la probabilidad de que dos genes en cualquier locus en un individuo sean idénticos por descendencia (Falconer, 1986). Interpretados como coeficientes de endogamia, éstos toman en cuenta ambos tipos de apareamiento no aleatorio, tanto dentro de las subpoblaciones (F_{IS}), como por efecto de la subdivisión de la población (F_{ST}) (Hartl, 1988; citado por Rincón, 2001).

Uno de los más conocidos es el estadístico F_{ST} de Wright (Wright, 1965), corregido posteriormente por Nei (1977), y el cual presenta la siguiente expresión:

$$F_{ST} = \frac{(X_1 - Y_1)^2}{2Z_1(1 - Z_1)},$$

donde X_1 y Y_1 , son las frecuencias de los alelos A_1 en las poblaciones X y Y respectivamente, y

$$Z_1 = \frac{(X_1 + Y_1)}{2} \text{ (Nei, 1987).}$$

Según Hartl (1988), citado por Rincón (2001), el estadístico F_{ST} es una cantidad medible de la variación genética que es atribuible al agrupamiento de muestras en las subpoblaciones; por ejemplo, un valor de 0.05 significa que 5% de la variación genética observada se debe a la existencia de subpoblaciones, y que el otro 95% de la variación observada se debe a la variación genética entre individuos dentro de subpoblaciones. El mismo autor establece el grado de diferenciación de acuerdo al intervalo del valor de F_{ST} en la forma:

$F_{ST} = 0.00$: no hay diferenciación genética.

$0.00 < F_{ST} < 0.05$: pequeña diferenciación genética.

$0.05 < F_{ST} < 0.15$: moderada diferenciación genética.

$0.15 < F_{ST} < 0.25$: gran diferenciación genética.

$F_{ST} > 0.25$: muy grande diferenciación genética.

$F_{ST} = 1.00$: diferenciación genética total.

2.7 Diversidad del maíz y su clasificación

2.7.1 Clasificación racial del maíz

Miranda (1998), en sus estudios sobre los calendarios agroastronómicos, indica que desde hace 8000 años los grupos étnicos manejaban cuatro tipos de maíces bien caracterizados: dulces, harinosos, cristalinos, y palomeros, mientras que a partir de la época de la cerámica, hace unos 3,500 años, empezaron a diversificar el uso del cultivo e indujeron la creación del maíz dentado.

Stutervant (1884) clasifica por primera vez al maíz en seis grupos principales, cinco de los cuales se distinguen por la composición del endospermo del grano, denominándolos como: maíz palomero (ssp. *evarta*), maíz dentado (ssp. *indentata*), maíz cristalino (ssp. *indurata*), maíz harinoso (ssp. *amylacea*), maíz dulce (ssp. *saccharata*), y el sexto grupo lo llamó maíz tunicado (ssp. *tunicata*), porque incluye formas primitivas, con una cubierta blanda o rodeando a los granos. Kuleshov (1933), basándose en el tipo de endospermo, propone ocho grupos que denomina liso, harinoso, dentado, palomero, dulce, amiláceo azucarado, ceroso y tunicado.

Estas clasificaciones tienen validez desde el punto de vista de su utilización; sin embargo, son insatisfactorias ya que se trata de una división artificial, en la que no quedan reflejadas las relaciones de tipo filogenético. Más tarde en 1942, Anderson y Cutler señalaron que la clasificación del maíz debe realizarse integrando múltiples características, principalmente de tipo reproductivo. Siguiendo este enfoque Wellhausen *et al.* (1952) obtuvieron la primera clasificación formal de la diversidad genética del maíz en México; estudios posteriores han tenido un enfoque más integral, mediante el uso de la taxonomía numérica (Sneath y Sokal, 1973), siendo Goodman (1967) un pionero en aplicar el análisis multivariado en estudios de diversidad del maíz.

Posteriormente se han aplicado diversas técnicas estadísticas evaluando conjuntamente

varias características sobre información de diferente naturaleza para clasificar las razas de maíz de México. Cervantes *et al.* (1978) usaron los efectos genéticos y la interacción genotipo-ambiente, mientras que Sánchez (1983) involucró los efectos de interacción genotipo-ambiente y parámetros de estabilidad; Doebley *et al.* (1985) caracterizaron las poblaciones por su polimorfismo isoenzimático, mientras que Vázquez *et al.* (2003) usaron características físicas y químicas del grano. La taxonomía numérica se ha utilizado tanto para estudiar la clasificación de las razas descritas en México (Sánchez *et al.* 1992), como para conocer la diversidad existente dentro de una raza específica (Herrera-Cabrera *et al.*, 2004).

Gracias a la variabilidad existente en el cultivo de maíz y mediante la selección se han logrado utilizar genes favorables, los cuales controlan la morfología de la planta y proporcionan calidad nutricional del grano; dicha selección inició hace aproximadamente antes de 130 mil años por la mujer (Muñoz, 2005). En el presente, el mejoramiento genético se ha enfocado a la derivación de líneas endogámicas para la producción de maíz híbrido, y también mediante esquemas de selección recurrente se ha logrado mejorar el rendimiento y algunas características de importancia económica para el agricultor. En la fase de domesticación la selección probablemente se enfocó a que el maíz fuera cultivable y a mejorar el acceso a la semilla, mientras que en la fase de mejoramiento, la selección se enfocó a obtener rendimiento, calidad de grano y adaptabilidad a diversos agro-ecosistemas.

Conjuntando la parte bioquímica y la parte morfológica, Mijangos (2005), realizó la caracterización de maíces de la sierra Tarasca de Michoacán, concluyendo que las poblaciones criollas de la región forman un nuevo complejo racial, y presentan mayor diversidad que la raza Chalqueño. Además, reforzó la teoría que plantea que el origen del maíz está ubicado en la región centro-occidente de México, tal como lo plantearon Doebley *et al.* (1985), Kato (1984) y Matsuoka *et al.* (2002), y de forma más específica en la cuenca de los ríos Lerma-Santiago, y depresión del lago Cuitzeo (Miranda, 2005).

2.7.2 Estudios de diversidad realizados en México

En 1950, Mangelsdorf concluyó que existe una gran diversidad de variedades de maíz

en México, y que todos los grupos principales que se reconocen a la fecha (dentados, harinosos, cristalinos, duros, dulces y palomeros) existían incluso desde el descubrimiento de América. De acuerdo con Hernández y Alanís (1970), la selección del humano ha sido determinante en la diversidad de maíz generada. Los grupos étnicos y agricultores han seleccionado este cultivo por miles de años para diferentes usos, y han creado y conservado los tipos adecuados de maíz para usos especializados, adaptados a sus regiones microclimáticas y a sus ambientes particulares, tras lo cual han generado patrones varietales (Muñoz *et al.*, 2010) todo ello de acuerdo con sus costumbres, conocimientos, prácticas de manejo y tradiciones.

Desde el punto de vista geográfico, se puede considerar que las zonas de mayor diversidad genética para el maíz son aquellas donde se ubica el teocintle, y donde posiblemente fue domesticado, esto es, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Occidental de México, y en el Eje Volcánico Transversal de México, principalmente en la región Centro-Occidente (Goodman, 1976; Kato, 1984; McClintok *et al.*, 1981; Miranda, 2005).

Los análisis de ADN de Matsuoka *et al.* (2002) sugieren que los maíces se diversificaron primero en los valles altos (particularmente entre los estados de Oaxaca y Jalisco), antes de que se distribuyeran hacia las regiones bajas. Estos resultados coinciden con la ubicación del Centro-Occidente como centro primario de domesticación (Miranda, 2005).

Anderson (1946) sugirió que el maíz mexicano no estaba distribuido al azar, sino que se encontraba asociado en complejos amplios con marcada tendencia geográfica y altitudinal, y que existían variaciones de planta a planta en la misma parcela, de parcela a parcela en la misma localidad, y de región a región. En 2005, Muñoz concluye que existen variedades de maíz para casi cada necesidad específica, en primer lugar en cuanto a usos alimentarios, patosistemas, entomosistemas, edafosistemas, termohidrosistemas, con diferentes alturas de planta, tolerancia a calor, frío o sequía, y adaptadas a diferentes tipos de suelo, altitud y latitud. Evidencia de esto último es que el maíz es cultivado desde el nivel del mar hasta arriba de 3,000 metros de altura; y crece en regiones con menos de 400 mm de precipitación anual hasta aquellas con 3000 mm o más (Aguirre *et al.*, 2000; Anderson y Cutler, 1942; Eagles y Lothrop, 1994; Sánchez *et al.*, 1992).

Lo anterior cobra validez debido a que el maíz ha tenido que ser adaptado a los múltiples nichos ecológicos en los que es cultivado. Es así que, en cada nicho ecológico el hombre, representado por los grupos étnicos y los agricultores de cada lugar, ha creado patrones varietales específicos, esto es, conjuntos de poblaciones nativas adaptadas a las condiciones ambientales de las comunidades ubicadas dentro de las microregiones. Las investigaciones conducidas indican que el número de componentes que integran estos patrones es de al menos tres, y que pueden ser identificados por su precocidad, color del grano y usos principalmente. Estas características permiten que el agricultor distinga fácilmente tales componentes y los emplee en las épocas de siembra y cosecha adecuadas. Cada grupo de variedades es sembrado en sitios específicos del nicho ecológico; esto es, en el llano, lomerío, ladera o cima, en épocas específicas del año, dependiendo de la altitud, temperatura y humedad del suelo. Los factores genéticos contenidos en las variedades nativas presentes en un nicho ecológico, generan una especialización de tales materiales al nicho. Esta especialización ha sido trabajada por los productores mediante criterios de decisión que responden a las particularidades ambientales del nicho, lo cual ha permitido la conformación de los componentes del patrón varietal. En consecuencia, la diversidad observada actualmente es el producto de la acción de la selección del humano de forma consciente, dirigida a la obtención de morfotipos bien definidos con una finalidad específica. En relación a esto, Cuevas *et al.* (1998) afirman que a mayor amplitud y profundidad de manipulación genética (como la que se da durante el proceso de domesticación del maíz) hay un mayor grado de diferenciación, lo que explica la gran diversidad de maíces con la que se cuenta en México (Muñoz, 2005).

En 1986, Benz determinó con base en caracteres morfológicos de la mazorca de 30 razas mexicanas de maíz, dos complejos raciales: 1) el complejo de mazorca piramidal mexicano, que incluye los maíces de altitud superior a los 1800 msnm de la congregación de la Trans-sierra Madre y la congregación de los Valles Altos Centrales, y 2) el Complejo Mexicano de Mazorca Angosta que fue subdividido en tres congregaciones raciales: 1) Congregación Racial México Balsas-Occidente, que presenta las razas más primitivas de México, 2) Congregación Racial Istmica y 3) Congregación racial Mixe, todas por debajo de 1 800 msnm. Las razas Tuxpeño, Celaya, Vandeño y Tepecintle no presentaron afinidad clara con ningún

complejo; además, describió cinco razas nuevas: Chatino Maizón, Mixeño, Choapaneco, Mixteco y Serrano Mixe.

Finalmente, cabe señalar que estudios hechos con isoenzimas (Doebly *et al.*, 1985; Sánchez *et al.*, 2000a, 2000b); con cpADN (Doebly, 1983; Doebly, 1990a), y con secuencias de ADN (Eagles y Lothrop, 1994; Goloubinoff *et al.*, 1993; Matsuoka *et al.*, 2002), han demostrado que el maíz es particularmente diverso genéticamente. El teocintle y el maíz, en los relativamente limitados sistemas enzimáticos, han presentado un grado de diversidad similar, y han permitido establecer relaciones de manera adecuada (Doebly *et al.*, 1987).

A medida que se logra analizar mayor proporción del genoma, se ha podido establecer mayores relaciones de parentesco y de similitud (Doebly, 1990a; Matsuoka *et al.*, 2002). Estos hallazgos, en combinación con el desarrollo de nuevos métodos de análisis estadísticos, han permitido clasificar la diversidad en más de 250 razas en todo Mesoamérica y más de 75 en México.

2.7.3 Tipos de maíces nativos existentes en la región del estudio

Algunos complejos raciales, tales como Chalqueño, Palomero Toluqueño, Cónico, Arrocillo Amarillo y Cacahuacintle, son cultivados en altitudes arriba de los 2000 m y se localizan en los valles altos centrales de México (Eagles y Lothrop, 1994). Las razas antes mencionadas son morfológica y agrónomicamente diferentes de las razas de medianas y bajas altitudes, y también lo son en términos de frecuencias de isoenzimas. Dentro de las características propias de estos maíces se encuentran la buena emergencia en suelos con condiciones de frío y profundidades de hasta 25 cm, mayor crecimiento en condiciones frías, resistencia a la sequía y mayor tolerancia a las granizadas. Dichos complejos raciales presentan dos aspectos negativos: un sistema radical pobre que provoca susceptibilidad al acame, y la intolerancia a la endogamia (Eagles y Lothrop, 1994).

La raza Chalqueño tiene su centro de distribución en los valles centrales de México donde es ampliamente cultivado desde 2180 hasta 2800 m de altitud, en casi todas las

localidades del Valle de Chalco del Estado de México y zonas aledañas (Herrera-Cabrera *et al.*, 2004). La raza Chalqueño presenta tres subdivisiones: Chalqueño Crema, Chalqueño Palomo y Elotes Chalqueños, pero también puede ser encontrada como un complejo de variantes de formas intermedias con otras razas tales como Chalqueño-Cónico, Chalqueño-Aroccillo y Mushito-Chalqueño (Herrera-Cabrera *et al.*, 2004).

En el estado de Puebla se han realizado pocos estudios de diversidad de maíces nativos, entre los cuales están los de Cervantes y Mejía (1984), quienes colectaron muestras de maíces de la cosecha de 1970 y las evaluaron por tres años, incluyendo 108 materiales tardíos y 141 precoces; concluyeron que existía una gran variación entre poblaciones nativas del área del Plan Puebla, que las variedades de grano blanco eran más abundantes y más rendidoras, en tanto que las poblaciones de grano amarillo azul o rojo se asociaban con mayor precocidad; reportaron que el rendimiento de las poblaciones nativas no había sido superado por los híbridos H-28 y H-129 y que solamente había sido igualado por el híbrido experimental H-110E. Posteriormente, el trabajo de López *et al.* (1996) en el cual se estudiaron 136 variantes criollas de maíz del Valle de Puebla, permitió caracterizar el patrón varietal de la siguiente forma: en cuanto a la coloración de grano, hubo un predominio del color blanco (76%), seguido por los maíces azules (12%) y con menor frecuencia los pintos (6%), amarillos (3%) y rojos (3%); con base en los días a floración femenina, se identificaron tres niveles de precocidad: precoces con 89 a 95 días (33%), intermedios con 96 a 100 días (43%) y tardíos con 101 a 105 días a floración femenina (18%), presentándose un predominio de variantes de ciclo intermedio; en rendimiento, de las familias tardías hubo cuatro que superaron estadísticamente a los testigos, las más sobresalientes fueron las de ciclo intermedio y al último las precoces; los maíces blancos aumentaron su frecuencia en los grupos intermedios y tardíos, mientras que los maíces azules fueron más frecuentes en el grupo precoz; por otro lado, los maíces de color amarillo y rojo sólo estuvieron presentes en el grupo precoz. La existencia de un patrón varietal con tres niveles de precocidad evidenció que los agricultores del Valle de Puebla han generado y aún mantienen una diversidad genética, cuyos componentes se ajustan a condiciones específicas dentro de este nicho ecológico.

Muñoz *et al.* (1998) presentaron información más detallada sobre los niveles de precocidad existente en los maíces criollos del Valle de Puebla, tomando como referencia los

datos de días a floración femenina de maíces criollos de un proyecto de selección realizado en Puebla. Reportaron que en el nicho del Valle de Puebla, la distribución de los maíces criollos correspondió a dos grupos de precocidad, uno intermedio (93 a 101 días a floración femenina) y el otro tardío (102 a 110 días), con predominancia del grupo intermedio. Gil *et al.* (2004) puntualizaron que en el nicho ecológico del Tlahuapan-Chiautzingo, representante de la zona Iztaccíhuatl-Popocatepetl, se detectaron poblaciones nativas con intervalo de días a floración femenina de 112 a 136 días, con solamente dos estratos de precocidad, y predominio del grupo intermedio con 54%.

El número promedio de variedades utilizadas por cada agricultor varía dependiendo del nicho ecológico. Es evidente que en el estado de Puebla, al interior de cada nicho, aún existe una amplia diversidad del cultivo de maíz reflejada en el número de variedades criollas que utiliza cada agricultor, en la variabilidad de coloración de grano, niveles de precocidad y potencial de rendimiento (Gil *et al.*, 2004).

En 2006, Hortelano realizó una caracterización morfológica y un análisis isoenzimático de la diversidad genética de maíces en el Valle de Puebla, encontró diferencias altamente significativas entre poblaciones en todas las variables analizadas y fue posible agrupar a las poblaciones en dos conjuntos con base en la coloración de grano: el de grano pigmentado y el de grano blanco. Para el análisis de isoenzimas se exploraron nueve sistemas enzimáticos que codifican para 17 loci, en los cuales se encontraron 38 alelos; el conjunto de poblaciones nativas presentó 97.3 % del total de alelos, tuvo seis alelos exclusivos (*E8-5*, *Idh1-6*, *Mdh3-18*, *Phi1-6*, *Pgd1-3.8* y *Pgd2-6*), un alelo raro (*Pgd1-3.8*) y cuatro alelos con fijación (*Adh1-4*, *Got2-4*, *Got3-4* y *Mdh4-12*), así como un promedio de 2.17 alelos por locus, un porcentaje de loci polimórficos de 76.47 % y una heterocigosidad esperada de 0.216. Se observó que, en conjunto, las poblaciones nativas de las tres subregiones mantuvieron mayor afinidad con materiales Chalqueños y Cacahuacintle, que con materiales Cónicos.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Evaluación morfológica

3.1.1 Descripción de la zona del estudio y de los sistemas de evaluación

Se definieron tres nichos ecológicos con base en los criterios de Muñoz (1998): Libres (NE1), Mazapiltepec (NE2) y Huamantla (NE3), en los estados de Puebla y Tlaxcala, es necesario aclarar que Huamantla solo se consideró para la colecta de poblaciones, sin embargo Máximo Serdán presenta condiciones ambientales similares a Huamantla, por lo que los resultados pueden extrapolarse a dicha región (Figura 2). En cada nicho ecológico se realizó un muestreo estratificado aleatorio (MEA), con el fin de seleccionar un número representativo de municipios y localidades, incluyéndose un total de 13 municipios y 34 localidades (Cuadro 1) y cuya ubicación se señala en la Figura 2.

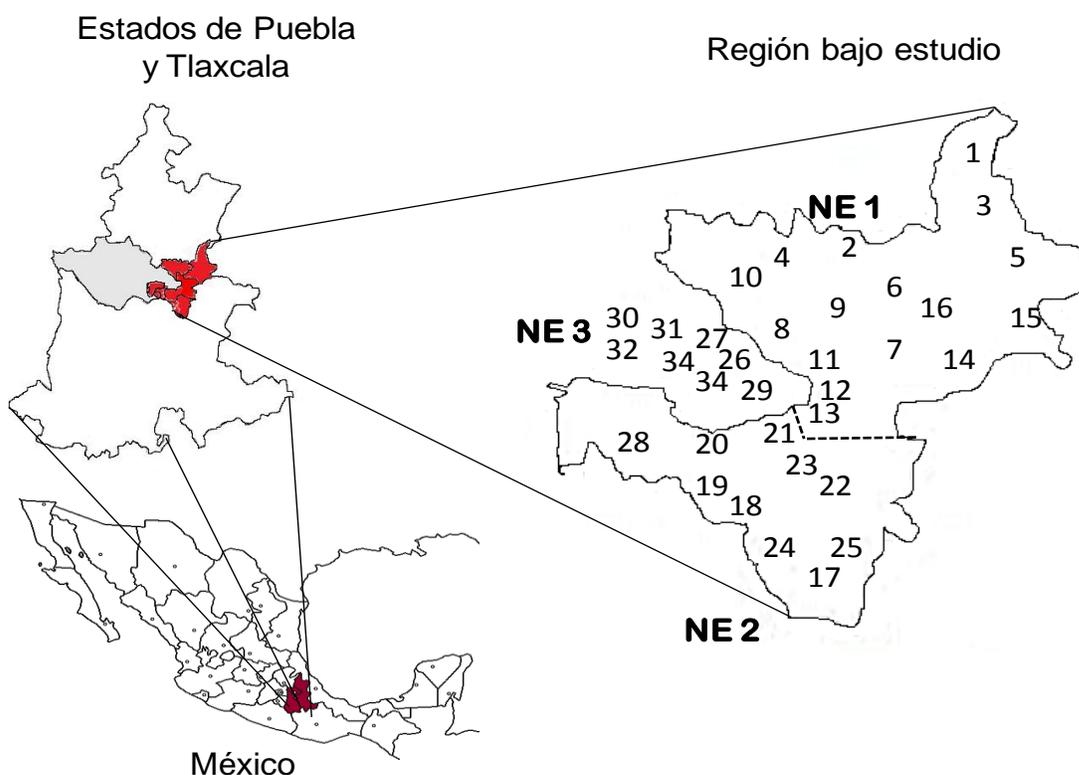


Figura 2. Ubicación geográfica del área de estudio y localidades dentro de cada nicho ecológico (NE).

Las localidades de evaluación fueron Buenavista de Guerrero, ubicada a los 19°38'07" LN y 97°30'32" LO, con altitud de 2646 msnm, Máximo Serdán localizada a los 9°16'36" LN y 97°48'19" LO, con altitud de 2402 msnm, y Mazapiltepec, localizada a los 19°07'14" LN y 97°39'56" LO, con altitud de 2359 msnm.

Cuadro 1. Localidades y municipios para cada uno de los nichos ecológicos donde se colectó semilla para el estudio de diversidad genética de maíces nativos.

Libres			Mazapiltepec			Huamantla		
Municipio	No	Localidad	Municipio	No	Localidad	Municipio	No	Localidad
Cuyoaco	1	Buenavista de Guerrero	Mazapiltepec	17	Mazapiltepec	Altzayanca	26	Col. Lázaro Cárdenas
	2	Cuyoaco	Nopalucan	18	Eréndira		27	Lomas de Junguito
	3	Emiliano Zapata		19	Nopalucan	Citlaltepec	28	Citlaltepec
	4	Temextla		20	Sta. María Ixtiyucan	Cuapiaxtla	29	S. Fco. Cuexcontzin
	5	Texcal		R. Lara Grajales	21		Máximo Serdán	30
	Libres	6	Payuca	S. José Chiapa	22	S. José Ozumba	Huamantla	31
7		Nuevo México (El Sabinal)	23		Vicencio	32		Ignacio Zaragoza
8		Pedernales	24		Álvaro Obregón	33		Los Pilaes
Ocoatepec	9	Tehuatzingo	Soltepec	25	Soltepec	34		S. José Xicoténcatl
	10	Ocoatepec						
Oriental	11	Miravalles						
	12	Oriental						
	13	S. Antonio Virreyes						
Tepeyahualco	14	El Fuerte						
	15	Juan Sarabia Pizarro						
	16	Tepeyahualco						

3.1.2 Material genético

Se evaluaron 134 poblaciones nativas (Cuadro A-1) de la región de estudio, a las cuales se adicionaron los testigos raciales Cónico (Criollo del Mezquital), Cónico Norteño (Zac 58), Chalqueño Crema (7CSM), Chalqueño Palomo (Col-6583), Chalqueño del Valle de Toluca

(Mex-158), Palomero Toluqueño (Mex 5) y 3 testigos comerciales (Sintético Serdán, 32D06, Halcón y Z-60).

3.1.3 Diseño y unidad experimental

Los 144 materiales se evaluaron en un diseño látice simple 12 x 12 con dos repeticiones en cada sitio experimental, la unidad experimental consistió de dos surcos de 5 m de longitud y 0.8 m de ancho, en los que se sembraron tres semillas cada 50 cm para después aclarar a dos plantas por mata, generando una densidad de población (DP) de 51754 plantas por hectárea.

3.1.4 Manejo del cultivo

La fecha de siembra de los experimentos fue el 14 de abril, 21 de abril y 4 de mayo de 2007 para Buenavista de Guerrero, Máximo Serdán y Mazapiltepec, respectivamente. La fertilización se realizó en dos aplicaciones, durante la primera escarda se aplicó todo el fósforo y 1/3 del nitrógeno y durante la segunda escarda el resto del nitrógeno. En Buenavista de Guerrero la dosis de fertilización fue de 100-30-00, en Máximo Serdán 100-40-00, y Mazapiltepec la dosis fue 110-50-00. Periódicamente se efectuaron deshierbes en forma manual y sólo en una ocasión se aplicó herbicida (2,4-D amina) a razón de 1.0 l ha⁻¹.

3.1.5 Variables evaluadas

Se registraron las siguientes variables: 1) días a floración masculina (DFM) y 2) femenina (DFF), contabilizados desde el día de la siembra hasta que el 50% de las plantas presentó anteras dehiscentes y estigmas expuestos, respectivamente, 3) asincronía floral (ASF), considerada como la diferencia entre DFF y DFM, registrando estas tres variables a nivel de unidad experimental; posteriormente, se seleccionaron cinco plantas al azar para registrar las variables 4) altura de planta (AP) y 5) altura de mazorca (AM), ambas en cm desde la base del tallo hasta la base de la espiga, 6) índice de altura (IA), como la razón AM/AP, 7) número de hojas arriba de la mazorca (HAM), 8) número de ramificaciones primarias de la espiga (RPE), 9) longitud del pedúnculo de la espiga (LPE) en cm, 10) longitud del tramo ramificado de la espiga

(LTRE) en cm, 11) longitud de la rama central de la espiga (LRCE) en cm, 12) longitud total de la espiga (LTE) en cm, 13) número de plantas (NP), 14) porcentaje de plantas cuateras (FC), 15) porcentaje de plantas jorras (FJ), 16) aspecto de planta a la cosecha (ASP) en escala visual 1-5, donde 1 corresponde a plantas con buena apariencia y 5 a plantas de mal aspecto, 17) número de mazorcas cosechadas (NM), 18) calificación de mazorca (CM) en escala 1-5, donde 1 corresponde a buen aspecto y 5 el caso contrario, 19) peso de campo (PC) en g, 20) peso fresco de cinco mazorcas (PFM) en g, 21) peso seco de cinco mazorcas (PSM) en g, 22) factor de humedad (FH), 23) rendimiento de grano por hectárea (REND), mediante la fórmula:

$$\text{REND} = ((\text{PC} * \text{FD} * \text{FH}) / \text{NP}) * \text{DP}, \text{ donde } \text{FH} = (\text{PFM} - \text{PSM}) / \text{PFM}$$

Adicionalmente se registraron caracteres en mazorcas de cinco plantas por unidad experimental, a saber, diámetro de mazorca (DM) en mm, longitud de la mazorca (LM) en cm, número de hileras (NH), granos por hilera (GH), relación longitud/diámetro de mazorca (LDM). De cada mazorca se tomaron 10 granos para medir ancho (AG), largo (LG) y espesor de grano (GG), todos ellos en mm, y adicionalmente se calculó la relación largo/ancho de grano (LAG). Posteriormente se desgranaron las cinco mazorcas y se tomó el peso de grano (PG) y peso de olote (PO) en g, y para calcular 33) el factor de desgrane (FD) mediante la relación $\text{PG} / (\text{PG} + \text{PO})$.

3.1.6 Análisis estadístico

Se realizó un análisis de varianza combinado entre localidades utilizando el procedimiento GLM del paquete SAS (Statistical Analysis System) versión 9.1 (SAS Institute, 2008); el modelo lineal utilizado fue el siguiente:

$$Y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \gamma_j + \delta_{ij} + B(L)_{l(kj)} + \varepsilon_{ijkl}, \begin{matrix} i=1,2,\dots,144, \\ j=1,2,3 \\ k=1,2 \\ l=1,2,\dots,12 \end{matrix}$$

donde:

Y_{ijkl} es la observación de la i -ésima colecta en el j -ésimo ambiente de la k -ésima repetición dentro del l -ésimo bloque

μ es la media general y constituye una constante común a todas las observaciones

α_i es el efecto aleatorio de la i -ésima observación de la colecta

γ_j es el efecto aleatorio del j -ésimo ambiente

δ_{ij} es el efecto aleatorio de la i -ésima colecta en el j -ésimo ambiente

$B(L)_{l(kj)}$ es el efecto aleatorio del l -ésimo bloque anidado en la k -ésima repetición del j -ésimo ambiente

ε_{ijkl} es el error aleatorio asociado a la unidad experimental Y_{ijkl} .

Con el fin de detectar y eliminar multicolinealidad en análisis multivariados posteriores, se obtuvo una matriz de correlaciones simples, seguida de un método de selección de variables. Dichos análisis se hicieron utilizando los procedimientos PROC CORR y PROC STEPDISC de SAS, mediante el método secuencial STEPWISE el cual utiliza el criterio de la r^2 máxima. Con base en el estadístico F se seleccionaron variables al 15% de significancia.

Para la clasificación de los materiales se utilizaron dos estrategias de clasificación: 1) geométrica, y 2) basada en las propiedades geométricas del análisis de varianza multivariado (Everitt y Dunn, 2001). La clasificación geométrica está basada en el uso de una serie anidada de clasificación jerárquica de las observaciones, iniciando cuando cada observación es considerada como un grupo y finalizando cuando todas las observaciones forman un solo grupo; la jerarquía completa de las soluciones puede ser desplegada en un dendrograma. En la segunda estrategia la evaluación de materiales se realiza generalmente en más de una condición experimental, repitiendo los ensayos en espacio y/o tiempo, produciendo las llamadas series de ensayos multilocalidad, de este modo, las mediciones de los n individuos se toman t veces en diferentes condiciones (Franco *et al.*, 1998). El método de localización modificado (MLM) es una estrategia de clasificación en dos etapas; en la etapa inicial se definirán grupos usando un método de agrupamiento jerárquico, posteriormente se aplicará el modelo de localización a los grupos formados, en los cuales se verificarán diferencias significativas entre y dentro de grupos utilizando el criterio de la distancia de Mahalanobish (Mahalanobish, 1936).

3.2 Evaluación bioquímica mediante el uso de isoenzimas

3.2.1 Material vegetal

Con base en los análisis morfológicos se seleccionaron 49 poblaciones nativas representativas de los materiales colectados. Las localidades de procedencia de los materiales evaluados se muestran en el Cuadro A-2 y su distribución espacial se puede observar en la Figura 2, además del testigo Sintético Serdán y los testigos raciales Chalqueño Crema, Chalqueño Palomo, Cónico Norteño, Cónico y Palomero Toluqueño, así mismo se utilizaron como testigos homocigóticos y con alelos conocidos B73 y Mo17, con el objetivo de contar con puntos de referencia en el patrón de bandeo y ubicación alélica de los zimogramas (Stuber *et al.*, 1988) y Kahler (1983). Del total de materiales nativos seleccionados el 22% fue de color amarillo, el 20% fue de color azul, el 53% fue de color blanco y el 4% fue de color rojo, lo cual corresponde en proporción a los materiales evaluados morfológicamente. La selección de las poblaciones se efectuó con base en un análisis de agrupamiento con el método UPGMA con datos morfológicos.

3.2.2 Sistemas isoenzimáticos utilizados

En total se analizaron diez sistemas enzimáticos codificados para 19 loci (Cuadro 2). Los loci evaluados presentan acción génica codominante, con excepción de *Cat3*, *Idh2*, *Mdh1*, *Mdh2*, *Mdh4*, *Mdh5* y *Pgd1*, que pueden ser dominantes y codominantes (Stuber *et al.*, 1988).

Se puede observar que los loci, se distribuyeron en 8 de los 10 cromosomas del maíz, según se muestra en la Figura 3.

3.2.3 Protocolo de la técnica utilizada

La técnica utilizada fue la de electroforesis en geles de almidón, siguiendo el protocolo establecido por Stuber *et al.* (1988). En primer lugar se colocaron para germinación 20 semillas

de cada una de las poblaciones de maíz, en cámaras de crecimiento (SEEDBURO Modelo 1022W) a 25°C de temperatura y oscuridad y manteniendo humedad constante.

Cuadro 2. Loci de isoenzimas evaluadas y localización cromosómica.

Locus	Representación	Sistema de gel óptimo	Cromosoma
Fosfatasa Acida-1	<i>Acp1</i>	B	9C
Fosfatasa Acida-4	<i>Acp4</i>	B	1L
Alcohol deshidrogenasa-1	<i>Adh1</i>	C	1L
Catalasa	<i>Cat3</i>	C	4C
Esterasa	<i>E8</i>	C	3C
B-glucosidasa-1	<i>Glu1</i>	B	10L
Glutamato oxaloacetato transaminasa-1	<i>Got1</i>	C	3L
Glutamato oxaloacetato transaminasa-2	<i>Got2</i>	C	5L
Glutamato oxaloacetato transaminasa-3	<i>Got3</i>	C	5C
Isocitrato deshidrogenasa-1	<i>Idh1</i>	D	8L
Isocitrato deshidrogenasa-2	<i>Idh2</i>	D	6L
Malato deshidrogenasa-1	<i>Mdh1</i>	B	8L
Malato deshidrogenasa-2	<i>Mdh2</i>	B	6L
Malato deshidrogenasa-3	<i>Mdh3</i>	B	3L
Malato deshidrogenasa-4	<i>Mdh4</i>	B	1L
Malato deshidrogenasa-5	<i>Mdh5</i>	B	5C
Fosfohexosa isomerasa-1	<i>Phi1</i>	D	1L
6-fosfogluconato deshidrogenasa-1	<i>Pgd1</i>	D	6L
6-fosfogluconato deshidrogenasa-2	<i>Pgd2</i>	D	3L

Después de seis días los coleoptilos se extrajeron, tomándose una porción de 12 mm de 10 individuos de cada población, macerando el tejido con un taladro eléctrico dentro de un tubo eppendorf de 1.5 mL en 30 µL de buffer de extracción (sucrosa 16.7% p/v; ascorbato de sodio 8.3% p/v; pH 7.4).

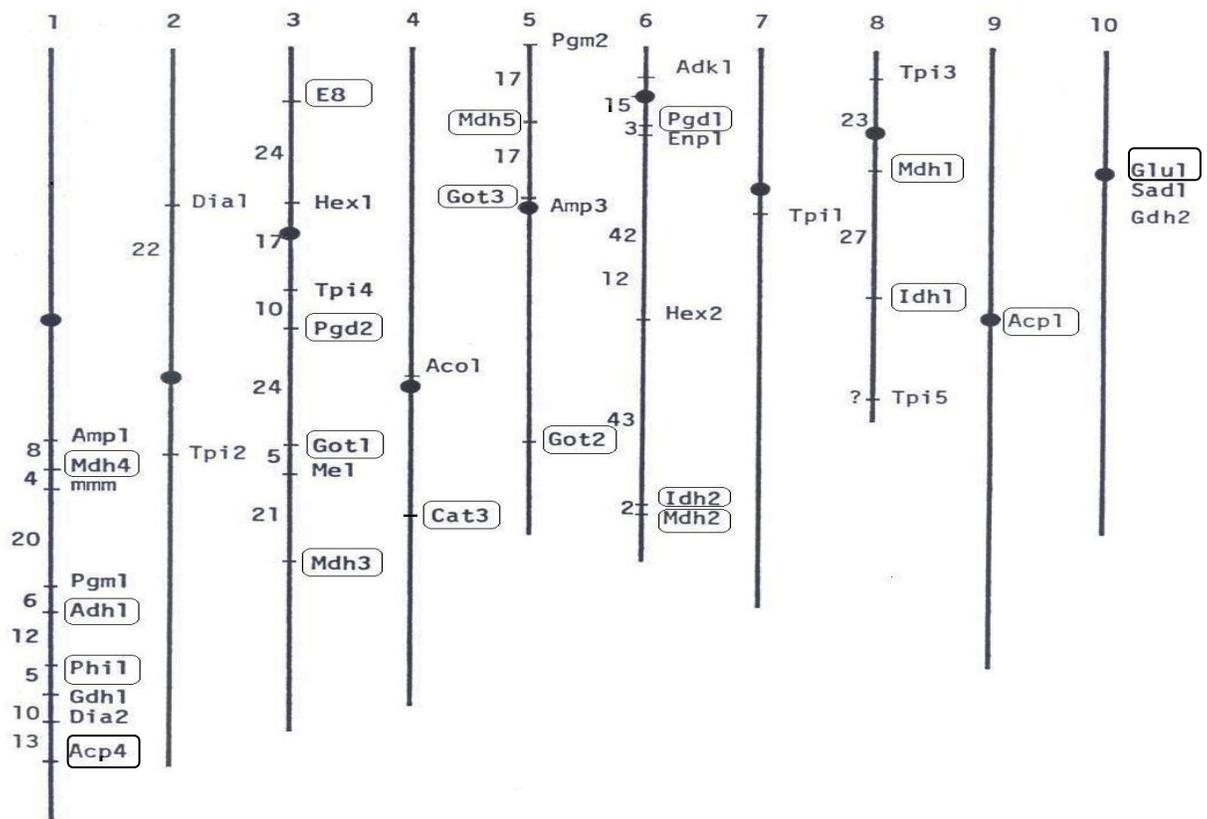


Figura 3. Mapa de los cromosomas del maíz con la localización de los loci isoenzimáticos.

Las muestras fueron identificadas individualmente y centrifugadas a 1500 rpm, en una microcentrífuga refrigerada (BECKMAN Modelo GS-15R), a -2 °C durante 5 minutos y posteriormente colocadas en un ultracongelador a -62 °C.

En seguida se prepararon buffers de gel, de electrodo y de tinción, usados en posteriores etapas; asimismo, se prepararon geles de almidón hidrolizado de papa, de acuerdo al sistema de gel (Cuadro 2), recomendado por Stuber *et al.* (1988).

Posteriormente se procedió a cargar y correr electroforéticamente los geles, para ello se impregnó un trozo de papel filtro de 1 mm de ancho × 1 cm de altura, con el extracto de enzimas de cada uno de los 10 individuos de cada población y se colocó en un extremo del gel, al cual se suministró corriente eléctrica con fuentes de poder (EPS Modelo 250) a voltaje variable dependiendo del sistema de gel, según se indica en el Cuadro 2 (B, C o D): 140 voltios para el

sistema C por un periodo de 6:00 horas, 250 voltios para el sistema B por 6:30 horas y de 245 voltios para el sistema D durante 6:30 horas (Stuber *et al.*, 1988).

Finalmente se realizó el rebanado y teñido de geles, y revelado de enzimas con los buffers de tinción para cada sistema enzimático específico. Las diferentes formas alélicas se revelaron usando los sustratos, cofactores y soluciones de tinción específicos para cada enzima (Stuber *et al.* (1988), se tomó una fotografía para interpretación posterior.

3.2.4 Cálculo de parámetros de diversidad genética utilizando isoenzimas

Con la información obtenida se generó una matriz básica de datos que fue utilizada para estimar los parámetros de la variación genética de los materiales en estudio:

- 1) Porcentaje de loci polimórficos (criterio de 95%). Un locus es considerado polimórfico cuando la frecuencia del alelo más común es menor de 0.95. Su expresión es la siguiente:

$$\text{Polimorfismo} = \frac{\text{No. total de loci polimorficos}}{\text{No. total de loci}}$$

- 2) Número de alelos por locus polimórfico:

$$n_a = \frac{\text{No. total de loci polimórficos detectados en el total de poblaciones}}{\text{No. total de alelos encontrados}}$$

- 3) Heterocigosidad esperada (Hs)

$$h = 1 - \sum_{i=1}^m x_i^2$$

Donde x es la frecuencia en la población del i -ésimo alelo en un locus y m es el número de alelos

Para este tipo de análisis fue utilizado el paquete estadístico POPGENE (Population Genetic Analysis) (Yeh *et al.*, 1999).

La estructura genética de las poblaciones se estimó mediante los estadísticos F de Wright (1965), reanalizados por Nei (1977) que son: F_{IS} , F_{IT} y F_{ST} ; mediante el paquete estadístico POPGENE.

3.3 Análisis combinado de caracteres morfológicos e isoenzimáticos

Con el fin de evaluar la variación general se generó una matriz base que incluyó 49 poblaciones nativas y seis testigos y mediante el uso del método MLM propuesto por Franco *et al.* (1998), se consideraron 16 caracteres morfológicos y las frecuencias de los 52 alelos de isoenzimas detectados electroforéticamente como polimórficos. Con la matriz de datos combinados, estandarizados a la normal estándar, se realizó un análisis de componentes principales, mediante el procedimiento PRINCOM de SAS (SAS Institute, 2008).

Para examinar las relaciones de agrupamiento de las poblaciones se consideraron los 68 caracteres anteriores con los cuales se calcularon las distancias de Gower (Gower, 1971), que por sus propiedades permiten combinar variables de diferente naturaleza. La matriz fue obtenida mediante el programa SAS versión 9.1. Una vez transformada la matriz de similitud a distancias se realizó un análisis filogenético utilizando el método de agrupamiento de vecinos (Neighbor-Joining) (Saitou y Nei, 1987), utilizando el lenguaje de programación R versión 2.11.1.

Con este procedimiento se generó un filograma que permitió visualizar los agrupamientos, utilizando como grupo externo al testigo Palomero Toluqueño, considerado en este caso como la raza más antigua entre los materiales evaluados, ya que está entre las razas Mestizas Prehistóricas (Wellhausen *et al.*, 1952). Con este método de agrupamiento, a diferencia del método UPGMA, no se asumen tasas uniformes de evolución en cada ramificación, por lo que se construye un árbol sin raíz o usa como raíz un grupo externo, y teóricamente, estima de mejor forma la variación de la tasa de cambios entre las ramas, permitiendo la variación en longitud de las ramas (Santacruz-Varela, 2001).

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Evaluación de la diversidad genética utilizando caracteres morfológicos

4.1.1 Análisis de varianza

En el análisis de varianza combinado ASF, LPE, LTE, FC y FJ no mostraron diferencias significativas para genotipos, mientras que las demás variables resultaron altamente significativas. Con respecto a localidades FC, FJ, y LM no mostraron significancia estadística, ASF e IA fueron sólo significativas, mientras que el resto de variables resultaron altamente significativas. En cuanto a la interacción genotipos \times ambientes AP, AM, IA, LRCE, DM, GH y LAG no presentan significancia estadística, lo que implica que estas variables responden de manera similar entre los diversos genotipos ante cambios en el ambiente (Cuadro 3).

4.1.2 Selección de variables

La multicolinealidad está definida como la dependencia lineal entre variables; su presencia implica singularidad (la matriz no es de rango completo) en la matriz de varianzas-covarianzas de Mahalanobish (parte exponencial de la distribución normal multivariada), que estima las distancias y los parámetros que forman y definen los grupos en estudios de diversidad. Una forma de detectar y eliminar multicolinealidad es realizando un análisis de correlación simple (ρ), seguida de un método de selección de variables; dichos análisis se hicieron utilizando los procedimientos PROC CORR y PROC STEPDISC de SAS. Visualizando la Figura 4, y de acuerdo con Mijangos (2005), de los pares de variables que presenten correlaciones mayores a 0.75 en valor absoluto ($\rho < -0.75$ y $\rho > 0.75$); se eliminarán aquellas variables con menor importancia agronómica. Los pares de variables que presentan correlaciones mayores a 0.75 son: DFM/DFE (0.98), AP/AM (0.94), DFM/LTE (-0.79), DFE/LTE (-0.78), DFM/LPE (-0.77), DFE/LPE (-0.78), LPE/LTE (0.92), LTRE/LTE (0.92) y LM/LDM (0.79).

Al aplicar el método de selección secuencial de variables STEPWISE, las variables seleccionadas fueron: IA, NH, DM, LAG, DFE, AP, AM, HAM, RPE, AG, LG, FD, LTRE,

LRCE, LM, GG y ASF.

Cuadro 3. Cuadrados medios, niveles de significancia y coeficientes de variación para datos morfológicos de maíces nativos evaluados en tres ambientes de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla, 2007.

Variable	Genotipos		Ambientes		Gen × Amb		CV (%)
REND (t ha ⁻¹)	3414150.3	**	478346720	**	1981653.61	**	27.0
DFM (días)	200.84	**	127949	**	28.59	**	3.4
DFE (días)	195.07	**	145376	**	20.37	**	3.3
ASF (días)	10.72	NS	881	*	14.04	**	6.8
AP (cm)	1848.89	**	339529	**	74.41	NS	6.5
AM (cm)	1194.48	**	147327	**	55.50	NS	9.6
IA (cm)	0.01	**	0.04	*	0.00	NS	6.0
HAM (No)	0.77	**	29.61	**	0.14	**	7.5
RPE (cm)	13.92	**	197	**	5.76	**	25.3
LPE (cm)	11.40	NS	9893	**	9.24	**	11.7
LTRE (cm)	18.76	**	10783	**	12.11	**	9.2
LRCE (cm)	3.84	**	152	**	1.48	NS	18.4
LTE (cm)	41.04	**	46124	**	24.31	**	6.8
DM (cm)	50.21	**	859	**	4.73	NS	4.6
LM (cm)	5.42	**	19	**	1.95	**	10.1
NH (No)	9.17	**	35	**	1.31	**	7.1
GH (No)	20.91	**	1529	**	8.43	NS	11.4
LDM	24.77	**	583	**	11.14	**	10.9
AG (mm)	1.52	**	62	**	0.29	**	6.0
LG (mm)	3.20	**	746	**	0.72	**	5.4
GG (mm)	0.32	**	3	**	0.11	**	6.8
LAG	0.11	**	2.82	**	0.02	NS	7.2
PG (g)	23462.21	**	10303666	**	11658.35	**	20.1
PO (g)	841.66	**	33979	**	146.64	**	19.4
FD	0.00	**	0.29	**	0.00	**	2.2
NP (No)	57.17	**	6829	**	41.50	**	12.3
FC (%)	58.22	NS	2024	NS	44.30	**	12.8
FJ (%)	137.16	NS	10469	NS	123.26	**	14.2
ASP (1-5)	1.04	**	16	**	0.31	**	17.4
NM (No)	61.05	**	18509	**	45.78	**	16.3
CM (1-5)	0.28	**	6	**	0.27	**	16.6
PC (g)	4381195.4	**	37898670	**	1178050.74	**	21.0

donde: **: Significancia P>0.001, *: Significancia P>0.05, NS: No existencia de significancia.

Dichas variables seleccionadas producen una reducción significativa en la suma de cuadrados del error (Cuadro 4), la mayoría de las variables seleccionadas concuerdan con estudios de diversidad anteriores (Santacruz-Varela, 2001, Mijangos, 2005; Hortelano, 2006).

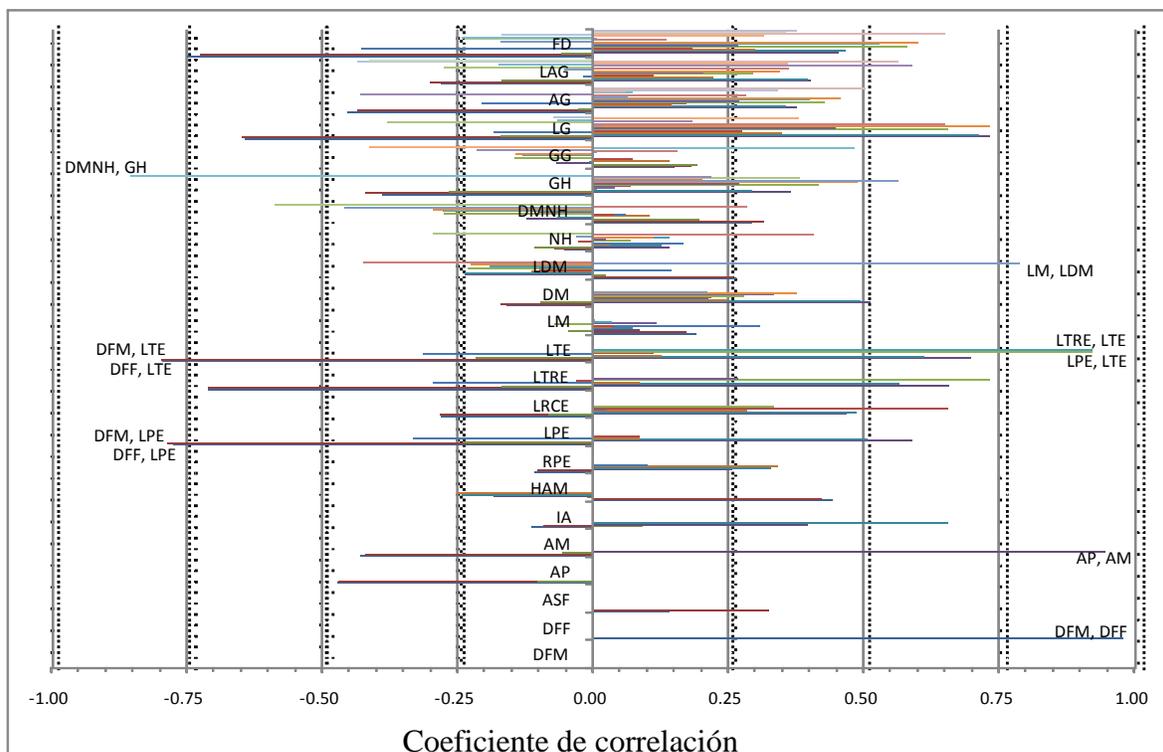


Figura 4. Correlaciones de Pearson entre 22 variables evaluadas en las localidades de Buenavista de Guerrero, Máximo Serdán y Mazapiltepec, 2007.

4.1.3 Análisis de agrupamiento por caracteres morfológicos

El análisis de agrupamiento mediante el método MLM (Franco *et al.*, 1998) en su primera estrategia de clasificación, la geométrica, requiere de una preclasificación utilizando el Método de Agrupamiento no Ponderado por Pares usando Promedios Aritméticos (UPGMA por su siglas en inglés); el número de grupos puede ser determinado *a priori* mediante una pseudo prueba del estadístico T^2 de Hotelling, ensamblándose *a priori* en este caso cuatro grupos.

Al aplicar la segunda estrategia de clasificación se determina el número óptimo de grupos que se forman al estimar el perfil de verosimilitud y obtener probabilidades de pertenencia *a posteriori* de cada uno de los 144 materiales evaluados, con máxima verosimilitud restringida (Searle, 1989). La prueba de verosimilitud ejecutó 14 iteraciones antes de converger en el valor de -1098.4327, tras lo cual ensamblaron 6 grupos (Figura 5). Al calcular las

probabilidades *a posteriori* para cada uno de los 144 materiales evaluados éstas fluctuaron entre 0.88 y 1.00.

Cuadro 4. Variables seleccionadas acorde al método STEPWISE

Etapa	Variables seleccionadas	R-Cuadrada parcial	Valor de F	Pr > F	Lambda de Wilks'	Pr < Lambda	Correlación canónica cuadrada promedio
1	IA	0.644	9.09	<.0001	0.35639	<.0001	0.005**
2	NH	0.618	8.13	<.0001	0.13616	<.0001	0.009**
3	DM	0.618	8.12	<.0001	0.05202	<.0001	0.013**
4	LAG	0.437	3.89	<.0001	0.02928	<.0001	0.016**
5	DFF	0.452	4.12	<.0001	0.01606	<.0001	0.017**
6	AP	0.378	3.03	<.0001	0.00999	<.0001	0.019**
7	HAM	0.400	3.33	<.0001	0.00599	<.0001	0.021**
8	RPE	0.358	2.78	<.0001	0.00385	<.0001	0.024**
9	AG	0.306	2.19	<.0001	0.00267	<.0001	0.026**
10	LG	0.642	8.90	<.0001	0.00096	<.0001	0.030**
11	FD	0.311	2.24	<.0001	0.00066	<.0001	0.031**
12	LM	0.293	2.06	<.0001	0.00047	<.0001	0.033**
13	LTRE	0.275	1.88	<.0001	0.00034	<.0001	0.035**
14	GG	0.269	1.82	<.0001	0.00025	<.0001	0.037**
15	LRCE	0.250	1.64	<.0001	0.00019	<.0001	0.038**
16	ASF	0.207	1.29	0.0213	0.00015	<.0001	0.039**

** : implica alta significancia para la correlación canónica cuadrada promedio.

Lo cual indica una buena clasificación de cada uno de los 144 materiales bajo estudio, adicionalmente se observó que existen diferencias significativas entre grupos y dentro de grupos utilizando el criterio de la distancia de Mahalanobish (Mahalanobish, 1936). De acuerdo con Mijangos (2005), y dada la variabilidad que presentan los materiales dentro del Grupo 1, se consideró conveniente ensamblar subgrupos dentro de este grupo, integrándose en este caso los subgrupos 1a, 1b y 1c de la Figura 5.

En el Cuadro 5 se pueden observar las características morfológicas que presenta cada uno de los grupos, de la siguiente manera: el Grupo 1 quedó conformado por 119 materiales de los cuales 116 son materiales nativos y tres testigos raciales pertenecientes a la raza Chalqueño

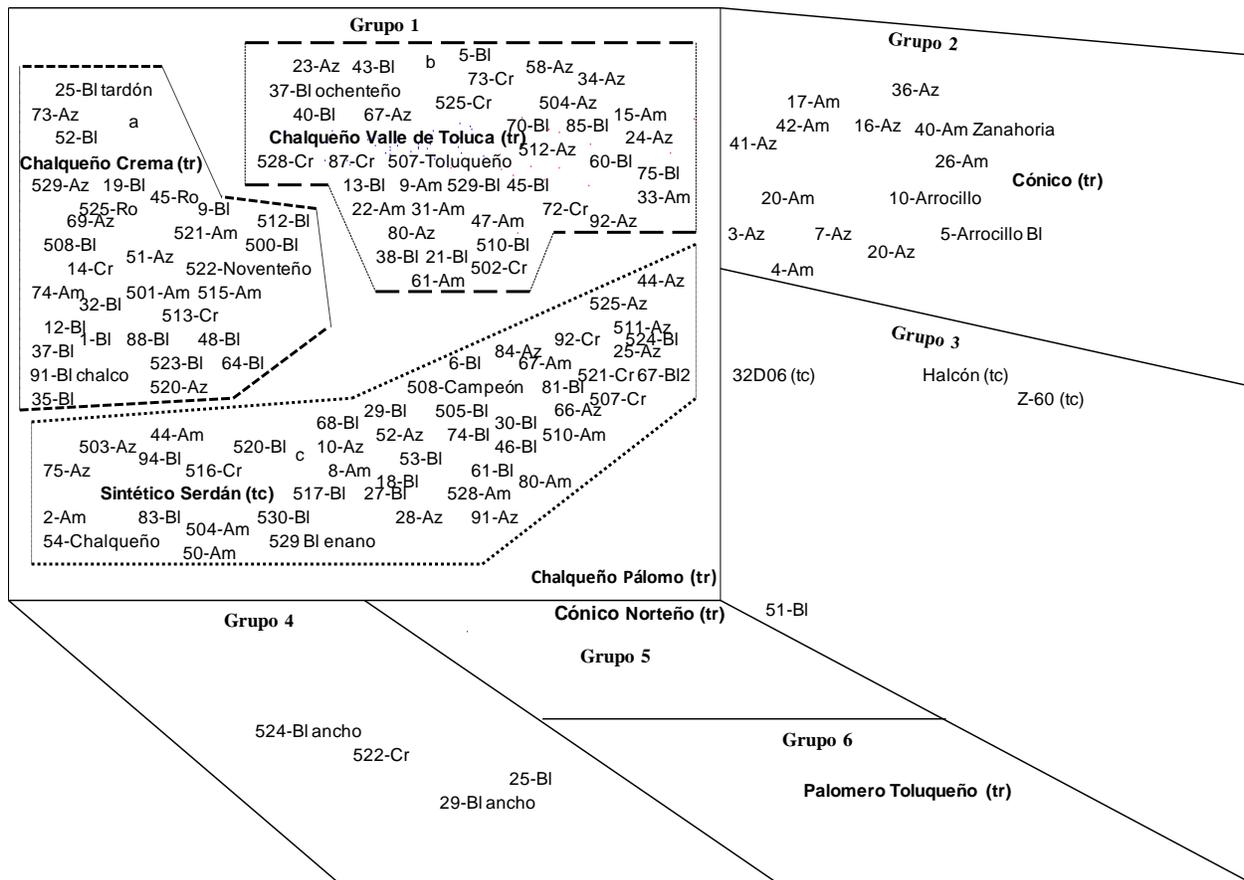


Figura 5. Número de grupos y subgrupos ensamblados mediante el método MLM.

(Chalqueño Crema, Chalqueño Valle de Toluca) y Sintético Serdán, los materiales de este grupo son tardíos (114.8 DFF), más altos (179.4 cm de AP), con mayor número de RPE (8.6), ocupan el tercer lugar en lo que respecta a NH (14.6), mazorcas más largas y de mayor diámetro (12.6 cm de LM y 47.4 cm de DM), granos más largos y con mayor grosor (14.5 mm de LG y 4.3 mm de GG), es el segundo grupo con granos más anchos (7.9 mm de AG).

Dentro del Grupo 1 se encuentra el subgrupo 1a, integrado por 31 materiales, de los cuales 30 son nativos más el testigo racial Chalqueño Crema; este subgrupo presenta 116.6 días a floración femenina (DFF), una altura de planta (AP) de 187.2 cm, 9.04 ramas por espiga (RPE)

Cuadro 5. Datos morfológicos por grupo de 134 poblaciones nativas, 7 testigos raciales y 3 testigos comerciales ensamblados mediante el método MLM

Variable	Grupos Formados													
	Grupo 1	SUB 1a	SUB 1b	SUB 1c	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4	Grupo 5	Grupo 6					
DFE (días)	114.79 ^A	116.61 ^A	113.62 ^B	114.52 ^B	104.62 ^B	114.42 ^A	104.63 ^B	90.83 ^D	97.83 ^C					
ASF (días)	6.78 ^A	6.54 ^A	6.76 ^A	6.94 ^A	7.11 ^A	5.75 ^A	7.00 ^A	4.67 ^A	5.17 ^A					
AP (cm)	179.37 ^A	187.23 ^A	177.25 ^B	176.13 ^B	153.57 ^B	130.31 ^C	153.63 ^B	96.87 ^D	130.03 ^C					
IA	0.6018 ^A	0.6042 ^A	0.6070 ^A	0.5964 ^B	0.5947 ^{A,B}	0.4480 ^C	0.5740 ^{A,B}	0.3452 ^D	0.5696 ^B					
HAM (No)	4.56 ^B	4.63 ^A	4.48 ^B	4.56 ^A	4.15 ^C	5.53 ^A	3.99 ^C	3.63 ^D	4.30 ^B					
RPE (No)	8.59 ^A	9.04 ^A	8.17 ^B	8.63 ^A	6.90 ^{A,B}	5.23 ^B	7.96 ^A	7.73 ^A	4.17 ^C					
LTRE (cm)	29.59 ^A	29.95 ^A	29.62 ^{A,B}	29.34 ^B	27.69 ^{A,B}	29.19 ^A	28.16 ^A	24.67 ^C	26.61 ^{B,C}					
LRCE (cm)	6.42 ^A	6.68 ^A	6.23 ^B	6.40 ^B	5.30 ^B	5.23 ^{B,C}	6.14 ^{A,B}	5.26 ^B	4.30 ^C					
NH (No)	14.55 ^C	14.47 ^B	14.89 ^A	14.34 ^B	15.23 ^{B,C}	15.76 ^B	9.87 ^E	12.07 ^D	19.60 ^A					
LM (cm)	12.53 ^A	12.71 ^A	12.32 ^B	12.57 ^{A,B}	11.34 ^B	13.45 ^A	12.92 ^A	8.91 ^D	10.07 ^C					
DM (cm)	47.36 ^A	47.79 ^A	47.09 ^B	47.29 ^{A,B}	43.54 ^B	46.77 ^A	40.07 ^C	36.14 ^D	34.49 ^D					
LG (mm)	14.49 ^A	14.79 ^A	14.35 ^B	14.41 ^B	13.27 ^B	12.43 ^C	13.20 ^B	11.42 ^D	11.96 ^{C,D}					
AG (mm)	7.91 ^B	7.88 ^B	7.73 ^C	8.05 ^A	7.23 ^C	7.69 ^B	9.50 ^A	7.82 ^B	4.65 ^D					
GG (mm)	4.34 ^{A,B}	4.29 ^B	4.31 ^B	4.38 ^A	4.15 ^B	4.12 ^B	4.45 ^A	4.12 ^B	3.04 ^C					
LAG	1.84 ^B	1.88 ^A	1.86 ^A	1.80 ^B	1.85 ^B	1.61 ^C	1.39 ^D	1.48 ^D	2.58 ^A					
FD	0.8821 ^B	0.8807 ^A	0.8851 ^A	0.8809 ^A	0.8983 ^B	0.8333 ^D	0.8975 ^B	0.8615 ^C	0.9176 ^A					
RendHa (t ha ⁻¹)	4850.00 ^{A,B}	4832.10 ^A	4892.50 ^A	4830.10 ^A	4064.40 ^{B,C}	5101.30 ^A	3827.70 ^C	1412.30 ^D	2003.30 ^D					

mazorcas más largas y con mayor diámetro (12.7 cm de LM y 47.8 mm de DM) y granos menos gruesos y menos anchos (4.3 mm de GG y 7.9 de AG). El subgrupo 1b se integró con 37 materiales, 36 de los cuales son nativos y uno es el testigo racial Chalqueño del Valle de Toluca; este subgrupo es el más precoz de los tres, presentando 113.6 DFF, es el segundo con mayor AP con 177.3 cm, menor número de RPE con 8.17, mayor NH con 14.9, granos menos anchos y con menor grosor (7.7 mm de AG y 4.3 mm de GG, respectivamente).

El subgrupo 1c quedó conformado por 51 materiales, 50 nativos y el testigo Sintético Serdán, es el segundo con mayor número de DFF con 114.2, menor AP con 176.1 cm, es el segundo con mayor número de RPE con 8.6, menor NH con 14.9, el segundo con LG 14.4 mm y con un mayor AG con 8.1 mm y con un mayor GG (4.4 mm).

El Grupo 2 quedó conformado por 15 materiales, 14 nativos y el testigo racial Cónico; este grupo es el más precoz de todos con 104 DFF, es el tercero con mayor AP con 153.6 cm, un promedio de 6.9 RPE, 15.2 hileras por mazorca (NH), ocupa el tercer lugar en cuanto a LM y DM, 11.34 cm y 43.5 mm, respectivamente, el segundo lugar en cuanto a AG (7.23 mm), el tercer lugar con respecto a LG (13.27 mm), el cuarto lugar en AG (7.2 mm), y el tercer lugar en GG (4.15 mm). Este grupo se caracterizó por agrupar sólo materiales de grano amarillo, azul y arrocillo, sin incluir materiales de color blanco.

El Grupo 3 quedó conformado por tres testigos comerciales (Z-60, Halcón y 32D06) más un material nativo, proveniente de Oriental, Puebla; estos materiales presentan un promedio de 114.4 DFF, son materiales no muy altos con AP de 130.3 cm en promedio, ocupan el penúltimo lugar en lo que respecta a RPE con 5.2, presenta un mayor número de hileras (NH) con un promedio de 15.7, mayor largo de mazorca (LM) con 13.5 cm, ocupa el segundo lugar en DM con 46.8 mm, ocupa el tercer lugar en LG con 12.4 mm, el cuarto lugar en AG con 7.7 mm, y el último lugar en lo que respecta a GG con 4.12 mm.

El Grupo 4 quedó conformado por cuatro materiales nativos 522-Cr y 524-BI ancho, provenientes de las localidades Los Pilares y Barrio San Lucas de la región de Huamantla, Tlaxcala, y por los materiales 25-BI y 29-BI ancho, provenientes de Ocotepéc y Payuca de la

región de Libres, Puebla. Estos materiales presentan DFF de 104.6 días, una AP de 153.6 cm, son los que menor NH presentan con 9.9, ocupa el segundo lugar en LM con 12.9 mm y el cuarto lugar en DM con 40.1 mm.

El Grupo 5 quedó conformado por el testigo racial Cónico Norteño; este grupo fue el más precoz de todos con 90.8 DFF, el más enano con 96.8 cm de AP, el penúltimo en lo que respecta a NH con 12.07, una menor LM con 8.91 cm, el penúltimo con respecto a DM con 36.1 mm, un menor LG con 11.42 mm, y el segundo lugar con respecto a AG con 7.8 mm.

El Grupo 6 está representado también por un solo material, el testigo racial Palomero Toluqueño, el cual ocupa el segundo lugar en AM con 97.8 cm, el penúltimo en AP con 130.0 cm, es el que presenta un mayor NH con 19.6, ocupa el penúltimo lugar en LM con 10.1 cm, un menor DM con 34.5 mm, ocupa el penúltimo lugar en LG con 11.9 mm, presenta granos más angostos y delgados, con 4.6 mm de AG y 3.0 mm de G.

El no agrupamiento de poblaciones nativas asociadas al testigo racial Cónico Norteño indican la no existencia de poblaciones de reciente formación en la región del estudio, sin embargo la cercanía con la población 51-BI que pertenece al grupo 3, es un indicio de que esta población es de reciente formación, lo cual se puede validar mediante el análisis de isoenzimas. Por otra parte, la no asociación del testigo racial Palomero Toluqueño con las poblaciones nativas de la región del estudio implican la no existencia de poblaciones antiguas, las más antiguas serían aquellas relacionadas con el testigo racial Cónico. Los materiales que formaron el grupo 3, son en su mayoría materiales comerciales de empresas privadas, no son precoces, sin embargo no son tan altos, tienen un menor número de hojas arriba de la mazorca y presentan mayor rendimiento.

4.1.4 Relación entre localidades y grupos

En la Figura 6 se puede observar que la mayoría de las localidades quedaron asociadas con el Grupo 1 en el cuadrante I, materiales nativos genéticamente cercanos a los testigos raciales de la raza Chalqueño.

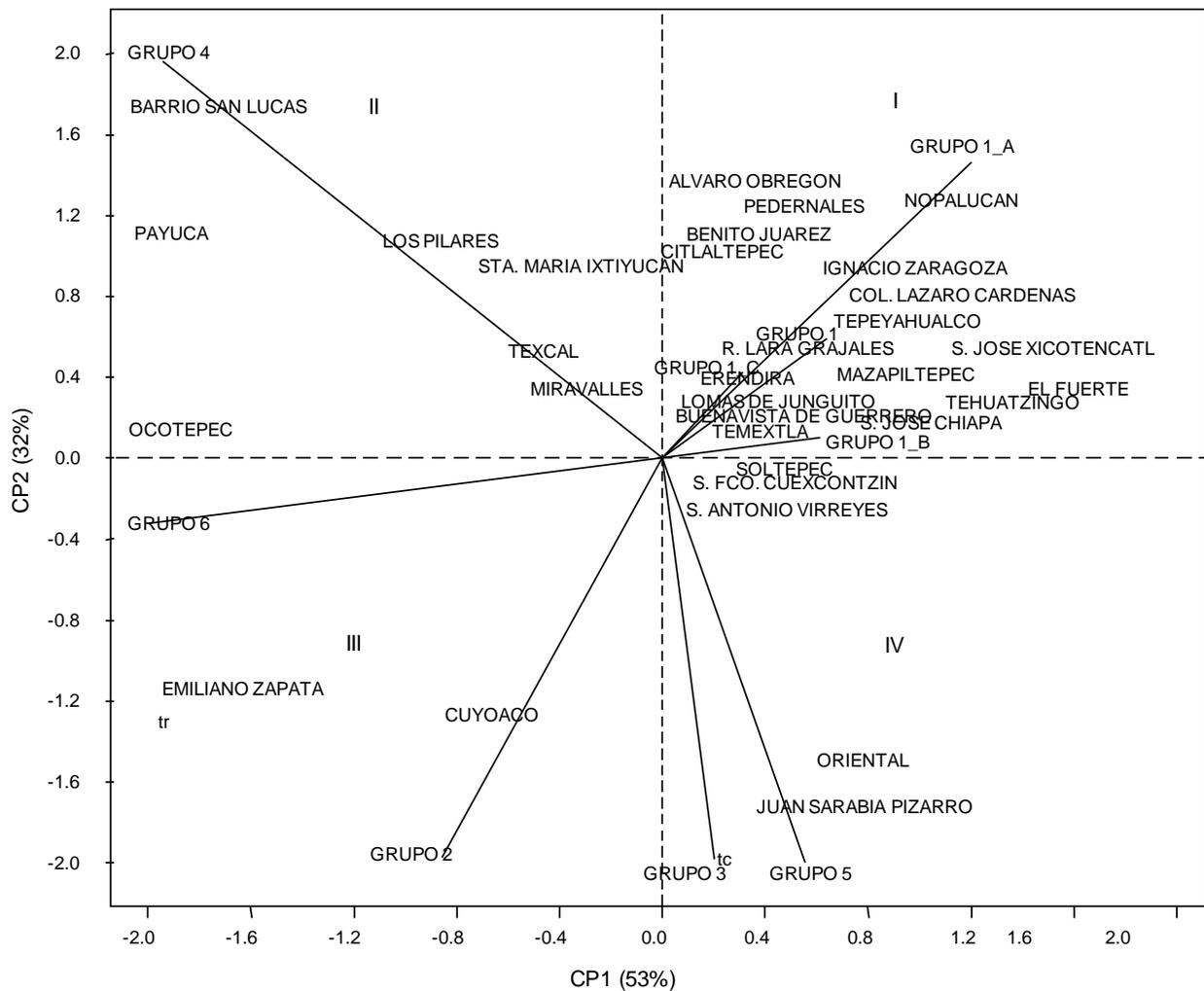


Figura 6. Relación entre las localidades ubicadas en la zona del estudio y los grupos ensamblados mediante el método MLM.

Al realizar el desglose en subgrupos, se observa que el subgrupo 1a se asoció con las localidades de Álvaro Obregón, Nopalucan, Sta. María Ixtiyucan, Citlaltepec, Pedernales, Ignacio Zaragoza y Benito Juárez, lo que indica que estas localidades tienen una relación más estrecha con materiales nativos asociados a la subraza Chalqueño Crema.

Por otra parte el subgrupo 1b quedó asociado con las localidades de Temextla, S. José Chiapa, Soltepec, San Fco. Cuexcontzin, Mazapiltepec, y San Antonio Virreyes, localidades mayormente asociadas con materiales nativos y el testigo Chalqueño del Valle de Toluca; mientras que el subgrupo 1c tiene una fuerte relación con las localidades de Buenavista de

Guerrero, Lomas de Junguito, Tehuatzingo, El Fuerte, Eréndira, R. Lara Grajales, S. José Xicoténcatl, Tepeyahualco y Col. Lázaro Cárdenas.

El Grupo 2, el cual se ubica en el cuadrante III, está fuertemente relacionado con el testigo racial Cónico, presenta una asociación con las localidades de Cuyoaco y Emiliano Zapata. Por otra parte el Grupo 3 está fuertemente relacionado con los testigos comerciales en el cuadrante IV. El Grupo 4 ubicado en el cuadrante II está asociado con las localidades de Barrio San Lucas, Payuca, Los Pilares, Texcal y Miravalles, cabe aclarar que los materiales nativos de este grupo no presentaron relación con ningún testigo racial.

El Grupo 5 ubicado en el cuadrante IV está relacionado con el testigo racial Cónico Norteño, sin materiales nativos, está asociado con las localidades de Oriental y parte de Juan Sarabia Pizarro, mientras que el Grupo 6 estuvo relacionado con Ocoteppec.

Los resultados anteriores sugieren que la mayoría de las poblaciones nativas están asociadas al grupo 1 y pertenecen a los nichos ecológicos de Libres y Mazapiltepec, sin embargo existen claras diferencias al interior de los subgrupos, ya que en el subgrupo 1a están las localidades que presentan lluvias abundantes, sin embargo son afectados ocasionalmente por heladas tardías o tempranas, las poblaciones nativas del subgrupo 1b presentan buenos periodos de lluvia y no son afectadas por heladas, por ultimo las poblaciones nativas del subgrupo 1c presentan periodos de sequía muy fuertes y no son afectados por heladas tardías o tempranas.

Las localidades que integraron el grupo 4 son en su mayoría de Huamantla, considerado como un nicho ecológico con características de clima, temperatura y suelos regulares, por lo que sus poblaciones nativas son intermedias, sin embargo estas poblaciones aún no tiene asociación con ningún testigo racial, por lo que son consideradas de reciente introducción en la región.

Las poblaciones nativas que conforman el grupo 5, en el cual se encuentran las localidades de Juan Sarabia Pizarro y Oriental, son las que presentan mejores condiciones de lluvias, temperaturas y suelos, por lo que las poblaciones nativas provenientes de estas localidades son altamente precoces.

Los testigos comerciales que formaron el grupo 3, se encuentran lejos del origen, lo cual indica falta de estabilidad por parte de ellos, implicando que aún no están adaptados a las condiciones ambientales de la región y por lo tanto su comportamiento en cuanto a precocidad y rendimiento va a ser muy variable.

4.2 Evaluación de la diversidad genética utilizando isoenzimas

4.2.1 Variación alélica

La estimación de las frecuencias alélicas para los 19 loci de isoenzimas en todas las poblaciones puede ser observada en el Cuadro A-3. Por otra parte, en el Cuadro 6, se muestran las frecuencias alélicas para los 19 loci de isoenzimas para las 49 poblaciones nativas estudiadas. El número de alelos para cada uno de los loci, en orden descendente es el siguiente: seis alelos para *Glu1*; cinco alelos para *Acp4*; cuatro alelos para *Phi1*; tres alelos para *Acp1*, *Cat3*, *E8*, *Got1*, *Idh1*, *Mdh2*, *Pgd1* y *Pgd2*; dos alelos para *Idh2*, *Mdh1*, *Mdh3*, *Mdh4* y *Mdh5*, dando como resultado la existencia de 16 loci polimórficos.

Para las 49 poblaciones nativas, los loci que destacaron por su alta frecuencias alélica fueron: *Mdh3-16*, *Pgd1-2* y *Mdh4-12* con (98.8%, 96.3% y 95.1%, respectivamente). A nivel de nichos ecológicos, las frecuencias más altas en Libres fueron para *Mdh1-6* y *Pgd1-2* (99.0% y 96.3%); Mazapiltepec, *Mdh3-16* y *Pgd1-2* (98.9% y 98.1% respectivamente); y Huamantla *Mdh3-16* y *Mdh1-6* (98.3% y 97.3%, respectivamente) (Cuadro 6).

Por otra parte, los loci que destacaron por su menor frecuencia alélica fueron *Got1-2*, *Mdh2-5.6* y *Glu1-2.5* (0.2%, 0.2% y 0.9%, respectivamente); y en los nichos ecológicos, las frecuencias alélicas más bajas en Libres fueron *Got1-2*, *Mdh2-5.6* y *Glu1-2.5* (0.5%, 0.5% y 1.2%, respectivamente), en Mazapiltepec *Idh1-6*, *Glu1-2.5* y *Glu1-1* (1%, 1.5% y 2.9%, respectivamente), y en Huamantla *Idh1-6*, *Glu1-2.5* y *Acp1-3* (0.6%, 1% y 1%, respectivamente) (Cuadro 6).

Cuadro 6. Frecuencias alélicas para 19 loci de isoenzimas en las poblaciones nativas y testigos, y su comparación con otros estudios similares.

Locus-Alelo	Nicho ecológico			49 pob ¹	Media Testigos	47 pob ²	40 pob ³	39 pob ⁴	59 razas México ⁵	66 pob maíz dulce ⁶	56 pob. Maíz Palomero ⁷
	Libres	Mazapiltepec	Huamantla								
<i>Acp1-2</i>	0.780	0.800	0.713	0.765	0.590	0.728	0.481	0.735	0.437	0.221	0.518
<i>Acp1-3</i>	0.028	0.000	0.010	0.014	0.030	0.032	0.000	0.014	0.160	0.012	0.076
<i>Acp1-4</i>	0.193	0.200	0.277	0.220	0.380	0.240	0.519	0.251	0.390	0.766	0.396
<i>Acp4-2</i>	0.060	0.050	0.070	0.060	0.000	-	0.001	0.007	-	-	0.432
<i>Acp4-3</i>	0.045	0.054	0.050	0.049	0.005	-	0.220	0.052	-	-	0.294
<i>Acp4-4</i>	0.118	0.136	0.057	0.104	0.055	-	0.508	0.221	-	-	0.029
<i>Acp4-5</i>	0.705	0.636	0.733	0.694	0.781	-	0.254	0.569	-	-	0.121
<i>Acp4-6</i>	0.073	0.114	0.090	0.090	0.160	-	0.018	0.150	-	-	0.110
<i>Adh1-4</i>	0.990	1.000	0.987	0.992	1.000	1.000	1.000	1.000	0.991	0.458	0.871
<i>Cat3-7</i>	0.065	0.073	0.067	0.068	0.040	0.021	0.000	0.130	0.020	0.050	0.089
<i>Cat3-9</i>	0.924	0.915	0.930	0.923	0.960	0.979	0.996	0.870	0.892	0.865	0.727
<i>Cat3-12</i>	0.011	0.012	0.004	0.009	0.000	-	0.004	-	0.007	0.085	0.064
<i>E8-4</i>	0.865	0.932	0.907	0.897	0.750	0.744	0.933	0.962	0.898	-	-
<i>E8-5</i>	0.065	0.043	0.050	0.054	0.000	0.021	0.025	-	0.044	-	-
<i>E8-6</i>	0.070	0.025	0.043	0.049	0.040	0.027	0.011	-	0.047	-	-
<i>Glu1-1</i>	0.023	0.029	0.013	0.013	0.000	-	0.004	-	0.013	0.024	0.005
<i>Glu1-2</i>	0.061	0.304	0.010	0.036	0.260	-	0.361	0.188	0.175	0.073	0.102
<i>Glu-2.5</i>	0.015	0.605	0.010	0.009	0.000	-	0.030	-	0.274	0.000	0.062
<i>Glu1-6</i>	0.371	0.062	0.337	0.341	0.250	-	0.561	0.254	0.160	0.840	0.191
<i>Glu1-7</i>	0.510	0.000	0.577	0.558	0.251	-	0.009	0.361	0.170	0.000	0.572
<i>Glu1-9</i>	0.020	0.000	0.053	0.042	0.139	-	0.034	0.177	0.046	0.001	0.034
<i>Got1-2</i>	0.005	0.000	0.000	0.002	0.000	-	0.004	-	0.000	0.000	0.000
<i>Got1-4</i>	0.805	0.875	0.923	0.861	0.900	0.841	0.891	0.828	0.875	0.948	0.775
<i>Got1-6</i>	0.190	0.125	0.077	0.137	0.100	0.159	0.105	0.172	0.098	0.052	0.225
<i>Got2-4</i>	0.995	0.996	1.000	0.997	1.000	1.000	1.000	1.000	0.995	0.727	0.952
<i>Got3-4</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.976	1.000	1.000
<i>Idh1-2</i>	0.041	0.046	0.030	0.039	0.030	0.833	0.016	-	0.005	0.000	0.000
<i>Idh1-4</i>	0.838	0.846	0.907	0.861	0.970	0.166	0.979	-	0.804	0.992	0.938
<i>Idh1-6</i>	0.122	0.107	0.063	0.100	0.000	0.022	0.005	-	0.182	0.008	0.062
<i>Idh2-4</i>	0.745	0.704	0.890	0.778	0.660	0.523	0.783	-	0.661	0.284	0.641
<i>Idh2-6</i>	0.255	0.296	0.110	0.222	0.340	0.455	0.218	-	0.306	0.716	0.341
<i>Mdh1-1</i>	0.080	0.061	0.027	0.058	0.040	0.038	0.053	-	0.054	0.021	0.042

Cuadro 6. Continuación

Locus-Alelo	Nicho ecológico				Media Testigos	47 pob ²	40 pob ³	39 pob ⁴	59 razas México ⁵	66 pob maíz dulce ⁶	56 pob. Maíz Palomero ⁷
	Libres	Mazapiltepec	Huamantla	49 pob ¹							
<i>Mdh1-6</i>	0.920	0.939	0.973	0.942	0.960	0.962	0.943	0.979	0.898	0.672	0.891
<i>Mdh2-3</i>	0.474	0.511	0.648	0.538	0.680	0.557	0.585	0.433	0.391	0.068	0.214
<i>Mdh2-5.6</i>	0.005	0.000	0.000	0.002	0.000	-	0.031	-	0.002	0.000	0.000
<i>Mdh2-6</i>	0.521	0.489	0.352	0.460	0.320	0.443	0.384	0.557	0.446	0.892	0.625
<i>Mdh3-16</i>	0.990	0.989	0.983	0.988	1.000	0.978	1.000	1.000	0.901	0.999	0.986
<i>Mdh3-18</i>	0.010	0.011	0.017	0.012	0.000	0.022	0.000	-	0.091	0.001	0.014
<i>Mdh4-12</i>	0.935	0.957	0.967	0.951	1.000	1.000	0.984	1.000	0.981	0.996	0.998
<i>Mdh4-14.5</i>	0.065	0.043	0.033	0.049	0.000	-	0.016	-	0.012	0.004	0.002
<i>Mdh5-12</i>	0.845	0.918	0.850	0.867	0.830	0.761	0.768	1.000	0.837	0.984	0.988
<i>Mdh5-15</i>	0.155	0.082	0.150	0.133	0.170	0.239	0.233	-	0.153	0.016	0.012
<i>Phi1-2</i>	0.045	0.071	0.053	0.055	0.020	0.045	0.008	-	0.080	0.000	0.010
<i>Phi1-3</i>	0.040	0.000	0.010	0.019	0.000	-	0.119	-	0.009	0.024	0.011
<i>Phi1-4</i>	0.880	0.879	0.860	0.874	0.920	0.909	0.856	-	0.877	0.953	0.948
<i>Phi1-5</i>	0.035	0.050	0.077	0.052	0.060	0.030	0.018	-	0.027	0.023	0.031
<i>Pgd1-2</i>	0.980	0.981	0.925	0.963	0.980	0.996	0.510	0.325	-	-	-
<i>Pgd1-2.8</i>	0.003	0.000	0.014	0.005	0.020	0.000	0.000	-	0.670	-	0.736
<i>Pgd1-3.8</i>	0.018	0.019	0.062	0.032	0.000	0.004	0.490	0.675	-	-	-
<i>Pgd2-2.8</i>	0.020	0.029	0.047	0.031	0.140	0.036	-	-	-	-	-
<i>Pgd2-5</i>	0.922	0.964	0.930	0.936	0.860	0.945	1.000	1.000	0.995	-	1.000
<i>Pgd2-6</i>	0.058	0.007	0.024	0.033	0.000	0.019	-	-	-	-	-
Na	52	46	48	52	40						

¹ Poblaciones nativas en este estudio; ² Hortelano (2006); ³ López-Romero (2005); ⁴ Mijangos (2005); ⁵ Sánchez *et al.* (2000a); ⁶ Revilla y Tracy (1995); ⁷ Santacruz-Varela (2001); ⁸ Smith *et al.* (1985); Un guión indica dato no disponible.

El número de alelos raros, con frecuencia <0.01, fue de cinco (9.62 % del total) en las 49 poblaciones nativas; estos fueron *Cat3-12*, *Glu1-2.5*, *Got1-2*, *Mdh2-5.6* y *Pgd1-2.8*. En otros estudios se han reportado valores semejantes de alelos raros a los encontrados en esta investigación; por ejemplo, Hortelano (2006) reportó 10.52% en 47 poblaciones nativas, Mijangos (2005) reportó 8.3 % en 39 poblaciones nativas de maíz de la Sierra Tarasca de

Michoacán y 19 testigos; Santacruz-Varela (2001) reportó 12 % de alelos raros en maíces palomeros y López-Romero (2005) 23 % de alelos raros en 40 poblaciones nativas de Oaxaca.

Casos extremos son los consignados por Sánchez *et al.* (2000a) en 59 razas de maíz de México con 65 % de alelos en frecuencias menores al 0.01, y por Doebley *et al.* (1985) quien encontró un 53 % de ese tipo de alelos en 34 razas de maíz de México.

En maíz se ha reportado la fijación de diferentes alelos, por ejemplo Sánchez *et al.* (2000b), encontró fijo el alelo *Got3-4* en 59 razas de maíz de México, dentro de las cuales se incluyeron accesiones de la raza Chalqueño; de la misma manera, Goodman y Stuber (1983a) observaron que en un grupo de 406 líneas de los Estados Unidos, todas tuvieron fijo el alelo *Got3-4*. Situaciones similares fueron reportadas por Goodman y Stuber (1983b) en 31 razas de maíz de Bolivia; y por Santacruz-Varela (2001) en 56 accesiones de maíces palomeros originarios de 10 países, incluyendo México. Los resultados obtenidos para las poblaciones nativas en la región de estudio indican que en ellas también se ha fijado el alelo *Got3-4* (Cuadro 6).

El alelo *Pgd2-5* presentó una frecuencia de 93.6%, el cual también se ha detectado como predominante en maíces de diferentes orígenes. Hortelano (2006) observó una frecuencia de 94.5% en maíces nativos del valle de Puebla, mientras que López-Romero (2005) encontró una frecuencia de 100% en maíces de Oaxaca, al igual que Mijangos (2005) en maíces nativos de la sierra Tarasca de Michoacán; Goodman y Stuber (1983a) encontraron ese alelo en particular con una frecuencia de 93% en 406 líneas endogámicas de los Estados Unidos, mientras que en razas latinoamericanas, los mismos autores observaron este alelo como predominante con frecuencias de 99.3%, 98.1%, 98.7%, 99.4%, y 99.1% en razas de Bolivia, Brasil, Chile, El Salvador, México y Perú, respectivamente.

Otros alelos cercanos a la fijación en las poblaciones nativas son *Mdh1-6*, *Mdh3-16* y *Mdh4-12*, los cuales se encontraron en frecuencias muy altas (94.2% y 98.8% y 95.1%, respectivamente); consecuentemente, sus alelos alternativos (*Mdh1-1* y *Mdh3-18*, *Mdh4-14.5*) se encuentran en muy bajas frecuencias (5.8%, 1.2% y 4.9%, respectivamente). Conviene señalar que en las poblaciones testigo los loci *Mdh1*, *Mdh3* y *Mdh4* resultaron ser

monomórficos.

A nivel genético, con los alelos aquí detectados, las poblaciones locales se caracterizaron por la presencia de *Acp4-2*, *Cat3-12*, *E8-5*, *Glu1-1*, *Glu1-2.5*, *Got1-2*, *Mdh2-5.6*, *Mdh3-18*, *Mdh4-14.5*, *Phi1-3*, *Pgd1-3.8* y *Pgd2-6*, los cuales no se detectaron en las poblaciones testigo que representaron a las razas Chalqueño, Celaya y Cónico; tales alelos se distribuyeron de manera diferencial entre las poblaciones de los diferentes municipios de la región (Cuadro 6).

Las 49 poblaciones nativas presentaron específicamente altas las frecuencias de dos alelos; *Idh1-4* y *Pgd1-2* (Cuadro 6), tal como se comportaron en otros estudios, como los de Doebley *et al.* (1987), Revilla y Tracy (1995), Santacruz-Varela (2001) y López-Romero (2005).

En las poblaciones nativas de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla, se encontraron alelos no presentes en otras poblaciones nativas del país, como el caso de los alelos *E8-5* y *E8-6* no existentes en el estudio de poblaciones nativas de Michoacán, de *Mdh3-18*, no detectado en las poblaciones nativas de de Michoacán (Mijangos, 2005) y Oaxaca (López-Romero, 2005), y de *Pgd2-2.8* y *Pgd2-6* presentes en materiales del Valle de Puebla (Hortelano, 2006), pero ausentes en los materiales de la Sierra Tarasca y de Tehuantepec (Cuadro 6).

De lo anterior se puede decir que poblaciones nativas de diferentes regiones han evolucionado y cambiado en diferente proporción sus frecuencias génicas, debido a la combinación de varios factores como la deriva genética, diferente presión de selección en los sitios de cultivo asociados con desplazamientos a nuevos ambientes y aislamiento reproductivo (Doebley *et al.*, 1985), como es el caso de las poblaciones de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla, donde las poblaciones nativas de las diferentes subregiones estudiadas presentaron combinaciones alélicas particulares, aun cuando se trata de zonas geográficamente cercanas.

4.2.2 Riqueza alélica

Entre las poblaciones nativas se presentaron particularidades que las distinguen de los testigos, una de ellas es la riqueza alélica. A nivel global, las poblaciones nativas presentaron 52 alelos, mientras que los testigos presentaron solo 40 alelos. A nivel de nicho ecológico, las poblaciones nativas de Libres tuvieron la mayor riqueza alélica exhibiendo 52 alelos, seguido de Huamantla con 48 alelos y Mazapiltepec con 46 alelos; en todos los casos cada uno de los tres nichos ecológicos, presentó mayor riqueza alélica que los testigos (Cuadro 6).

Al interior del grupo de poblaciones nativas también se detectaron características únicas; como en las poblaciones nativas procedentes de Libres que se distinguieron de los demás por la presencia de los alelos raros *Got1-2* y *Mdh2-5.6*, ambos con frecuencias alélicas de 0.5%. Por otra parte, se detectaron los alelos *Phil-3* y *Pgd1-2.8* ubicados en el nicho ecológico de Huamantla, cuyas frecuencias alélicas fueron de 1% y 1.4%, respectivamente (Cuadro 6).

Con respecto al tipo y número de alelos encontrados en esta investigación (Cuadro 7), se observa que las poblaciones nativas presentaron la mayoría de los alelos reportados por Goodman y Stuber (1983a) como más comunes para maíz. Hubo sistemas enzimáticos en los cuales las poblaciones nativas presentaron todos los alelos señalados, por ejemplo *Got1*, *Mdh3*, *Mdh5*, *Pgd1*, mientras que en otros sistemas hubo fijación, caso *Got2*, *Got3* y *Acp4*, tal como se indicó por los autores ya citados.

4.2.3 Número de alelos por locus

La estimación global muestra la existencia de 2.44 alelos por locus polimórfico (Cuadro 8), el cual es inferior en comparación con lo encontrado en otros trabajos en maíz; por ejemplo, Doebley *et al.* (1985) reportaron un promedio de 7.09 alelos por locus en un estudio de 23 loci en 31 razas mexicanas de maíz.

Cuadro 7. Alelos más comunes en maíz y los encontrados en las poblaciones nativas de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla.

Isoenzima	Locus	Alelos más comunes	Alelos encontrados en esta investigación
Fosfatasa Ácida	<i>Acp1</i>	<i>Acp1-2, Acp1-3, Acp1-4</i>	<i>Acp1-2, Acp1-3, Acp1-4</i>
	<i>Acp4</i>	<i>Acp4-2, Acp4-3, Acp4-4 Acp4-6 Acp4-6</i>	<i>Acp4-2, Acp4-3, Acp4-4 Acp4-5, Acp4-6</i>
Alcohol deshidrogenasa	<i>Adh1</i>	<i>Adh1-2, Adh1-4, Adh1-6</i>	<i>Adh1-4</i>
Catalasa	<i>Cat3</i>	<i>Cat3-7, Cat3-9, Cat3-12, Cat3-n</i>	<i>Cat3-7, Cat3-9, Cat3-12</i>
Esterasa	<i>E8</i>	<i>E8-4, E8-4.5, E8-5, E8-6, E8-8</i>	<i>E8-4, E8-5, E8-6</i>
Glutamato Oxaloacetato Transaminasa	<i>Got1</i>	<i>Got1-4, Got1-6</i>	<i>Got1-2, Got1-4, Got1-6</i>
	<i>Got2</i>	<i>Got2-4</i>	<i>Got2-4</i>
	<i>Got3</i>	<i>Got3-4</i>	<i>Got3-4</i>
Isocitrato deshidrogenasa	<i>Idh1</i>	<i>Idh1-2, Idh1-4, Idh1-6, Idh1-8, Idh1-n</i>	<i>Idh1-2, Idh1-4, Idh1-6</i>
	<i>Idh2</i>	<i>Idh2-4, Idh2-4.2, Idh2-6, Idh2-8</i>	<i>Idh2-4, Idh2-6</i>
Malato Deshidrogenasa	<i>Mdh1</i>	<i>Mdh1-1, Mdh1-6, Mdh1-10.5, Mdh1-n</i>	<i>Mdh1-1, Mdh1-6</i>
	<i>Mdh2</i>	<i>Mdh2-3, Mdh2-3.5, Mdh2-6, Mdh2-n</i>	<i>Mdh2-3, Mdh2-5.6, Mdh2-6</i>
	<i>Mdh3</i>	<i>Mdh3-16, Mdh3-18</i>	<i>Mdh3-16, Mdh3-18</i>
	<i>Mdh4</i>	<i>Mdh4-12, Mdh4-14.5</i>	<i>Mdh4-12, Mdh4-14.5</i>
	<i>Mdh5</i>	<i>Mdh5-12, Mdh5-15</i>	<i>Mdh5-12, Mdh5-15</i>
Fosfohexosa Isomerasa	<i>Phi1</i>	<i>Phi1-2, Phi1-3, Phi1-4, Phi1-5</i>	<i>Phi1-2, Phi1-3, Phi1-4, Phi1-5</i>
Fosfogluconato deshidrogenasa	<i>Pgd1</i>	<i>Pgd1-2, Pgd1-2.8, Pgd1-3.8</i>	<i>Pgd1-2, Pgd1-2.8, Pgd1-3.8</i>
	<i>Pgd2</i>	<i>Pgd2-2.8, Pgd2-5, Pgd2-6, Pgd2-8</i>	<i>Pgd2-2.8, Pgd2-5, Pgd2-6</i>

Según Stuber *et al.* (1988), n= alelo nulo.

En otro estudio más amplio de diversidad genética para razas de maíces mexicanos, Sánchez (2000a) contabilizó un total de 303 alelos, con un promedio de 8.2 alelos por locus; sin embargo, en estos trabajos también se registraron valores desde 2.22 alelos por locus (raza Harinoso de Ocho) hasta 3.76 alelos por locus (raza Zamorano Amarillo). Tomando las 59 razas en conjunto se estimó un promedio de 3.1 alelos por locus polimórfico.

Cuadro 8. Diversidad genética estimada para 49 poblaciones nativas pertenecientes a los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla, mediante la evaluación en 19 loci de isoenzimas.

Población/NE	Número de alelos observados (A)		Heterocigocidad esperada (H_s)		Loci polimorficos (P)	
	Promedio	Desv. Est.	Promedio	Desv. Est.	%	
<u>Libres</u>						
3-Az	1.945	0.765	0.225	0.208	0.765	63
5-Arrocillo Bl	1.895	0.705	0.236	0.211	0.705	74
10-Arrocillo	1.526	0.970	0.223	0.231	0.970	63
15-Am	1.842	0.911	0.216	0.171	0.911	74
20-Am	1.842	0.713	0.249	0.212	0.713	63
22-Am	1.842	0.705	0.210	0.154	0.705	79
23-Az	1.947	0.806	0.209	0.212	0.806	58
25-Bl	2.053	0.882	0.227	0.207	0.882	74
27-Bl	1.789	0.749	0.188	0.200	0.749	58
29-Bl ancho	1.947	0.991	0.184	0.240	0.991	47
33-Am	1.737	0.658	0.210	0.204	0.658	79
40-Am Zanahoria	2.000	0.872	0.201	0.227	0.872	53
41-Az	1.684	0.872	0.155	0.197	0.872	53
43-Bl	1.737	0.765	0.221	0.202	0.765	68
45-Ro	1.737	0.855	0.169	0.189	0.855	58
51-Bl	1.737	0.693	0.182	0.214	0.693	47
52-Bl	1.842	1.032	0.210	0.252	1.032	53
53-Bl	1.789	0.780	0.200	0.175	0.780	68
61-Bl	1.579	0.607	0.150	0.181	0.607	53
61-Am	1.789	0.872	0.196	0.211	0.872	53
Promedio ¹	1.813	0.810	0.203	0.205	0.810	62
Estimado en grupo ²	2.890	1.150	0.226	0.180	1.150	85
<u>Mazapiltepec</u>						
66-Az	1.947	0.513	0.166	0.183	0.513	53
67-Az	1.579	0.496	0.162	0.167	0.496	63
67-Am	1.737	0.688	0.215	0.208	0.688	68
68-Bl	1.632	0.911	0.204	0.204	0.911	63
69-Az	1.842	0.671	0.169	0.188	0.671	58
70-Bl	1.947	0.535	0.171	0.182	0.535	74
73-Az	1.684	0.831	0.154	0.222	0.831	47
74-Bl	1.789	0.693	0.185	0.235	0.693	47
75-Bl	1.632	0.513	0.156	0.204	0.513	47
75-Az	1.579	0.602	0.151	0.133	0.602	74
80-Am	1.474	0.834	0.163	0.185	0.834	63
83-Bl	1.842	0.765	0.210	0.204	0.765	68
85-Bl	1.842	0.898	0.169	0.174	0.898	58
87-Cr	1.842	0.970	0.202	0.207	0.970	68
Promedio ¹	1.741	0.709	0.177	0.193	0.709	61
Estimado en grupo ²	2.474	1.124	0.201	0.187	1.124	84

Cuadro 8. Continuación.

Población/NE	Número de alelos observados (A)		Heterocigocidad esperada (H _s)		Loci polimórficos (P)	
	Promedio	Desv. Est.	Promedio	Desv. Est.	%	
<u>Huamantla</u>						
501-Am	1.947	0.872	0.181	0.230	0.872	53
507-Cr	1.739	0.918	0.166	0.199	0.918	53
507-Toluqueño	1.789	0.631	0.187	0.179	0.631	68
510-Am	1.789	1.129	0.236	0.227	1.129	63
511-Az	2.053	1.155	0.198	0.224	1.155	58
516-Cr	2.000	0.882	0.213	0.202	0.882	68
520-BI	2.000	0.612	0.129	0.198	0.612	42
521-Am	1.474	0.507	0.128	0.133	0.507	58
522-Cr	1.579	0.612	0.164	0.214	0.612	47
524-BI ancho	1.526	0.765	0.211	0.208	0.765	63
525-Az	1.579	0.507	0.144	0.167	0.507	58
525-Ro	1.474	0.697	0.110	0.182	0.697	37
529-Az	1.737	0.562	0.209	0.192	0.562	68
529 BI enano	1.684	0.946	0.143	0.217	0.946	42
530-BI	1.790	0.713	0.183	0.168	0.713	63
Promedio ¹	1.744	0.767	0.174	0.196	0.767	56
Estimado en grupo²	2.737	1.240	0.192	0.166	1.240	79
promedio poblaciones³	2.950	0.768	0.187	0.199	0.768	83
<i>Testigos</i>						
Sintético Serdán	1.900	0.876	0.284	0.270	0.876	35
Chalqueño Crema	1.529	0.514	0.174	0.198	0.514	53
Chalqueño Palomo	1.352	0.492	0.131	0.210	0.492	35
Cónico	1.470	0.624	0.143	0.204	0.624	41
Cónico Norteño	1.529	0.624	0.159	0.196	0.624	47
Palomero Toluqueño	1.700	0.675	0.241	0.236	0.675	35
promedio testigos	1.880	0.564	0.152	0.202	0.564	44
Estimación Global (H _T) ⁴	2.440	0.564	0.186	0.202	0.564	44

¹ Media aritmética; ² Media estimada tomando en conjunto las poblaciones del subgrupo; ³ Media estimada tomando en conjunto las poblaciones de los tres subgrupos; ⁴ Media estimada tomando en conjunto el total de las poblaciones estudiadas.

En los grupos de poblaciones nativas de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla se obtuvo una amplitud de 1.47 hasta 2.05 alelos por locus polimórfico, y en los testigos de 1.35 a 1.90 (Cuadro 8). Los valores más bajos correspondieron a las poblaciones nativas 80-Am, 521-Am y 525-Ro, pertenecientes a los nichos ecológicos de Mazapiltepec y

Huamantla respectivamente, mientras que los valores más altos correspondieron a las poblaciones 25-B1 y 511-Az, pertenecientes a los nichos ecológicos de Libres y Huamantla respectivamente. En las poblaciones testigo se observó una variación desde 1.35 alelos por locus en Chalqueño Palomo, representante de la raza Chalqueño, hasta 1.53 en Chalqueño Crema, ambas de la raza Chalqueño, y en Zac-58, típica de la raza Cónico Norteño (Cuadro 8). Estos valores se encuentran dentro del rango observado en diferentes razas de maíces mexicanos (Sánchez. *et al.*, 2000a).

Investigaciones conducidas con otras poblaciones nativas de maíz en el estado de Puebla reportaron valores cercanos a la amplitud existente entre las poblaciones nativas del presente estudio, tal es el caso de Hortelano (2006), quien detectó valores entre 1.35 y 1.64 alelos por locus.

En una evaluación que consideró 20 loci de isoenzimas en cinco variedades europeas de polinización abierta y cinco variedades del norte de Estados Unidos de América Dubreuil y Charcosset (1998) reportaron valores que tuvieron una amplitud de 1.47 a 1.67 y de 1.60 a 1.87 alelos por locus, respectivamente.

El máximo número de alelos por locus se encontró en el nicho ecológico de Libres, Puebla (2.89), seguido de Huamantla (2.73), y Mazapiltepec (2.47). No se observó un patrón definido en cuanto al número de alelos en función del color de grano, lo que implica que ambos son independientes, según lo confirma el coeficiente de correlación de -0.0182, el cual es no significativo. Es importante mencionar que la riqueza alélica de las poblaciones de la zona de estudio fue superior a la del grupo de poblaciones testigo (Cuadro 8).

4.2.4 Heterocigosidad

La heterocigosidad media esperada (diversidad génica) por población y por región se presenta en el Cuadro 8. Allí se observa que el valor de heterocigosidad media esperada para el total de las poblaciones (incluyendo testigos) fue de 0.186; para las 49 poblaciones nativas

alcanzó un valor de 0.187, en tanto que en las poblaciones testigo alcanzó solamente el valor de 0.152.

Entre las 49 poblaciones nativas se detectaron valores de heterocigosidad media esperada (H_s) que oscilaron entre 0.109 en la población 525-ro, del nicho ecológico de Huamantla, hasta 0.249 en la población 20-Am del nicho ecológico de Libres.

En las poblaciones testigo este valor varió de 0.131 en la población Chalqueño Palomo de la raza Chalqueño hasta 0.284 en la variedad Sintético Serdán (Cuadro 8). Estos valores concuerdan con los reportados por Doebley y colaboradores (1984), de 0.215 en un estudio del género *Zea* que incluyó 21 loci, y de Doebley *et al.* (1985) quienes encontraron un valor de 0.182 en un trabajo que comprendió 23 loci en 34 razas mexicanas de maíz. En particular, para maíces nativos del estado de Puebla, estos resultados concuerdan con los de Hortelano (2006), el cual observó valores de 0.183 para H_s .

Al agrupar las poblaciones nativas por nicho ecológico se encontró que el grupo con menor diversidad génica fue el de Huamantla, con 0.192, mientras que; el de mayor diversidad fue el de Libres, con 0.226. Mazapiltepec presentó un valor de diversidad intermedio de 0.201 (Cuadro 8).

4.2.5 Análisis conjunto

Al considerar simultáneamente los parámetros de diversidad, el porcentaje de loci polimórficos, el número de alelos observados y la heterocigosidad esperada, se observan diferencias en el grado de diversidad genética de las poblaciones nativas una vez que éstas se agruparon por nicho ecológico. De esta manera, se encontró que el grupo de poblaciones de Libres fue el más diverso, al presentar 85% de polimorfismo, 0.226 de H_s y el mayor número de alelos por locus (2.89) (Cuadro 8).

Muñoz (2005) menciona que cada nicho ecológico tiene un patrón varietal (o sistema de variedades) como resultado de la selección de los agricultores en sus propios nichos para

enfrentar los diferentes regímenes higrotérmicos y potenciales ambientales en que cultivan. Esto promueve la concentración de genes que generan la especialización de las poblaciones al nicho, también conocida como adaptación vertical (Muñoz *et al.*, 1994).

Se ha definido el patrón varietal de algunos nichos ecológicos; Gil (1995) en la región sureste de la Sierra Purépecha, Romero y Muñoz (1996) en la región de Tierra Caliente, ambos de Michoacán, entre otros. El análisis de estos trabajos en que cada patrón varietal apoya la especificidad o diferenciación de los nichos ecológicos.

El siguiente grupo en magnitud de diversidad, después del nicho ecológico de Libres fue el de Mazapiltepec, el cual presentó un menor número de alelos por locus (2.47), una diversidad ligeramente menor (0.201) y un menor porcentaje de loci polimórficos 84% (Cuadro 8). El grupo menos diverso fue el de Huamantla con 83% de polimorfismo, una diversidad génica de 0.186, sin embargo presentó un mayor número de alelos por locus (2.95) (Cuadro 8).

De los resultados anteriores, se puede concluir que en esta región, donde predomina la agricultura de humedad residual, comúnmente llamada “de jugo” por los agricultores y donde persisten las costumbres de organización agrícola comunal, se ha promovido en parte, el aislamiento genético de las poblaciones. En muchas de las poblaciones se presentaron alelos nuevos en frecuencias bajas, seguramente promovido por las costumbres propias de los agricultores, que cultivan y mejoran sus propias variedades, lo que ha permitido su evolución; esto se infiere a partir de la aparición de nuevas formas alélicas en las poblaciones, además de existir poblaciones antiguas.

El grupo de las poblaciones testigo fue menos diverso genéticamente que las poblaciones nativas, pues presentó un menor número de alelos (1.89), menor proporción de loci polimórficos (44%), y menor heterocigosidad (0.186). Estos resultados indican por tanto la existencia de mayor riqueza alélica y heterocigosidad en las poblaciones nativas consideradas en conjunto (Cuadro 8).

A nivel de loci, la heterocigosidad total varió desde cero para *Got3* hasta 0.570 para el

locus *Glu1*, el cual presentó cinco alelos. La heterocigosidad total fue de 0.209 (Cuadro 9).

Cuadro 9. Heterocigosidad esperada total por locus en 49 poblaciones nativas de maíz y comparación con otros trabajos de diversidad en maíz, considerando los loci evaluados.

Locus	Nicho ecológico			49 pob ¹	47 pob ²	40 pob ³	39 pob ⁴	59 razas México ⁵	66 pob maíz dulce ⁶	56 pob. Maíz Palomero ⁷	47 Pob. E.U. ⁸
	Libres	Mazapiltepec	Huamantla								
<i>Acp1</i>	0.355	0.321	0.416	0.368	0.411	0.500	0.352	0.630	0.360	0.570	0.600
<i>Acp4</i>	0.480	0.561	0.445	0.495	-	0.630	0.397	-	-	0.700	-
<i>Adh1</i>	0.020	0.000	0.027	0.015	0.000	0.000	0.000	0.020	0.500	0.220	0.290
<i>Cat3</i>	0.142	0.157	0.132	0.144	0.047	0.010	0.202	0.200	0.240	0.450	0.220
<i>Est8</i>	0.243	0.129	0.174	0.195	0.360	0.130	0.040	0.190	-	-	-
<i>Glu1</i>	0.599	0.539	0.553	0.570	-	0.550	0.543	0.830	0.290	0.620	0.640
<i>Got1</i>	0.317	0.220	0.142	0.243	0.209	0.190	0.242	0.220	0.100	0.350	0.040
<i>Got2</i>	0.010	0.007	0.000	0.006	0.000	0.000	0.000	0.010	0.400	0.090	0.140
<i>Got3</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000	0.000
<i>Idh1</i>	0.283	0.271	0.174	0.244	0.284	0.040	-	0.320	0.020	0.120	0.030
<i>Idh2</i>	0.381	0.419	0.197	0.341	0.399	0.340	-	0.470	0.410	0.470	0.500
<i>Mdh1</i>	0.147	0.115	0.052	0.107	0.013	0.110	0.023	0.190	0.450	0.200	0.220
<i>Mdh2</i>	0.505	0.502	0.458	0.497	0.400	0.510	0.459	0.630	0.200	0.540	0.670
<i>Mdh3</i>	0.020	0.021	0.033	0.023	0.058	0.000	0.000	0.180	0.000	0.030	0.180
<i>Mdh4</i>	0.122	0.082	0.065	0.092	0.000	0.030	0.000	0.040	0.010	0.000	0.000
<i>Mdh5</i>	0.263	0.151	0.256	0.222	0.348	0.360	0.000	0.280	0.030	0.020	0.060
<i>Pgd1</i>	0.040	0.037	0.142	0.071	0.010	0.500	-	0.450	-	0.400	0.430
<i>Pgd2</i>	0.147	0.070	0.134	0.122	0.150	0.000	0.000	0.010	-	0.000	0.020
<i>Phi1</i>	0.221	0.221	0.252	0.224	0.117	0.250	-	0.220	0.090	0.100	0.210
Media	0.226 ^a	0.201 ^a	0.192 ^a	0.209 ^a	0.216 ^a	0.219 ^a	0.270 ^a	0.274 ^a	0.206 ^a	0.271 ^a	0.250 ^a
Testigos	0.179	0.196	0.167	0.198	0.166	0.172	0.245	-	-	-	-

¹ Poblaciones nativas en este estudio; ² Hortelano (2006); ³ López-Romero (2005); ⁴ Mijangos (2005); ⁵ Sánchez *et al.* (2000a); ⁶ Revilla y Tracy (1995); ⁷ Santacruz-Varela (2001); ⁸ Smith *et al.* (1985); Un guión indica dato no disponible.

Este valor de diversidad, al igual que el anterior, es semejante a los reportados por Doebley *et al.* (1984 y 1985), que fueron de 0.304 y 0.251, Hortelano (2006) con 0.216, López-Romero (2005) con 0.219, y Revilla y Tracy (1995) con 0.206; sin embargo, estos valores difieren de los de Mijangos (2005) con 0.270, Sánchez *et al.* (2000a) con 0.274, Santacruz-Varela (2001) con 0.271 y Smith *et al.* (1985) con 0.250.

A nivel de nicho ecológico, Libres presentó un rango de variación entre cero para *Got3*

y 0.599 para *Glu1*, Mazapiltepec presentó un rango de variación de cero para *Got3* y 0.561 para *Acp4* y Huamantla presentó un valor de cero para *Got3* y 0.553 para *Glu1*; lo anterior nuevamente indica que Libres presenta mayor variación, siguiéndole Mazapiltepec, mientras que comparativamente Huamantla es el nicho ecológico con menor diversidad genética.

Así mismo, al realizar una comparación de medias para los loci de 49 materiales nativos de los nichos ecológicos de la región de estudio y otros estudios realizados anteriormente, utilizando el estadístico DSH de Tukey con un nivel de confianza del 95% (Cuadro 9), se observa que el parámetro de heterocigosidad total esperada por locus, no fue estadísticamente diferente a los valores obtenidos con 47 poblaciones del Valle de Puebla (Hortelano, 2006), del Istmo de Tehuantepec (López-Romero, 2005), de la Sierra Tarasca de Michoacán (Mijangos, 2005) o a la de otros estudios como los de Goodman y Stuber (1983b), Sánchez *et al.* (2000a), Bretting *et al.* (1990), Revilla y Tracy (1995), Santacruz-Varela (2001) y Smith *et al.* (1985).

4.2.6 Diferenciación genética relativa de las poblaciones

La variación genética está distribuida entre las diferentes categorías jerárquicas como razas, componentes del patrón varietal, entre poblaciones, y entre individuos dentro de una especie (Doebly *et al.*, 1985). Una forma de medirla fue desarrollada por Wright (1965) mediante los estadísticos F, los cuales fueron posteriormente reanalizados por Nei durante los años setenta (Santacruz-Varela, 2001). Estos estadísticos pueden ser conceptualizados como una medida de la correlación de los alelos dentro de los individuos de las poblaciones y son una extensión de los coeficientes de endogamia (Santacruz-Varela, 2001).

La variación que reside dentro de las poblaciones (G_{st}) es el cociente de H_s/H_t , donde H_s es la heterocigosidad esperada de cada población y H_t la heterocigosidad del total de las poblaciones, que en este caso corresponde a 0.873, lo que puede interpretarse en el sentido de que el 87.3% de la variación total se encuentra dentro de las poblaciones evaluadas; mientras que el 12.7% restante de la variación reside entre las poblaciones, lo que indica la existencia de un alto grado de diferenciación entre poblaciones (Cuadro 10).

Cuadro 10. Parámetros de diversidad genética de 49 poblaciones nativas de maíz de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla y cinco testigos para 19 loci.

	H _s	H _t	G _{st}
<i>Acp1</i>	0.368	0.291	0.207
<i>Acp4</i>	0.495	0.443	0.103
<i>Adh1</i>	-	-	-
<i>Cat3</i>	0.144	0.139	0.036
<i>E8</i>	0.195	0.187	0.043
<i>Glu1</i>	0.570	0.462	0.190
<i>Got1</i>	0.243	0.223	0.080
<i>Got2</i>	-	-	-
<i>Got3</i>	-	-	-
<i>Idh1</i>	0.244	0.233	0.044
<i>Idh2</i>	0.340	0.299	0.121
<i>Mdh1</i>	0.107	0.095	0.110
<i>Mdh2</i>	0.497	0.430	0.136
<i>Mdh3</i>	0.023	0.022	0.053
<i>Mdh4</i>	0.092	0.078	0.146
<i>Mdh5</i>	0.222	0.216	0.027
<i>Pgd1</i>	0.071	0.068	0.047
Promedio	0.209	0.185	0.127

H_s: Heterocigosidad esperada, H_t: Heterocigosidad total; G_{st}: Valor global de diferenciación; -: Locus con una sola forma alélica.

Es importante hacer notar que los loci *Acp4*, *Glu1* y *Mdh2* son los que contribuyeron en mayor medida al valor global de diferenciación; ello se debió seguramente al hecho de que dichos loci fueron los que presentaron una mayor diversidad de formas alélicas.

Algunos estudios raciales de maíz han reportado valores de diferenciación mayores, como el de Doebley *et al.* (1984), donde se reportó 0.311 y el de Doebley *et al.* (1985), donde se reportó 0.277; aunque existen reportes de valores muy similares a los aquí obtenidos, como los de Dubreuil y Charcosset (1998), de 0.180 con variedades de orígenes muy diferentes (Europa y Norteamérica), o bien, valores de 0.154, obtenidos en una comparación de razas de maíz de todo el continente americano (Sánchez *et al.*, 2000b).

Sánchez *et al.* (2000a), en su estudio con razas mexicanas de maíz, determinaron un amplio rango de diferenciación genética relativa en cada raza, desde 0.036 en la raza Cristalino de Chihuahua hasta 0.331 en la raza Nal-Tel.

Los resultados antes expuestos podrían tener su explicación en la antigüedad de tales razas, ya que Cristalino de Chihuahua se originó en épocas relativamente recientes, probablemente derivado de maíces palomeros de los valles altos centrales de México, durante su dispersión hacia el suroeste de los Estados Unidos.

Algo similar aplicaría para otras razas con valores de diferenciación relativamente bajos, como la raza Celaya con 0.078, Chalqueño con 0.116, Bolita con 0.123, o Elotes Cónicos con 0.092. En contraste, Nal-Tel, consignada por Wellhausen *et al.* (1952) como una raza indígena antigua, con similitudes importantes con los restos arqueológicos encontrados de las excavaciones de Tehuacán (Mangelsdorf, 1974), presenta un grado de diferenciación alto, como Chapalote (también considerada como raza antigua) con valor de diferenciación de 0.237. Las razas antiguas han tenido la oportunidad de evolucionar por mayor tiempo, pudiendo acumular un mayor número de cambios genéticos que, con la acción selectiva del hombre en diferentes condiciones ecológicas, han promovido su diferenciación.

Por otra parte, en el análisis de la estructura poblacional (Cuadro 11) para los tres nichos ecológicos, se observa que las poblaciones nativas presentan una mayor cantidad de individuos heterocigotos, con valores de F_{it} de 0.500, en comparación con la registrada por los testigos de 0.298.

El valor de heterocigosidad anterior es superior a los encontrados por otros autores: Hortelano (2006) (0.352), López-Romero (2005) (0.390), Mijangos (2005) (0.428) y Ilarslan *et al.* (2001) (0.286) y es inferior al encontrado por Santacruz-Varela (2001) en maíces palomeros (0.6580). A nivel de nicho ecológico, Mazapiltepec presentó la mayor heterocigosidad (0.554); en contraste, la menor heterocigosidad correspondió a Huamantla (0.399) (Cuadro 11).

Los genes dentro de los individuos (I) con respecto a los de la subdivisión (S) que se puede presentar dentro de las poblaciones están representados por F_{is} ; este estimador tuvo una amplitud desde 0.288, en Huamantla hasta 0.463 en Mazapiltepec (Cuadro 11), lo que confirmó una mayor cantidad de heterocigotos en la mayoría de las poblaciones locales con respecto a los testigos, que presentaron un valor de 0.2030.

Cuadro 11. Estadísticos de F para la estimación de la estructura poblacional de los grupos de maíces de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla evaluados en este estudio.

Grupo	F_{is}	F_{it}	F_{st}
49 Pob. Puebla ¹	0.387	0.500	0.184
Libres	0.405	0.516	0.187
Mazapiltepec	0.463	0.554	0.169
Huamantla	0.288	0.399	0.156
Testigos ²	0.203	0.298	0.120
Total ³	0.295	0.399	0.152
47 Pob. Puebla ⁴	0.239	0.352	0.147
39 Pob. Michoacán ⁵	0.319	0.428	0.161
40 Pob. Oaxaca ⁶	0.280	0.390	0.150
56 Pob. Maíz palomero ⁷	0.222	0.658	0.666
32 Pob. Turquía ⁸	0.003	0.286	0.284
97 Pob. Africa ⁹	-	-	0.224

^{1, 2} y ³ datos obtenidos en el presente trabajo, ⁴ Hortelano (2006), ⁵ Mijangos (2005), ⁶ López-Romero (2005), ⁷ Santacruz-Varela (2001), ⁸ Ilarslan *et al.* (2001), ⁹ Sanou *et al.* (1997).

Por otra parte, la evaluación reveló que en los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla existe un alto grado de diferenciación genética (F_{st}), con un valor de 0.184, lo cual es indicativo de que las poblaciones nativas mantienen limitado intercambio genético, lo que permite la diferenciación. El valor de diferenciación más alto fue observado en las poblaciones nativas de Libres (0.187), indicando que las frecuencias génicas son muy diferentes entre las poblaciones existentes en este grupo de poblaciones nativas. El nicho ecológico con menor grado de diferenciación fue Huamantla (0.156) al igual que Mazapiltepec (0.169), indicando que las poblaciones que los integran mantienen estructuras alélicas de isoenzimas similares.

A pesar de que los valores de F_{st} indican un grado de diferenciación relativamente alto, estos valores son menores a los reportados para grupos de accesiones que han sido aisladas intencionalmente para conservar sus características con motivos comerciales, como en el caso de maíces palomeros de Estados Unidos de América (0.666) (Santacruz-Varela, 2001).

4.2.7 Relación entre nichos ecológicos utilizando frecuencias alélicas

En el análisis de conglomerados, efectuado con las frecuencias génicas de los alelos isoenzimáticos con UPGMA y empleando la matriz de distancias genéticas de Rogers modificada por Wright (1978), se observó que los nichos ecológicos con poblaciones de maíz más similares genéticamente fueron los de Libres y Mazapiltepec, lo que podría ser explicado por la cercanía y comunicación que hay entre ambos, la región de Huamantla quedó ubicada como un solo grupo (Figura 7), estimando un nivel de corte de 0.2475.

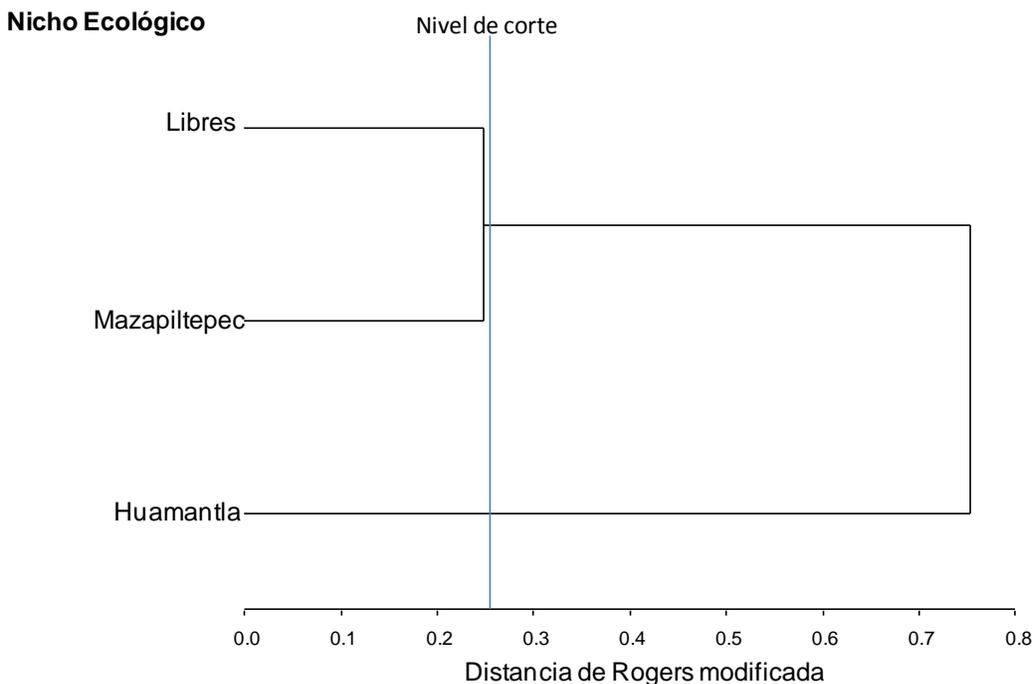


Figura 7. Dendrograma de poblaciones nativas agrupadas por nicho ecológico obtenido mediante el método de agrupamiento UPGMA empleando la matriz de distancias modificadas de Rogers derivada de 52 alelos isoenzimáticos.

Otra causa podría ser porque los factores adversos derivados del clima, del suelo de las plagas y de las enfermedades, más específicamente heladas tardías (abril, mayo, junio) o tempranas (septiembre, octubre e incluso antes) y sequías extremas (como la que se presentó durante la evaluación en campo), las cuales afectan más a las microrregiones de los nichos ecológicos de Libres y Mazapiltepec (Muñoz, 2005), mientras que en el nicho ecológico de Huamantla, estos factores adversos tienen menos presencia.

4.2.8 Relación entre municipios utilizando frecuencias alélicas

Al realizar la división por municipios (Figura 8), las pseudopruebas de T y de F generaron 4 grupos con un nivel de corte estimado de 0.139, con similitud genética.

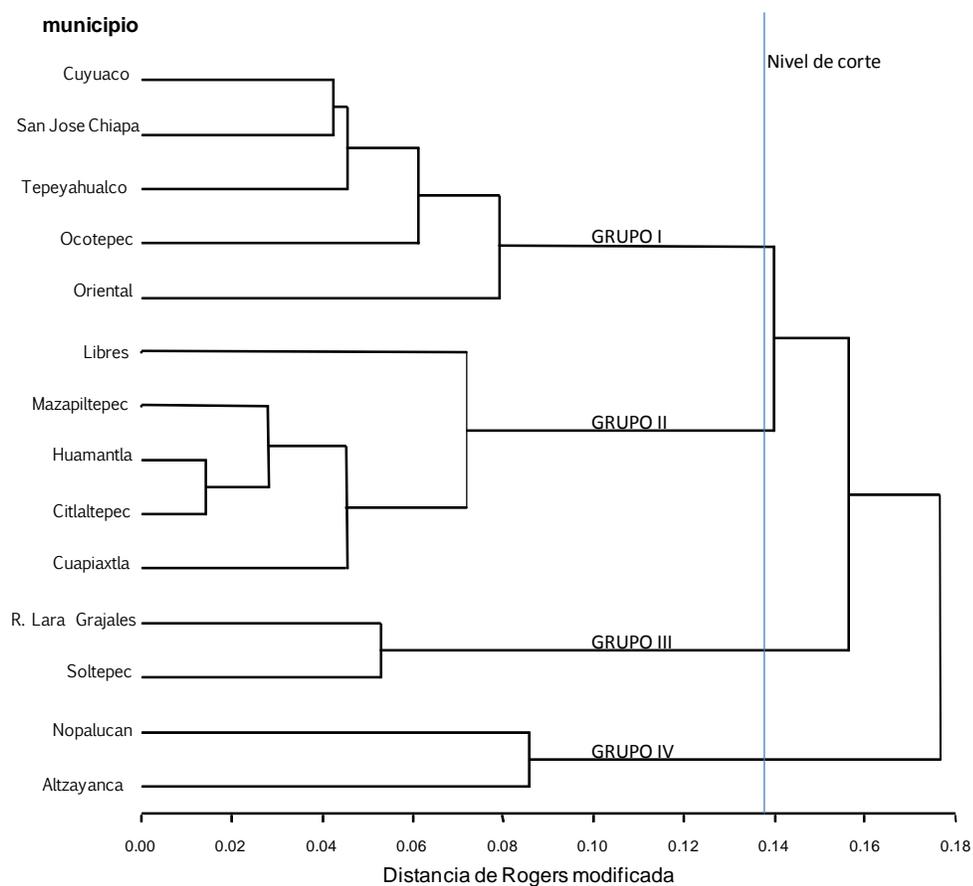


Figura 8. Dendrograma generado mediante el método de agrupamiento UPGMA de las poblaciones nativas agrupadas por municipio empleando la matriz de distancias genéticas modificadas de Rogers derivada de 52 alelos isoenzimáticos.

El grupo I quedó formado por los municipios de: Cuyuaco, S. José Chiapa, Tepeyahualco, Ocotepec y Oriental, estos municipios básicamente son afectados por sequías extremas. El grupo II se formó por los municipios de Libres, el cual es afectado mayormente por heladas, Mazapiltepec, Huamantla, Citlaltepec y Cuapiaxtla, los cuales son afectados mínimamente por heladas, mientras que el grupo III se integró por los municipios de R. Lara Grajales y Soltepec y finalmente el grupo IV quedó conformado por los municipios de Nopalucan y Altzayanca, el grupo III y IV son regiones que son poco afectadas por factores adversos y presentan buenas condiciones en el desarrollo del cultivo.

La diferenciación de los maíces nativos de la zona del estudio se puede atribuir, al aislamiento generado por las múltiples barreras geográficas formadas por la accidentada orografía de la región, las cuales forman pequeños valles en los que se han cultivado las poblaciones nativas creadas por los agricultores de las localidades a través de los años y por la presencia de factores adversos, en su mayoría heladas y sequías.

El elevado nivel de identidad cultural y las formas de usufructo de la tierra, son elementos que también pueden estar influyendo, al propiciar la siembra mayoritaria de poblaciones nativas en vez de materiales mejorados, además de la selección que han estado aplicando los agricultores en cada ciclo de siembra con la intención de seleccionar los caracteres que más se acercan al maíz deseado para algún uso en específico, o bien, los que mejor se adaptan al nicho ecológico. El planteamiento anterior conduce a la conclusión de que históricamente las comunidades de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla, se han visto en la necesidad de mantener, cultivar, cuidar e incluso mejorar sus maíces desde tiempos ancestrales, a pesar de algunos fenómenos meteorológicos frecuentes como las heladas, su periodo de ocurrencia es entre los meses de octubre a febrero, cuando el daño a los cultivos anuales es nulo o reducido. Sin embargo, en la región se han presentado heladas de uno o más días en abril, en mayo y en junio. Si se presentan heladas entre los meses de mayo y junio las siembras de maíz son dañadas severamente, tal como ocurrió durante el desarrollo de la presente investigación en la localidad de Máximo Serdán, municipio de Rafael Lara Grajales en la región de Mazapiltepec. este proceso histórico de las comunidades de la región ha permitido que su

cultivo dé sustento y se mantenga en evolución, seguramente conducida y permitida por ellos mismos, al generar sus componentes del patrón varietal para la gran cantidad de estratos de los nichos de la región.

4.3 Análisis de la variación combinando caracteres morfológicos e isoenzimáticos

Hasta inicios de los años 1950s las fuentes de información utilizadas para estudios de clasificación taxonómica, fueron los caracteres morfológicos, en tanto que las isoenzimas se empezaron a utilizar en estudios de taxonomía hasta la década de los años setenta (Sánchez *et al.*, 2000a).

Estos caracteres se han utilizado y analizado por separado; sin embargo, en la actualidad es perfectamente factible analizarlos en forma conjunta con la finalidad de dar mayor precisión a las clasificaciones. El analizar los datos por separado puede evitar conflictos en la resolución de las clasificaciones, atribuibles al diferente origen de los caracteres y porque pueden estar afectados en forma diferencial por el ambiente y la selección o por presentar ritmos evolutivos diferentes; sin embargo, De Queiroz *et al.* (1995) mencionan que es factible la obtención de mejores clasificaciones y mejor sustentadas cuando se utilizan características de naturaleza diferente.

La utilidad de los caracteres morfológicos se ha evidenciado en los estudios de clasificación de las razas de maíz de México, mediante taxonomía numérica, como el de Sánchez y Goodman (1992). También se han hecho trabajos en los que se analizan por separado caracteres fenotípicos y frecuencias de alelos de isoenzimas (Sánchez *et al.*, 2000a), y recientemente se ha reportado el análisis conjunto de ambos tipos de datos para la caracterización de maíces de un área determinada (López-Romero, 2005; Mijangos, 2005) y para estudiar relaciones de tipos de maíz como el caso del maíz palomero (Santacruz-Varela *et al.*, 2004).

Con el objetivo de visualizar el comportamiento de la variación cuando se mezclan las variables, tanto morfológicas como de isoenzimas, se realizó un análisis de componentes

principales, conjuntando un total de 68 variables. Cabe aclarar que debido a la naturaleza de cada conjunto de variables para realizar la mezcla se debe de utilizar un método estadístico que permita realizar la conjunción de ambos tipos de variables, en este caso el más idóneo es el Método de Localización Modificado (MLM), propuesto por Franco *et al.* (1998).

Al realizar el análisis de componentes principales (Pearson, 1901) utilizando el método MLM, se observa que los dos primeros componentes principales explican el 49% de la variación total, se tiene que el primer componente principal explica el 31% de la variación total, mientras el segundo componente principal explica el 18% de dicha variación (Cuadro A-4). Las variables morfológicas que más contribuyeron a explicar la variabilidad del primer componente principal (Cuadro A-4) fueron el índice de altura (IA) con 0.7215, altura de planta (AP) con 0.5738, longitud del pedúnculo (LPE) con 0.5484, longitud total de la espiga (LTE) con 0.5450, factor de desgrane (FD) con 0.4677, longitud de grano (LG) con 0.4401, y grosor de grano (GG) con 0.3030, todas con valor positivo. De las isoenzimas destacaron con valor positivo los alelos *E8-4* con 0.5701, *Acp1-2* con 0.5267, *Mdh5-15* con 0.2479 y *Acp4-6* con 0.2014, mientras que con valor negativo sobresalió el alelo *Acp1-4* con -0.5528 (Cuadro A-4). Al respecto, conviene indicar que el alelo *Acp4-2* sólo se encuentra en las poblaciones nativas y en bajas frecuencias, lo que lo hace característico de la región. El alelo *Acp4-3* también se encuentra en muy bajas frecuencias.

En la explicación de la variación del segundo componente principal (Cuadro A-4) las variables morfológicas que más contribuyeron a la variación total fueron: granos por hilera (GH) con 0.5016, hojas arriba de la mazorca (HAM) con 0.4986, días a floración masculina (DFM) con 0.4349, y longitud de mazorca (LM) con 0.3547. Este componente estuvo influido positivamente por los alelos *Mdh2-6* con 0.3538, *Acp1-4* con 0.2377 y *Phi1-4* con 0.2349. Los alelos *Mdh2-3* con -0.3422, *Acp4-5* con -0.2434 y *Acp1-2* con -0.2363 se relacionaron negativamente con el segundo componente principal, y tuvieron mayor peso en el mismo. Al respecto, conviene señalar que los loci *Mdh2* y *Acp2* presentaron tres alelos cada uno, mientras que *Acp4* presentó cinco alelos, siendo los alelos asociados los que siempre se encontraron en frecuencias intermedias en todas las localidades.

En el trabajo de Smith *et al.* (1985), se encontró que los loci que más contribuyeron a explicar la variación de líneas de maíz de la faja maicera de Estados Unidos, dado que establecían diferencias entre los materiales fueron *Acp1*, *Glu1*, *Got1*, *Mdh2*, y *Pgd1*, entre otros. Se observa que al igual que en dicho estudio, en la presente investigación los alelos de los cuatro primeros loci también fueron importantes para explicar la variabilidad observada.

Al representar en una gráfica de dos dimensiones a los dos primeros componentes principales (Figura 9) se observó que a partir del origen en el primer componente principal se forman dos grupos paralelos que diferencian los testigos raciales Chalqueños de los testigos raciales Cónicos; el testigo racial Chalqueño Crema se ubicó en el primer cuadrante, el testigo racial Chalqueño Palomo se ubicó en el segundo cuadrante, el testigo racial Cónico Norteño se ubicó en el tercer cuadrante y por último los testigos raciales Cónico y Palomero Toluqueño se ubicaron en el cuarto cuadrante. Los materiales nativos cercanos a estos testigos presentan una relación de parentesco con ellos, aunque aún no es posible efectuar una delimitación exacta de los materiales nativos en grupos.

Analizando la Figura 9, se observa que en el centro de la figura, tendiendo hacia el lado de los cuadrantes I y II se ubica el testigo Sintético Serdán, lo cual implica que este testigo tiene relación de parentesco con todos los materiales nativos y testigos raciales pertenecientes a la raza Chalqueño, pues se trata de un compuesto de poblaciones sobresalientes pertenecientes a dicha raza. Colectadas en el área de los Llanos de Serdán, Puebla e integrado en los años 1990s.

Un detalle interesante es que el testigo Cónico Norteño, presentó una cercana asociación con el material 51-B1 procedente de Oriental, perteneciente al nicho ecológico de Libres, lo cual implica que este material es posiblemente uno de los más nuevos generados por los agricultores de la región del estudio.

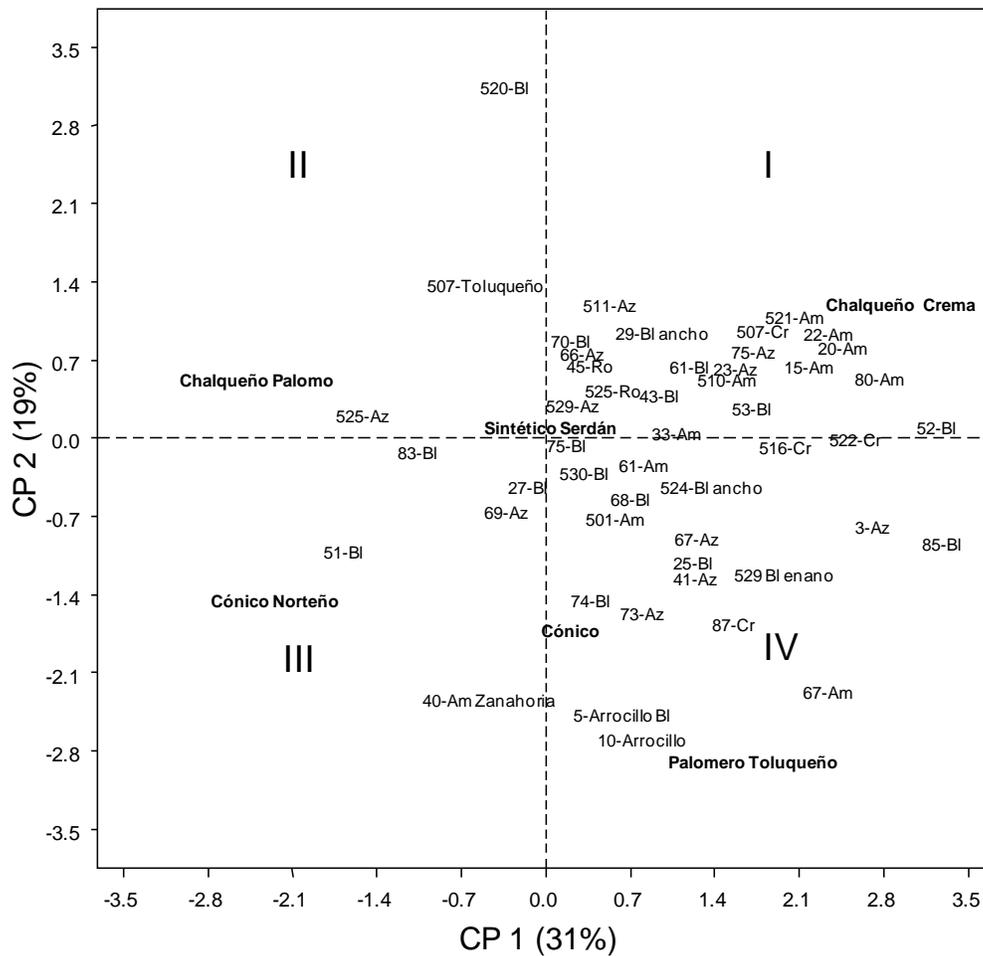


Figura 9. Análisis de componentes principales basado en el método MLM entre 52 alelos isoenzimáticos y 16 caracteres morfológicos de 49 poblaciones nativas de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla y 5 testigos.

4.4 Relaciones filogenéticas

Doebley (1994) menciona que las isoenzimas tienen la característica de ser aproximadamente neutrales a la selección (poco afectadas por el ambiente) por lo que los cambios en las aloenzimas a través del tiempo son función exclusiva de la tasa de mutación. Así, los cambios registrados serán aproximadamente lineales, y el grado de similitud de los alelos enzimáticos entre dos tipos de maíz podría estar correlacionado adecuadamente con la cantidad de tiempo transcurrido desde que se dio su divergencia a partir de un ancestro común.

Por esta razón, las aloenzimas pueden ser caracteres muy potentes de predicción de las relaciones evolutivas entre poblaciones y razas de maíz.

Como se pudo observar a través de las frecuencias génicas y de los análisis de diversidad genética y diferenciación, las poblaciones de las distintas localidades presentan grados de diferenciación variables. Por otra parte, se detectaron alelos únicos por grupo de poblaciones; ambos elementos sugieren una evolución diferencial en la región. En relación con ello, y de acuerdo con Santacruz-Varela (2001) las poblaciones en estudio pueden tener un historial de selección y mejoramiento muy diferente, lo que puede ser especialmente cierto para el caso del maíz, un cultivo domesticado y dependiente del humano.

En el análisis filogenético utilizando las distancias de Gower (Cuadro A-5) y el método MLM (Franco *et al.*, 1998), se establecieron claramente relaciones de similitud entre poblaciones nativas y éstas a su vez presentaron una mayor similitud con ciertos testigos raciales (Figura 10).

En este análisis filogenético se definieron claramente siete grupos; el primero (Grupo I) constituido por poblaciones con alto grado de similitud con el testigo racial Palomero Toluqueño, el cual es una raza antigua, ellos son 10-Arrocillo, 40-Am Zanahoria y 5-Arrocillo Bl.

Las tres poblaciones que integraron el grupo provienen del nicho ecológico de Libres, concretamente de las localidades Emiliano Zapata, Juan Sarabia Pizarro y Texcal, municipios de Cuyuaco y Tepeyahualco respectivamente, geográficamente estos municipios son colindantes, lo cual sugiere la existencia de poblaciones nativas poco diferenciadas en el nicho ecológico.

El segundo grupo bien definido (Grupo II) correspondió al testigo racial Chalqueño Crema, este testigo no presentó similitud alguna con las poblaciones nativas evaluadas.

El tercer grupo bien definido (Grupo III) se integró con 11 poblaciones nativas, las cuales no presentan similitud alguna con los testigos raciales utilizados en el estudio, la mayoría

pertenecen a los nichos ecológicos de Libres y Mazapiltepec, lo cual implica que están adaptadas a las condiciones ambientales de la zona y por lo tanto presentan cierto grado de resistencia a sequía y heladas muy comunes en ambos nichos ecológicos.

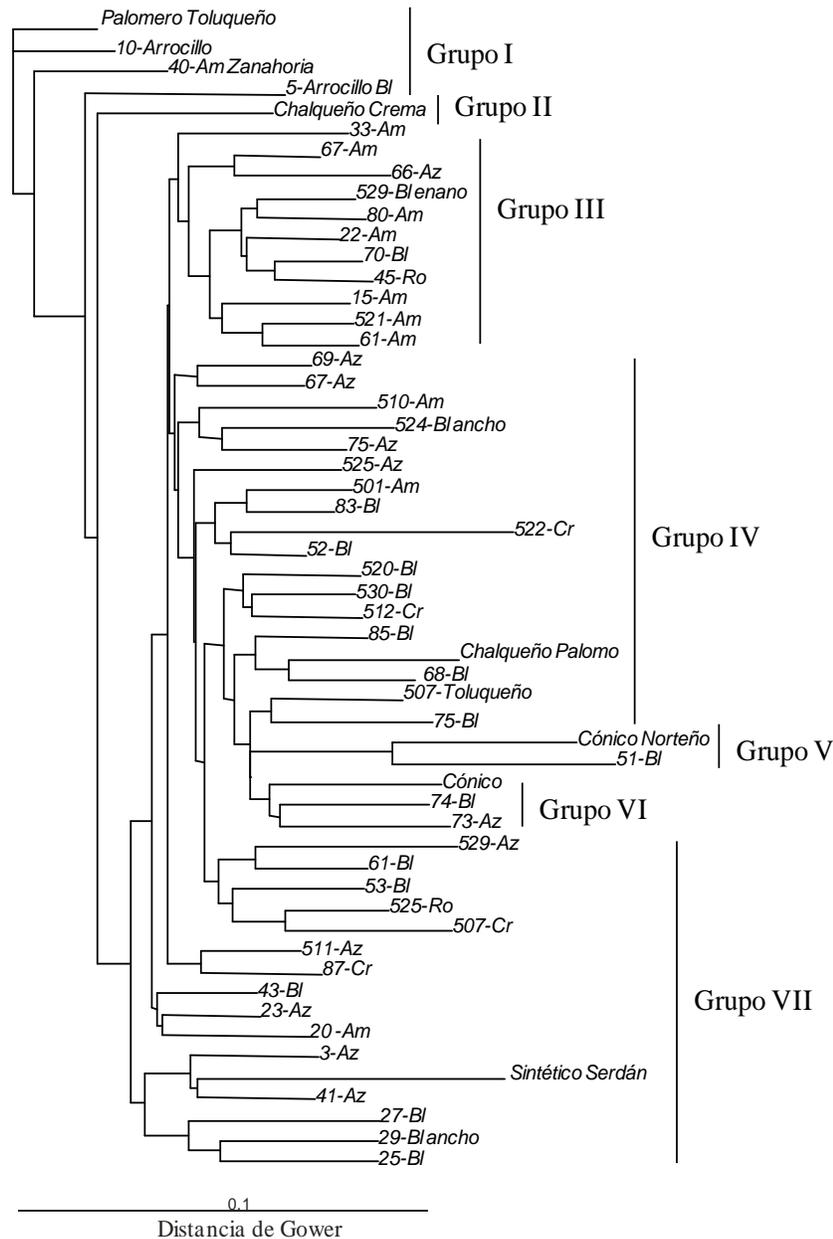


Figura 10. Filograma de poblaciones nativas de maíz de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla y seis testigos raciales usando la matriz de distancias de Gower derivada de 52 alelos isoenzimáticos y 16 caracteres morfológicos, aplicando el método de Agrupamiento de Vecinos.

El cuarto grupo bien definido (Grupo IV) se integró con 17 poblaciones nativas de las cuales nueve pertenecen al nicho ecológico de Huamantla, siete pertenecen al nicho ecológico de Mazapiltepec y solo una pertenece al nicho ecológico de Libres, las poblaciones pertenecientes a este grupo presentan una alta similitud con el testigo racial Chalqueño Palomo. En este grupo destaca la población 522-Cr como uno de los de reciente formación

El quinto grupo bien definido (grupo V) se integró por la población 51-BI, la cual presenta un alto grado de similitud con el testigo racial Cónico Norteño, esto implica que esta población nativa es la de más reciente formación que existe en toda la región; la cual comprende a los tres nichos ecológicos (Reif y Waburton, 2006).

El sexto grupo bien definido (Grupo VI) se integró por tres poblaciones nativas, de las cuales dos pertenecen al nicho ecológico de Mazapiltepec (73-Az y 74-BI) ambas pertenecientes a la localidad de Nopalucan, la población restante (529-Az) pertenece al nicho ecológico de Huamantla, concretamente de la localidad de Citlaltepec, estas poblaciones tienen la característica de que revelaron una alta similitud con el testigo racial Cónico, lo cual implica que son poblaciones antiguas, aunque de más reciente formación que las poblaciones que formaron el grupo I (Reif y Waburton, 2006).

Por último, el grupo VII se integró por aquellas poblaciones nativas que presentan un alto grado de similitud con el testigo racial Sintético Serdán, este grupo está constituido en su mayoría por poblaciones pertenecientes al nicho ecológico de Libres (10 poblaciones), una población perteneciente al nicho ecológico de Mazapiltepec y cuatro poblaciones pertenecientes al nicho ecológico de Huamantla. Cabe resaltar que este testigo tiene origen en los llanos de Serdán en Puebla, por lo que se confirma la existencia del intercambio de semilla nativa entre los agricultores de la región de estudio.

Los resultados obtenidos permitieron concluir que las poblaciones de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla contienen todos los alelos detectados durante el estudio, incluidos algunos que están presentes en frecuencias muy bajas. Adicionalmente, se observó la existencia de las poblaciones más diferenciadas y las de más

reciente formación, esto es, tanto antiguas como de muy reciente diferenciación, razón por la que puede ser considerado como sitio de estudio, conservación del germoplasma nativo de maíz y como punto de partida para programas de mejoramiento en la región.

5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Las poblaciones nativas de maíz de la región del estudio constituyen un grupo morfológica y genéticamente igual a las poblaciones de la raza Chalqueño y a la raza Cónico del centro del país, por lo que fueron consideradas como pertenecientes a dichas razas. Este estudio, mediante análisis sistemáticos con caracteres morfológicos y genéticos, generó las evidencias que lo confirman.

Las poblaciones nativas de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla presentaron una diversidad genética de isoenzimas que cae dentro del intervalo reportado para razas mexicanas, al considerar los parámetros de polimorfismo, número de alelos y heterocigosidad.

Genéticamente las poblaciones nativas de la región se distinguen de manera cualitativa de otros estudios realizados para maíz, por la ausencia de los alelos *Adh1-4*, *Cat3-n*, *E8-4.5*, *E8-8*, *Idh1-8*, *Idh1-n*, *Idh2-4.2*, *Idh2-8*, *Mdh1-10.5*, *Mdh1-n*, *Mdh2-3.5* y *Mdh2-n*, y por la presencia del alelo *Mdh2-5.6*, el cual se encuentra distribuido en una frecuencia muy baja en el nicho ecológico de Libres, sin embargo, para estudios realizados en el centro del país, las frecuencias alélicas concuerdan.

Tomando como referencia la caracterización isoenzimática de la diversidad genética, y considerando los loci aquí involucrados, se concluye que las poblaciones de la región presentan una variación genética con 83% de loci polimórficos, 2.44 alelos por locus y heterocigosidad de 0.1858. Se obtuvo un valor máximo de seis alelos observados en el locus *Glu1* y cinco alelos para *Acp4*. Los alelos monomórficos fueron *Adh1*, *Got2* y *Got3*, siendo esto extensivo para las poblaciones testigo de la raza Chalqueño.

En cuanto a la estructura genética, 87.3% de la variación genética detectada se debió a las diferencias dentro de poblaciones, mientras que 12.7% se debió a diferencias entre poblaciones, lo que implica un alto nivel de diferenciación genética.

Las poblaciones nativas que mostraron una mayor relación genética fueron aquellas procedentes de los nichos ecológicos de Libres y Mazapiltepec. En el nicho ecológico de Libres, concretamente en las localidades de Emiliano Zapata y Texcal pertenecientes al municipio de Cuyuaco y Tepeyahualco, respectivamente, se detectaron poblaciones nativas filogenéticamente relacionadas con poblaciones antiguas (Palomero Toluqueño), así como poblaciones de reciente formación, incluso más recientes que las poblaciones testigo 51-BI y 522-Cr pertenecientes a los nichos ecológicos de Libres y Huamantla respectivamente. Este último dato corroboró el mayor grado de diferenciación entre las poblaciones, la presencia de alelos nuevos en las poblaciones nativas de la región bajo estudio, así como su grado de diferenciación son indicativos de que las poblaciones de esta región están evolucionando muy dinámicamente.

En los grupos filogenéticos formados, las poblaciones nativas mostraron divergencia clara con las poblaciones testigo en la formación de subgrupos; además, se confirma que existen poblaciones nativas de la región son más antiguas que los Chalqueños; lo cual implica la convivencia entre materiales de reciente formación con materiales antiguos en un marco de evolución dinámica.

La diversidad encontrada en las poblaciones nativas permite sugerir que la zona de estudio debería ser considerada para proponer investigaciones más detalladas sobre la diversidad genética, trabajos para conservación del germoplasma y para realizar mejoramiento genético.

Aunque se obtuvo un mayor grado de precisión al conjuntar el análisis morfológico y el análisis con isoenzimas; que si se utilizará cada uno de los análisis por separado, con la finalidad de profundizar en el análisis de la variación y la diversidad genética se recomienda efectuar el análisis genético utilizando marcadores moleculares de ADN (huellas de ADN), con el fin de confirmar los resultados encontrados con la evaluación de isoenzimas.

6. BIBLIOGRAFIA

- Aguirre G., J.A., M. R. Bellon and M. Smale. 2000. A regional analysis of biological diversity in southeastern Guanajuato, Mexico. *Econ. Bot.* 54(1): 60-72.
- Ahmad, F., P. M. Gaur, and A. E. Slinkard. 1992. Isozyme polymorphism and phylogenetic interpretations in the genus *Cicer* L. *Theor. Appl. Genet.* 83:620-627.
- Allaby, M. 1998. Similarity Coefficient. *A Dictionary of Plant Sciences*. Encyclopedia.com. U.S.A. <http://www.encyclopedia.com/doc/1O7-similaritycoefficient.html> (Cotejado Julio de 2010).
- Anderson, E. 1946. Maize in Mexico a preliminary survey. *Ann. Miss. Bot. Garden* 33(2): 147-247.
- Anderson, E., and H. C. Cutler. 1942. Races of *Zea mays*: I. Their recognition and classification. *Ann. Miss. Bot. Garden* 29: 69-88.
- Awise, J. C. 1994. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Chapman & Hall. New York. 511 p.
- Benz, B.F. 1986. *Taxonomy and Evolution of Mexican Maize*. PhD. Dissertation. University of Wisconsin. Madison, Wisconsin, USA. 433 p.
- Bretting, P.K. and M.P. Widrechner. 1995. Genetic markers and plant genetic resources management. *In: Plant Breeding Reviews*. Janick, J. (ed.). Vol. 13. John Wiley & Sons. New York. USA. pp: 11-86.
- Brown, P.O., and D. Botstein. 1999. Exploring the new world of the genome with DNA microarrays. *Nat. Genet.* 21: 33-37.
- Brown, A. H. D. and B. S. Weir. 1983. Measuring genetic variability in plant populations. *In: Isozymes in Plant Genetics and Breeding, Part A*. Tanksley, S. D. and T. J Orton (eds.). Elsevier. New York. USA. pp: 219-239.
- Byers, D. S. 1967. *The Prehistory of Tehuacan Valley, Vol. I*. University of Texas Press. Austin, TX, USA. 331 p.
- Cavalli-Sforza, L.L. and A.W.F. Edwards. 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *American Journal of Human Genetics* 19:233-257.
- Cervantes S., T. y H. Mejía A. 1984. Maíces nativos del área del Plan Puebla. Recolección de plasma germinal y evaluación del grupo tardío. *Revista Chapingo* 43-44: 64-71.

- Cervantes S., T., M.M. Goodman, E. Casas D. and J.O. Rawlings. 1978. Use of genetic effects and genotype by environmental interactions for the classification of Mexican races of maize. *Genetics* 90: 339-348.
- Crawford, D.J. 1990. *Plant Molecular Systematics*. Wiley and Sons. New York, N. Y., USA. 388 p.
- Crossa, J., C. M. Hernández S., P. Bretting, S. A. Eberhart, and S. Taba. 1993. Statistical genetic considerations for maintaining germ plasm collections. *Theor. Appl. Genet.* 86:673-678.
- Cuevas S., J. A., E. Cedillo P., A. Muñoz O. y P. Vera Caletti. 1998. *Lecturas en Etnobotánica. Serie Didáctica de la Etnobotánica Num. 1*. Chapingo. México. 495 p.
- De Queiroz, A., M.J. Donoghue, J. Kim. 1995. Separate versus combined analysis of phylogenetic evidence. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 26: 657-681.
- Doebley, J. F. 1983. The maize and teosinte male inflorescence: a numerical taxonomic study. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 70(1):32-70.
- Doebley, J. F. 1990a. Molecular evidence and the evolution of maize. *Econ. Bot.* 44(3, Supplement):6-27.
- Doebley, J. F. 1990b. Molecular systematic of *Zea* (Gramineae). *Maydica* 35:143-150.
- Doebley, J.F. 1994. Morphology, molecules and maize. *In: Corn and Culture in the Prehistoric New World*. S. Johannessen and C.A. Hastorf (eds.). Westview Press. Boulder, Colorado. pp: 101-112.
- Doebley, J. F.; M. M. Goodman and C. W. Stuber. 1984. Isoenzymatic variation in *Zea* (Gramineae). *Systematic Botany* 9: 203–218.
- Doebley, J. F.; M. M. Goodman and C. W. Stuber. 1985. Isozyme variation in the races of maize from Mexico. *Am. J. Bot.* 72(5):629–639.
- Doebley, J. F., M. M. Goodman and C. W. Stuber. 1987. Patterns of isozyme variation between maize and Mexican annual teosinte. *Econ. Bot.* 41:234–246.
- Dubreuil, P. and A. Charcosset. 1998. Genetic diversity within and among maize populations: a comparison between isozyme and nuclear RFLP loci. *Theor. Appl. Genet.* 96:577-587.
- Eagles, H. A. and J.E. Lothrop. 1994. Highland maize from central Mexico-its origin, characteristics, and use in breeding programs. *Crop Sci.* 34:11-19.
- Everitt B. S. and G. Dunn. 2001. *Applied Multivariate Data Analysis*. 2nd edition. Edward Arnold. London, UK. 342 p.

- Falconer, D. S. 1986. Introducción a la genética cuantitativa. Segunda Ed. CECSA. México, D. F. 383 p.
- FAOSTAT. 2010. FAO Statistical Databases. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Available Online: <http://faostat.fao.org/> (Verified June 7, 2010).
- Franco, J., J. Crossa, J. Villaseñor, S. Taba, and S.A. Eberhart. 1998. Classifying genetic resources by categorical and continuous variables. *Crop Sci.* 38:1688–1696.
- Gil M., A. 1995. Definición del patrón varietal de maíz en la región sureste de la Sierra Purépecha. Tesis de Doctorado. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. 210 p.
- Gil M., A., P.A. López., A. Muñoz O. y H. López S. 2004. Variedades criollas de maíz (*Zea mays* L.) en el estado de Puebla, México: diversidad y utilización. *In: Manejo de la Diversidad de los Cultivos en los Agrosistemas Tradicionales.* Chávez-Servia, J.L., J. Tuxill y D.I. Jarvis (eds.). Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos, Cali Colombia. pp: 18-25.
- Goloubinoff, P., S. Pääbo and A. C. Wilson. 1993. Evolution of maize inferred from sequence diversity of an *Adh2* gene segment from archaeological specimens. *PNAS* 90:1997-2001.
- González-Andrés, F. y J. M. Pita. 2001. Conservación y Caracterización de Recursos Fitogenéticos. Publicaciones I.N.E.A. Valladolid, España. 279 p.
- Goodman MM. 1967. The races of maize: I. The use of Mahalanobis' generalized distances to measure morphological similarity. *Fitotecnica Latinoamericana* 4: 1-22.
- Goodman, M. M. 1976. Maize (*Zea mays* Gramineae-Maydeae). *In: N. W. Simmonds (ed.). Evolution of Crop Plants.* Longman Scientific and Technical. New York, USA. 339 p.
- Goodman, M. M. and C. W. Stuber. 1983a. Maize. *In: Isozymes in Plant Genetics and Breeding. Part B.* Tanksley, S. D. and T. J. Orton (eds.). Elsevier Science Publisher. Amsterdam. pp. 1-33.
- Goodman, M.M. and C.W. Stuber. 1983b. Races of maize. VI. Isozyme variation among races of maize in Bolivia. *Maydica* 28: 169-187.
- Gower, C.J. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27:857-874.
- Groom, M.J., G.K. Meffe, and C.R. Carroll. 2006. Principles of Conservation Biology. 3^a edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachussets. 699 p.

- Hernández X., E. y G. Alanís F. 1970. Estudios morfológicos de cinco nuevas razas de maíz de la Sierra Madre Occidental de México- implicaciones filogenéticas y fitogeográficas. *Agrociencia* 5:3-30.
- Herrera-Cabrera B. E., F. Castillo-González, J. J. Sánchez-González, J. M. Hernández-Casillas, R. A. Ortega-Paczka y M. Major-Goodman. 2004. Diversidad del maíz Chalqueño. *Agrociencia* 38:191-206.
- Hortelano S. R. 2006. Diversidad morfológica y genética de maíces nativos del valle de Puebla. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. De México. 176p.
- ICG (International Grains Council). 2010. Grain market report for fiscal year 2008/09. Food Aid Committee. London. 27 p.
- Ilarslan, R., Z. Kaya, A.A. Tolun and P.K. Bretting. 2001. Genetic variability among Turkish pop, flint and dent corn (*Zea mays* L. spp. *mays*) races: enzyme polymorphism. *Euphytica* 122: 171-179.
- Kahler, A. L. 1983. Inheritance and linkage of acid phosphatase locus *Acp4* in maize. *Journal of Heredity* 74:239-246.
- Kato Y., T. A. 1984. Chromosome morphology and the origin of maize and its races. *Evolutionary Biology* 17: 219-253.
- Kuleshov, N. N. 1933. World's diversity of phenotypes of maize, *J. Agron.*, 25:688-700.
- Lewin, B. 2000. *Genes VII*. Oxford University Press Inc. New York. 1259 p.
- López, P. A., H. López S. y A. Muñoz O. 1996. Selección familiar en maíces criollos del Valle de Puebla. *En: G. O. Edmeades, M. Bänzinger, H. R. Mickelson, and C. B. Peña-Valdivia (eds). Proceedings of a Symposium: Developing Drought and Low-Nitrogen Tolerant Maize. CIMMYT, El Batán, México. pp. 436-437.*
- López-Romero G. 2005. Caracterización de la diversidad del maíz del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. Tesis Doctor en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. de México. 265 p.
- MacNeish, R. S. 1972. *The Prehistory of Tehuacan Valley. Vol. IV*. University of Texas Press. Austin, TX. 290 p.
- Mahalanobis, P C. 1936. On the generalised distance in statistics. *Proceedings of the National Institute of Sciences of India* 2 (1): 49–55.
- Mangelsdorf, P. C. 1950. The mystery of corn. *Scientific American* 183:20-24.

- Mangelsdorf, P. C. 1974. Corn. Its Origin Evolution and Improvement. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, USA. 288 p.
- Matsuoka, Y., Y. Vigouroux, M. M. Goodman, J. Sánchez G., E. Buckler and J. Doebley. 2002. A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. PNAS 99(9):6080-6084.
- McClintok, B.; T. A. Kato Y., y A. Blumenschein. 1981. Constitución Cromosómica de las Razas de Maíz. Su Significado en la Interpretación de las Razas y las Variedades de las Américas. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 517 p.
- Meffe, G. K. and C. R. Carroll. 1994. Genetics conservation of diversity within species. *In*: Principles of Conservation Biology. Groom, M.J., G.K. Meffe and C.R. Carrol (eds.). Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts, USA. pp: 143-178.
- Mijangos C., J. O. 2005. Estudio de la diversidad genética y relaciones filogenéticas en poblaciones de maíz de la Sierra Tarasca de Michoacán. Tesis Doctor en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. de México. 223 p.
- Miranda C., S. 1998. El mejoramiento genético del maíz en la época prehispánica. *En*: Cuevas, S., J. A., E. Cedillo P., A. Muñoz O. y P. Vera C. (eds). Lecturas en Etnobotánica. Serie: Didáctica de etnobotánica Numero 1. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. pp. 269-282.
- Miranda C., S. 2005. El origen genético y geográfico del maíz (*Zea mays* L.). *En*: Centli-Maíz. Muñoz O. A. (ed.). Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. de México. pp: 147-159.
- Molina G., J. D. 1992. Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa. AGT Editor S. A. México, D.F. 349 p.
- Moreno V., S. 2001. Análisis de resultados en la caracterización molecular. *En*: Conservación y Caracterización de Recursos Fitogenéticos. González-Andrés, F. y J. M. Pita (eds.). Publicaciones I.N.E.A. Valladolid, España. pp: 253-265.
- Muñoz O. A. 2005. Centli Maíz. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México, Mexico. 211 p.
- Muñoz O. A., P. A López, y H. López S. 1998. Grupos de maíz de diferente precocidad en nichos del estado de Puebla. *En*: Memorias del XVII Congreso Nacional de Fitogenética. P. Ramírez V., F. Zavala G., N. O. Gómez M., F. Rincón, S. y A. Mejía C. (eds). Sociedad Mexicana de Fitogenética. Chapingo, Edo. de México. p. 234.
- Muñoz O., A., A. Santacruz V., A. Gil M., J.I. Olvera H., P. Velázquez R., J. Romero P. y N. Romero C. 1994. Adaptación horizontal y vertical en maíz. *En*: Memorias del XI Congreso Latinoamericano de Genética y XV Congreso Nacional de Fitogenética (SOMEFI). Monterrey, N. L. p. 361.

- Muñoz O. A., S. Miranda C., J. A. Cuevas S., A. Santacruz V. y S. Sánchez D. 2010. Resistencias, Prehistoria, Historia, y Diferencias de Teocintle a Maíz. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México, Mexico. 109 p.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Nat.* 106:283-292.
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *PNAS* 70: 3321-3323.
- Nei, M. 1977. F-Statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Annals of Human Genetics* 41:225-233.
- Nei, M. 1987. *Evolutionary Genetics*. Columbia University Press. New York. 512 p.
- Pearson, K. 1901. On lines and planes of closest fit to systems of points in space. *Philosophical Magazine* 2: 559–572.
- Reif J., and M. Warburton. 2006. Grouping of accessions of Mexican races of maize revisited with SSR markers. *Theor. Appl. Genet.* 113: 177–185.
- Revilla, P. and W. F. Tracy. 1995. Isozyme variation and phylogenetic relationships among open-pollinated sweet corn cultivars. *Crop. Sci.* 35:219-227.
- Rincón E., G. 2001. Análisis molecular del flujo genético teocintle-maíz en México. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. de México. 130 p.
- Rogers, J. S. 1972. Measures of genetic similarity and genetic distance. *Studies in Genetics VII. Univ. Texas Publ.* 7213: 145-153.
- Rogers, J. S. 1986. Deriving phylogenetics trees from allele frequencies: a comparison of nine genetic distances. *Syst. Zool.* 35:297-310.
- Romero P. J. y A. Muñoz O. 1996. Patron Varietal y selección de variedades de maíz para los sistemas agrícolas en la región de Tierra Caliente. *Agrociencia* 30: 63-73.
- Saitou N. and M. Nei. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* 4: 406-425.
- Sánchez, J.J. and M. M. Goodman. 1992. Relationships among Mexican races of maize. *Economic Botany.* 46:72-85.
- Sánchez, G. J. J.; M. M. Goodman and J. O. Rawlings. 1992. Appropriate characters for racial classification in maize. *Econ. Bot.* 47: 44-59.
- Sánchez G., J. J., M. M. Goodman and C. W. Stuber. 2000a. Isozymatic and morphological diversity in the races of maize of Mexico. *Econ. Bot.* 54: 43-59.

- Sánchez G. J. J.; C. W. Stuber and M. M. Goodman. 2000b. Isozymatic diversity in the races of maize of the Americas. *Maydica*. 45: 185-203.
- Sánchez, P.P. 1983. Estudio de estabilidad de variables y razas de maíz de México. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 73 p.
- Sanou, J.,B. Gouesnard, and A. Charrier. 1997. Isozyme variability in West African maize cultivars (*Zea mays* L.) *Maydica* 42: 1-11.
- Santacruz-Varela, A. 2001. Genetic diversity of North American popcorn and its relationships with Mexican and South American popcorns. PhD. Dissertation . Iowa State University. Ames, IA, U.S.A. 325 p.
- Santacruz-Varela., A., M. P. Widrechner, K. E. Ziegler, R. J. Salvador, M. J. Millard and P. K. Bretting. 2004. Phylogenetic relationships among North American popcorns and the evolutionary links to Mexican and South American popcorns. *Crop Sci*. 44: 1456-1467.
- SAS Institute. 2008. SAS user's guide: Statistics. Version 9.1 ed. Cary, NC.
- Searle, S.R. 1989. Variance components some history and a summary account of estimation methods. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 106:41-62.
- SIAP. 2009. Anuario Estadístico de la Producción Agrícola. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. SAGARPA. México, D.F. Disponible en: http://www.siap.gob.mx/agricola_siap/icultivo/index.jsp (Verificado 7 de junio de 2010).
- Silva C., E. G. 1992. Estudio agronómico y taxonómico de colecciones de la raza de maíz "Cónico", su colección central y perspectivas de uso en el mejoramiento genético. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México, 116 p.
- Simpson, M.J.A. and L.A. Withers. 1986. Characterization of Plant Genetic Resources Using Isozyme Electrophoresis: A Guide to the Literature. International Board of Plant Genetic Resources. Rome. 102 p.
- Smith, J. S. C., M. M. Goodman and C. W. Stuber. 1985. Genetic variability within U.S. maize germplasm. I. Historically important lines. *Crop Sci*. 25:550-555.
- Sneath, P.H.A. and R.R. Sokal. 1973. Numerical Taxonomy. The Principles and Practice of Numerical Classification. W.H. Freeman and Company. San Francisco. 573 p.
- Stuber, C. W.; J. F. Wendel; M. M. Goodman and J. S. C. Smith. 1988. Techniques and scoring procedures for starch gel electrophoresis of enzymes from maize (*Zea mays* L.). North Carolina Agricultural Research Service. Technical Bulletin No. 286. Raleigh, North Carolina, USA. 87 p.

- Sturtevant, E. L. 1884. Maize. An attempt at classification. Printed for private distribution only [by] Democrat and Chronicle Print. Rochester, N.Y. 9 p.
- Valadez M., E. y G. Kahl. 2000. Huellas de ADN en Genomas de Plantas. Mundi Prensa, México, D.F. 147 p.
- Vázquez C. M., G., L. Guzmán B., J. L. Andrés G., F. Márquez S., y J. Castillo M. 2003. Calidad de grano y tortillas de maíces criollos y sus retrocruzas. Rev. Fitotec. Mex. 26:231–238.
- Wellhausen, E.J., L.M. Roberts, E. Hernández X., P.C. Mangelsdorf. 1952. Races of Maize in México: their Origin, Characteristics, and Distribution. Bussey Institute of Harvard University. Cambridge, MA, USA. 237 p.
- Wright, S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. Evolution 19:395-420.
- Wright, S. 1978. Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 4. Variability within and among Natural Populations. University of Chicago Press. Chicago, Illinois, USA. 590 p.
- Yeh, F. C.; R. Yang and T. Boyle. 1999. POPGENE Versión 1.31. Microsoft Window-based Freeware for Population Genetic Analysis. Quick User Guide. University of Alberta and Centre for International Forestry Research. Edmonton, Canada. <http://www.ualberta.ca/~fyeh/>. 28 p.

7. ANEXOS

Cuadro A-1. Poblaciones nativas evaluadas en la fase de campo para caracterización morfológica.

No.	GENEALOGIA	Nicho Ecológico	Localidad	Municipio
1	1-BI	Libres	Buenavista de Guerrero	Cuyoaco
2	2-Am	Libres	Buenavista de Guerrero	Cuyoaco
3	3-Az	Libres	Buenavista de Guerrero	Cuyoaco
4	4-Am	Libres	Emiliano Zapata	Cuyoaco
5	5-BI	Libres	Emiliano Zapata	Cuyoaco
6	5-Arrocillo BI	Libres	Emiliano Zapata	Cuyoaco
7	6-BI	Libres	Emiliano Zapata	Cuyoaco
8	7-Az	Libres	Emiliano Zapata	Cuyoaco
9	8-Am	Libres	Texcal	Cuyoaco
10	9-BI	Libres	Texcal	Cuyoaco
11	9-Am	Libres	Texcal	Cuyoaco
12	10-Az	Libres	Texcal	Cuyoaco
13	10-Arrocillo	Libres	Texcal	Cuyoaco
14	12-BI	Libres	Texcal	Cuyoaco
15	13-BI	Libres	Tepeyahualco	Tepeyahualco
16	14-Cr	Libres	Tepeyahualco	Tepeyahualco
17	15-Am	Libres	Tepeyahualco	Tepeyahualco
18	16-Az	Libres	Cuyoaco	Cuyoaco
19	17-Am	Libres	Cuyoaco	Cuyoaco
20	18-BI	Libres	Cuyoaco	Cuyoaco
21	19-BI	Libres	Cuyoaco	Cuyoaco
22	20-Az	Libres	Cuyoaco	Cuyoaco
23	20-Am	Libres	Cuyoaco	Cuyoaco
24	21-BI	Libres	Temextla	Cuyoaco
25	22-Am	Libres	Temextla	Cuyoaco
26	23-Az	Libres	Temextla	Cuyoaco
27	24-BI	Libres	Temextla	Cuyoaco
28	25-BI tardón	Libres	Ocotepc	Ocotepc
29	25-BI	Libres	Ocotepc	Ocotepc
30	25-Az	Libres	Ocotepc	Ocotepc
31	26-Am	Libres	Ocotepc	Ocotepc
32	27-BI	Libres	Ocotepc	Ocotepc
33	28-Az	Libres	Payuca	Cuyoaco
34	29-BI	Libres	Payuca	Cuyoaco

Cuadro A-1. Continuación.

No.	GENEALOGIA	Nicho Ecológico	Localidad	Municipio
35	29-BI ancho	Libres	Payuca	Cuyoaco
36	30-BI	Libres	Payuca	Cuyoaco
37	31-Am	Libres	Payuca	Cuyoaco
38	32-BI	Libres	Tehuatzingo	Libres
39	33-Am	Libres	Tehuatzingo	Libres
40	34-Az	Libres	Tehuatzingo	Libres
41	35-BI	Libres	Tehuatzingo	Libres
42	36-Az	Libres	El Fuerte	Tepeyahualco
43	37-BI	Libres	El Fuerte	Tepeyahualco
44	37-BI ochenteño	Libres	El Fuerte	Tepeyahualco
45	38-BI	Libres	El Fuerte	Tepeyahualco
46	40-BI	Libres	Juan Sarabia Pizarro	Tepeyahualco
47	40-Am Zanahoria	Libres	Juan Sarabia Pizarro	Tepeyahualco
48	41-Az	Libres	Juan Sarabia Pizarro	Tepeyahualco
49	42-Am	Libres	Juan Sarabia Pizarro	Tepeyahualco
50	43-BI	Libres	Juan Sarabia Pizarro	Tepeyahualco
51	44-Az	Libres	Miravalles	Oriental
52	44-Am	Libres	Miravalles	Oriental
53	45-BI	Libres	Miravalles	Oriental
54	45-Ro	Libres	Miravalles	Oriental
55	46-BI	Libres	Miravalles	Oriental
56	47-Am	Libres	Miravalles	Oriental
57	48-BI	Libres	Oriental	Oriental
58	50-Am	Libres	Oriental	Oriental
59	51-BI	Libres	Oriental	Oriental
60	51-Az	Libres	Oriental	Oriental
61	52-BI	Libres	Pedernales	Libres
62	52-Az	Libres	Pedernales	Libres
63	53-BI	Libres	Pedernales	Libres
64	54-Chalqueño	Libres	Pedernales	Libres
65	58-Az	Libres	S. Antonio Virreyes	Oriental
66	60-BI	Libres	S. Antonio Virreyes	Oriental
67	61-BI	Libres	S. Antonio Virreyes	Oriental
68	61-Am	Libres	S. Antonio Virreyes	Oriental
69	64-BI	Libres	S. José Chiapa	Vicencio
70	66-Az	Libres	S. José Chiapa	Vicencio
71	67-Az	Libres	S. José Chiapa	S. José Ozumba
72	67-Am	Libres	S. José Chiapa	S. José Ozumba

Cuadro A-1. Continuación.

No.	GENEALOGIA	Nicho Ecológico	Localidad	Municipio
73	67-BI2	Libres	S. José Chiapa	S. José Ozumba
74	68-BI	Libres	S. José Chiapa	S. José Ozumba
75	69-Az	Libres	R. Lara Grajales	Máximo Serdán
76	70-BI	Libres	R. Lara Grajales	Máximo Serdán
77	72-Cr	Libres	R. Lara Grajales	Máximo Serdán
78	73-Az	Mazapiltepec	Nopalucan	Nopalucan
79	73-Cr	Mazapiltepec	Nopalucan	Nopalucan
80	74-BI	Mazapiltepec	Nopalucan	Nopalucan
81	74-Am	Mazapiltepec	Nopalucan	Nopalucan
82	75-BI	Mazapiltepec	Sta. María Ixtiyucan	Nopalucan
83	75-Az	Mazapiltepec	Sta. María Ixtiyucan	Nopalucan
84	80-Az	Mazapiltepec	Soltepec	Soltepec
85	80-Am	Mazapiltepec	Soltepec	Soltepec
86	81-BI	Mazapiltepec	Soltepec	Soltepec
87	83-BI	Mazapiltepec	Mazapiltepec	Mazapiltepec
88	84-Az	Mazapiltepec	Mazapiltepec	Mazapiltepec
89	85-BI	Mazapiltepec	Mazapiltepec	Mazapiltepec
90	87-Cr	Mazapiltepec	Soltepec	Soltepec
91	88-BI	Mazapiltepec	Álvaro Obregón	Soltepec
92	91-Az	Mazapiltepec	Eréndira	Nopalucan
93	91-BI chalco	Mazapiltepec	Eréndira	Nopalucan
94	92-Az	Mazapiltepec	Eréndira	Nopalucan
95	92-BI crema	Mazapiltepec	Eréndira	Nopalucan
96	94-BI	Mazapiltepec	Eréndira	Nopalucan
97	500-BI	Huamantla	Col. Lázaro Cárdenas	Altzayanca
98	501-Am	Huamantla	Col. Lázaro Cárdenas	Altzayanca
99	502-Cr	Huamantla	Col. Lázaro Cárdenas	Altzayanca
100	503-Az	Huamantla	Col. Lázaro Cárdenas	Altzayanca
101	504-Am	Huamantla	Lomas de Junguito	Altzayanca
102	504-Az	Huamantla	Lomas de Junguito	Altzayanca
103	505-BI	Huamantla	Lomas de Junguito	Altzayanca
104	507-Cr	Huamantla	Lomas de Junguito	Altzayanca
105	507-Toluqueño	Huamantla	Lomas de Junguito	Altzayanca
106	508-BI	Huamantla	S. Fco. Cuexcontzin	Cuapiaxtla
107	508-Campeón	Huamantla	S. Fco. Cuexcontzin	Cuapiaxtla
108	510-BI	Huamantla	S. Fco. Cuexcontzin	Cuapiaxtla
109	510-Am	Huamantla	S. Fco. Cuexcontzin	Cuapiaxtla
110	511-Az	Huamantla	S. Fco. Cuexcontzin	Cuapiaxtla
111	512-BI	Huamantla	S. José Xicoténcatl	Huamantla

Cuadro A-1. Continuación.

No.	GENEALOGIA	Nicho Ecológico	Localidad	Municipio
112	512-Az	Huamantla	S. José Xicoténcatl	Huamantla
113	513-Cr	Huamantla	S. José Xicoténcatl	Huamantla
114	515-Am	Huamantla	S. José Xicoténcatl	Huamantla
115	516-Cr	Huamantla	Benito Juárez	Huamantla
116	517-BI	Huamantla	Benito Juárez	Huamantla
117	520-BI	Huamantla	Ignacio Zaragoza	Huamantla
118	520-Az	Huamantla	Ignacio Zaragoza	Huamantla
119	521-Cr	Huamantla	Ignacio Zaragoza	Huamantla
120	521-Am	Huamantla	Ignacio Zaragoza	Huamantla
121	522-Cr	Huamantla	Barrio San Lucas	Huamantla
122	522-Noventaño	Huamantla	Barrio San Lucas	Huamantla
123	523-BI	Huamantla	Barrio San Lucas	Huamantla
124	524-BI	Huamantla	Los Pilares	Huamantla
125	524-BI ancho	Huamantla	Los Pilares	Huamantla
126	525-Cr	Huamantla	Los Pilares	Huamantla
127	525-Az	Huamantla	Los Pilares	Huamantla
128	525-Ro	Huamantla	Los Pilares	Huamantla
129	528-Am	Huamantla	Citlaltepec	Citlaltepec
130	528-Cr	Huamantla	Citlaltepec	Citlaltepec
131	529-BI	Huamantla	Citlaltepec	Citlaltepec
132	529-Az	Huamantla	Citlaltepec	Citlaltepec
133	529 BI enano	Huamantla	Citlaltepec	Citlaltepec
134	530-BI	Huamantla	Citlaltepec	Citlaltepec

Cuadro A-2. Evaluación de 49 poblaciones nativas y 6 testigos raciales con isoenzimas.

No.	GENEALOGIA	Nicho Ecológico	Localidad	Municipio
1	3-Az	Libres	Buenavista de Guerrero	Cuyoaco
2	5-Arrocillo Bl	Libres	Emiliano Zapata	Cuyoaco
3	10-Arrocillo	Libres	Texcal	Cuyoaco
4	15-Am	Libres	Tepeyahualco	Cuyoaco
5	20-Am	Libres	Cuyoaco	Cuyoaco
6	22-Am	Libres	Temextla	Cuyoaco
7	23-Az	Libres	Temextla	Cuyoaco
8	25-Bl	Libres	Ocotepec	Ocotepec
9	27-Bl	Libres	Ocotepec	Ocotepec
10	29-Bl ancho	Libres	Payuca	Cuyoaco
11	33-Am	Libres	Tehuatzingo	Libres
12	40-Am Zanahoria	Libres	Juan Sarabia Pizarro	Tepeyahualco
13	41-Az	Libres	Juan Sarabia Pizarro	Tepeyahualco
14	43-Bl	Libres	Juan Sarabia Pizarro	Tepeyahualco
15	45-Ro	Libres	Miravalles	Oriental
16	51-Bl	Libres	Oriental	Oriental
17	52-Bl	Libres	Pedernales	Libres
18	53-Bl	Libres	Pedernales	Libres
19	61-Bl	Libres	San Antonio Virreyes	Oriental
20	61-Am	Libres	San Antonio Virreyes	Oriental
21	66-Az	Mazapiltepec	Vicencio	San Jose Chiapa
22	67-Az	Mazapiltepec	S. José Ozumba	San Jose Chiapa
23	67-Am	Mazapiltepec	S. José Ozumba	S. Jose Chiapa
24	68-Bl	Mazapiltepec	S. José Ozumba	San Jose Chiapa
25	69-Az	Mazapiltepec	Máximo Serdán	R. Lara Grajales
26	70-Bl	Mazapiltepec	Máximo Serdán	R. Lara Grajales
27	73-Az	Mazapiltepec	Nopalucan	Nopalucan
28	74-Bl	Mazapiltepec	Nopalucan	Nopalucan
29	75-Bl	Mazapiltepec	Sta. María Ixtiyucan	Nopalucan
30	75-Az	Mazapiltepec	Sta. María Ixtiyucan	Nopalucan
31	80-Am	Mazapiltepec	Soltepec	Soltepec
32	83-Bl	Mazapiltepec	Mazapiltepec	Mazapiltepec
33	85-Bl	Mazapiltepec	Mazapiltepec	Mazapiltepec
34	87-Cr	Mazapiltepec	Soltepec	Soltepec
35	501-Am	Huamantla	Col. Lázaro Cárdenas	Altzayanca
36	507-Cr	Huamantla	Lomas de Junguito	Altzayanca
37	507-Toluqueño	Huamantla	Lomas de Junguito	Altzayanca

Cuadro A-2. Continuación.

No.	GENEALOGIA	Nicho Ecológico	Localidad	Municipio
38	510-Am	Huamantla	S. Fco. Cuexcontzin	Cuapiaxtla
39	511-Az	Huamantla	S. Fco. Cuexcontzin	Cuapiaxtla
40	516-Cr	Huamantla	Benito Juárez	Huamantla
41	520-BI	Huamantla	Ignacio Zaragoza	Huamantla
42	521-Am	Huamantla	Ignacio Zaragoza	Huamantla
43	522-Cr	Huamantla	Barrio San Lucas	Huamantla
44	524-BI ancho	Huamantla	Los Pilares	Huamantla
45	525-Az	Huamantla	Los Pilares	Huamantla
46	525-Ro	Huamantla	Los Pilares	Huamantla
47	529-Az	Huamantla	Citlaltepec	Citlaltepec
48	529 BI enano	Huamantla	Citlaltepec	Citlaltepec
49	530-BI	Huamantla	Citlaltepec	Citlaltepec
50	Sintético Serdán			
51	Chalco crema			
52	Chalco palomo			
53	Cónico Norteño			
54	Cónico			
55	Palomero Toluqueño			

Cuadro A-3. Frecuencias de 52 alelos identificados en 19 loci isoenzimáticos en 49 poblaciones nativas de maíz de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla.

Locus-Alelo	3-Az	5-Arrocillo B1	10-Arrocillo	15-Am	20-Am	22-Am	23-Az
<i>Acp1-2</i>	0.800	0.500	0.750	0.950	0.800	0.850	0.700
<i>Acp1-3</i>	0.100	0.150	0.100	0.050	0.000	0.000	0.150
<i>Acp1-4</i>	0.100	0.350	0.150	0.000	0.200	0.150	0.150
<i>Acp4-2</i>	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000	0.050	0.050
<i>Acp4-3</i>	0.000	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000	0.150
<i>Acp4-4</i>	0.100	0.000	0.100	0.050	0.250	0.050	0.050
<i>Acp4-5</i>	0.850	0.950	0.700	0.800	0.650	0.800	0.750
<i>Acp4-6</i>	0.050	0.050	0.100	0.050	0.100	0.100	0.000
<i>Adh1-4</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.900
<i>Cat3-7</i>	0.056	0.063	0.000	0.000	0.357	0.000	0.000
<i>Cat3-9</i>	0.944	0.938	1.000	0.944	0.643	1.000	1.000
<i>Cat3-12</i>	0.000	0.000	0.000	0.056	0.000	0.000	0.000
<i>E8-4</i>	0.800	0.850	0.950	0.900	1.000	0.800	0.900
<i>E8-5</i>	0.000	0.100	0.000	0.050	0.000	0.200	0.100
<i>E8-6</i>	0.200	0.050	0.050	0.050	0.000	0.000	0.000
<i>Glu1-1</i>	0.000	0.100	0.300	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Glu1-2</i>	0.050	0.000	0.050	0.150	0.300	0.050	0.000
<i>Glu1-2.5</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Glu1-6</i>	0.550	0.300	0.250	0.100	0.050	0.350	0.450
<i>Glu1-7</i>	0.400	0.600	0.400	0.700	0.650	0.600	0.550
<i>Glu1-9</i>	0.000	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000	0.000
<i>Got1-2</i>	0.000	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000	0.000
<i>Got1-4</i>	0.950	0.900	0.800	0.700	0.800	0.750	0.650
<i>Got1-6</i>	0.050	0.100	0.200	0.200	0.200	0.250	0.350
<i>Got2-4</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Got3-4</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Idh1-2</i>	0.000	0.050	0.050	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Idh1-4</i>	0.700	0.750	0.950	0.850	1.000	0.950	0.750
<i>Idh1-6</i>	0.300	0.200	0.000	0.150	0.000	0.050	0.250
<i>Idh2-4</i>	0.650	0.800	0.550	0.750	0.700	0.850	0.750
<i>Idh2-6</i>	0.350	0.200	0.450	0.250	0.300	0.150	0.250
<i>Mdh1-1</i>	0.200	0.667	0.150	0.200	0.100	0.100	0.100
<i>Mdh1-6</i>	0.800	0.333	0.850	0.800	0.900	0.900	0.900
<i>Mdh2-3</i>	0.750	0.556	0.500	0.200	0.500	0.200	0.600
<i>Mdh2-5.6</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh2-6</i>	0.250	0.444	0.500	0.800	0.500	0.800	0.400
<i>Mdh3-16</i>	1.000	0.950	1.000	1.000	1.000	0.900	1.000
<i>Mdh3-18</i>	0.000	0.050	0.000	0.000	0.000	0.100	0.000
<i>Mdh4-12</i>	1.000	1.000	1.000	0.900	0.800	0.900	0.900

Locus-Alelo	3-Az	5-Arrocillo Bl	10-Arrocillo	15-Am	20-Am	22-Am	23-Az
<i>Mdh4-14.5</i>	0.000	0.000	0.000	0.100	0.200	0.100	0.100
<i>Mdh5-12</i>	0.750	0.800	0.800	0.850	0.800	0.950	1.000
<i>Mdh5-15</i>	0.250	0.200	0.200	0.150	0.200	0.050	0.000
<i>Phi1-2</i>	0.000	0.100	0.000	0.000	0.100	0.100	0.000
<i>Phi1-3</i>	0.200	0.000	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000
<i>Phi1-4</i>	0.700	0.900	1.000	0.900	0.800	0.900	1.000
<i>Phi1-5</i>	0.100	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000	0.000
<i>Pgd1-2</i>	1.000	1.000	0.900	1.000	1.000	0.900	1.000
<i>Pgd1-2.8</i>	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgd1-3.8</i>	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000	0.100	0.000
<i>Pgd2-2.8</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgd2-5</i>	1.000	0.900	0.900	0.778	0.800	0.800	1.000
<i>Pgd2-6</i>	0.000	0.100	0.100	0.222	0.200	0.200	0.000

Cuadro A-3. Continuación.

Locus-Alelo	25-B1	27-B1	29-B1 ancho	33-Am	40-Am Zanahoria	41-Az	43-B1
<i>Acp1-2</i>	0.900	0.950	1.000	0.900	0.850	0.850	0.700
<i>Acp1-3</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Acp1-4</i>	0.100	0.050	0.000	0.100	0.150	0.150	0.300
<i>Acp4-2</i>	0.000	0.000	0.000	0.400	0.050	0.400	0.000
<i>Acp4-3</i>	0.050	0.000	0.350	0.050	0.000	0.100	0.000
<i>Acp4-4</i>	0.150	0.150	0.100	0.300	0.250	0.050	0.050
<i>Acp4-5</i>	0.700	0.850	0.150	0.250	0.600	0.450	0.900
<i>Acp4-6</i>	0.100	0.000	0.400	0.000	0.100	0.000	0.050
<i>Adh1-4</i>	1.000	1.000	1.000	0.950	1.000	1.000	1.000
<i>Cat3-7</i>	0.071	0.167	0.000	0.050	0.000	0.000	0.250
<i>Cat3-9</i>	0.929	0.833	1.000	0.950	1.000	1.000	0.750
<i>Cat3-12</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>E8-4</i>	0.900	0.850	0.750	0.950	0.900	0.800	0.850
<i>E8-5</i>	0.100	0.000	0.100	0.050	0.050	0.100	0.000
<i>E8-6</i>	0.000	0.150	0.150	0.000	0.050	0.100	0.150
<i>Glu1-1</i>	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Glu1-2</i>	0.000	0.056	0.000	0.000	0.050	0.000	0.100
<i>Glu1-2.5</i>	0.111	0.000	0.050	0.000	0.000	0.000	0.100
<i>Glu1-6</i>	0.333	0.611	0.500	0.333	0.600	0.150	0.300
<i>Glu1-7</i>	0.444	0.222	0.400	0.667	0.350	0.850	0.500
<i>Glu1-9</i>	0.111	0.111	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Got1-2</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Got1-4</i>	0.850	0.650	1.000	0.650	0.800	0.950	0.850

Locus-Alelo	25-BI	27-BI	29-BI ancho	33-Am	40-Am Zanahoria	41-Az	43-BI
<i>Got1-6</i>	0.150	0.350	0.000	0.350	0.200	0.050	0.150
<i>Got2-4</i>	0.900	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Got3-4</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Idh1-2</i>	0.000	0.000	0.050	0.000	0.200	0.000	0.000
<i>Idh1-4</i>	0.950	0.900	0.950	0.714	0.800	0.950	0.900
<i>Idh1-6</i>	0.050	0.100	0.000	0.286	0.000	0.050	0.100
<i>Idh2-4</i>	0.900	0.200	0.700	0.950	0.700	0.650	0.700
<i>Idh2-6</i>	0.100	0.800	0.300	0.050	0.300	0.350	0.300
<i>Mdh1-1</i>	0.100	0.000	0.100	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh1-6</i>	0.900	1.000	0.900	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Mdh2-3</i>	0.450	0.450	0.313	0.286	0.600	0.800	0.600
<i>Mdh2-5.6</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh2-6</i>	0.550	0.550	0.688	0.714	0.400	0.200	0.400
<i>Mdh3-16</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Mdh3-18</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh4-12</i>	1.000	1.000	1.000	0.900	1.000	1.000	0.900
<i>Mdh4-14.5</i>	0.000	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000	0.100
<i>Mdh5-12</i>	0.750	0.900	0.850	0.900	0.600	0.950	0.850
<i>Mdh5-15</i>	0.250	0.100	0.150	0.100	0.400	0.050	0.150
<i>Phi1-2</i>	0.000	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000	0.050
<i>Phi1-3</i>	0.250	0.000	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000
<i>Phi1-4</i>	0.700	1.000	1.000	0.900	0.950	1.000	0.950
<i>Phi1-5</i>	0.050	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgd1-2</i>	1.000	1.000	0.850	0.950	1.000	1.000	1.000
<i>Pgd1-2.8</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgd1-3.8</i>	0.000	0.000	0.150	0.050	0.000	0.000	0.000
<i>Pgd2-2.8</i>	0.000	0.200	0.000	0.000	0.000	0.050	0.150
<i>Pgd2-5</i>	0.850	0.800	1.000	0.900	1.000	0.850	0.850
<i>Pgd2-6</i>	0.150	0.000	0.000	0.100	0.000	0.100	0.000

Cuadro A-3. Continuación.

Locus-Alelo	45-Ro	51-BI	52-BI	53-BI	61-BI	61-Am	66-Az
<i>Acp1-2</i>	1.000	0.000	0.600	0.750	0.850	0.900	0.900
<i>Acp1-3</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Acp1-4</i>	0.000	1.000	0.400	0.250	0.150	0.100	0.100
<i>Acp4-2</i>	0.100	0.000	0.050	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Acp4-3</i>	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000	0.050	0.000
<i>Acp4-4</i>	0.100	0.150	0.150	0.100	0.050	0.150	0.000

Locus-Alelo	45-Ro	51-BI	52-BI	53-BI	61-BI	61-Am	66-Az
<i>Acp4-5</i>	0.600	0.850	0.650	0.900	0.950	0.750	0.700
<i>Acp4-6</i>	0.200	0.000	0.100	0.000	0.000	0.050	0.300
<i>Adh1-4</i>	1.000	1.000	1.000	0.950	1.000	1.000	1.000
<i>Cat3-7</i>	0.000	0.000	0.000	0.056	0.167	0.111	0.143
<i>Cat3-9</i>	1.000	0.900	0.950	0.944	0.833	0.889	0.857
<i>Cat3-12</i>	0.000	0.100	0.050	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>E8-4</i>	0.750	0.600	1.000	0.800	0.950	1.000	1.000
<i>E8-5</i>	0.100	0.250	0.000	0.100	0.000	0.000	0.000
<i>E8-6</i>	0.150	0.150	0.000	0.100	0.050	0.000	0.000
<i>Glu1-1</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Glu1-2</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.400	0.000	0.000
<i>Glu1-2.5</i>	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Glu1-6</i>	0.200	0.750	0.600	0.050	0.600	0.350	0.700
<i>Glu1-7</i>	0.800	0.250	0.350	0.850	0.000	0.600	0.300
<i>Glu1-9</i>	0.000	0.000	0.000	0.100	0.000	0.050	0.000
<i>Got1-2</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Got1-4</i>	0.950	0.550	0.600	0.850	1.000	0.850	0.850
<i>Got1-6</i>	0.050	0.450	0.400	0.150	0.000	0.150	0.150
<i>Got2-4</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Got3-4</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Idh1-2</i>	0.000	0.100	0.300	0.050	0.000	0.000	0.000
<i>Idh1-4</i>	0.850	0.700	0.400	0.750	0.900	1.000	0.850
<i>Idh1-6</i>	0.150	0.200	0.300	0.200	0.100	0.000	0.150
<i>Idh2-4</i>	0.900	0.800	0.900	0.900	0.750	0.800	0.700
<i>Idh2-6</i>	0.100	0.200	0.100	0.100	0.250	0.200	0.300
<i>Mdh1-1</i>	0.000	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh1-6</i>	1.000	1.000	1.000	0.900	1.000	1.000	1.000
<i>Mdh2-3</i>	0.222	0.200	0.600	0.700	0.500	0.350	0.167
<i>Mdh2-5.6</i>	0.000	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh2-6</i>	0.778	0.800	0.400	0.200	0.500	0.650	0.833
<i>Mdh3-16</i>	0.950	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Mdh3-18</i>	0.050	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh4-12</i>	0.900	1.000	1.000	1.000	1.000	0.500	0.700
<i>Mdh4-14.5</i>	0.100	0.000	0.000	0.000	0.000	0.500	0.300
<i>Mdh5-12</i>	0.900	1.000	0.900	0.750	0.850	0.750	0.950
<i>Mdh5-15</i>	0.100	0.000	0.100	0.250	0.150	0.250	0.050
<i>Phi1-2</i>	0.100	0.000	0.000	0.150	0.050	0.150	0.000
<i>Phi1-3</i>	0.150	0.000	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000
<i>Phi1-4</i>	0.750	0.800	0.900	0.750	0.900	0.800	1.000
<i>Phi1-5</i>	0.000	0.200	0.100	0.100	0.000	0.050	0.000
<i>Pgd1-2</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Pgd1-2.8</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

Locus-Alelo	45-Ro	51-BI	52-BI	53-BI	61-BI	61-Am	66-Az
<i>Pgd1-3.8</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgd2-2.8</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgd2-5</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Pgd2-6</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

Cuadro A-3. Continuación.

Locus-Alelo	67-Az	67-Am	68-BI	69-Az	70-BI	73-Az	74-BI
<i>Acp1-2</i>	0.850	1.000	0.800	0.750	1.000	0.700	0.350
<i>Acp1-3</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Acp1-4</i>	0.150	0.000	0.200	0.250	0.000	0.300	0.650
<i>Acp4-2</i>	0.000	0.000	0.000	0.100	0.000	0.350	0.000
<i>Acp4-3</i>	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000	0.350	0.100
<i>Acp4-4</i>	0.100	0.000	0.250	0.100	0.300	0.050	0.300
<i>Acp4-5</i>	0.900	0.750	0.650	0.800	0.400	0.250	0.600
<i>Acp4-6</i>	0.000	0.250	0.050	0.000	0.300	0.000	0.000
<i>Adh1-4</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Cat3-7</i>	0.050	0.167	0.050	0.050	0.000	0.050	0.111
<i>Cat3-9</i>	0.950	0.833	0.950	0.950	0.950	0.950	0.889
<i>Cat3-12</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000
<i>E8-4</i>	0.950	0.900	0.900	0.900	0.900	1.000	0.950
<i>E8-5</i>	0.050	0.050	0.100	0.050	0.100	0.000	0.000
<i>E8-6</i>	0.000	0.050	0.000	0.050	0.000	0.000	0.050
<i>Glu1-1</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Glu1-2</i>	0.000	0.400	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Glu1-2.5</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Glu1-6</i>	0.000	0.200	0.700	0.150	0.400	0.050	0.400
<i>Glu1-7</i>	0.600	0.400	0.200	0.850	0.600	0.900	0.500
<i>Glu1-9</i>	0.400	0.000	0.100	0.000	0.000	0.050	0.100
<i>Got1-2</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Got1-4</i>	0.950	0.900	0.900	0.850	0.950	0.750	0.750
<i>Got1-6</i>	0.050	0.100	0.100	0.150	0.050	0.250	0.250
<i>Got2-4</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Got3-4</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Idh1-2</i>	0.000	0.150	0.050	0.050	0.000	0.000	0.000
<i>Idh1-4</i>	0.800	0.750	0.700	0.950	0.950	0.950	1.000
<i>Idh1-6</i>	0.200	0.100	0.250	0.000	0.050	0.050	0.000
<i>Idh2-4</i>	0.750	0.650	0.600	0.650	0.900	0.200	0.500
<i>Idh2-6</i>	0.250	0.350	0.400	0.350	0.100	0.800	0.500
<i>Mdh1-1</i>	0.000	0.100	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000

Locus-Alelo	67-Az	67-Am	68-BI	69-Az	70-BI	73-Az	74-BI
<i>Mdh1-6</i>	1.000	0.900	1.000	1.000	0.900	1.000	1.000
<i>Mdh2-3</i>	0.700	0.550	0.900	0.400	0.200	0.450	0.300
<i>Mdh2-5.6</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh2-6</i>	0.300	0.450	0.100	0.600	0.800	0.550	0.700
<i>Mdh3-16</i>	0.900	1.000	1.000	1.000	0.950	1.000	1.000
<i>Mdh3-18</i>	0.100	0.000	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000
<i>Mdh4-12</i>	1.000	0.800	1.000	1.000	0.900	1.000	1.000
<i>Mdh4-14.5</i>	0.000	0.200	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000
<i>Mdh5-12</i>	0.900	0.950	0.950	0.950	0.850	0.950	1.000
<i>Mdh5-15</i>	0.100	0.050	0.050	0.050	0.150	0.050	0.000
<i>Phi1-2</i>	0.150	0.100	0.050	0.300	0.100	0.000	0.000
<i>Phi1-3</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Phi1-4</i>	0.850	0.900	0.750	0.700	0.900	1.000	0.900
<i>Phi1-5</i>	0.000	0.000	0.200	0.000	0.000	0.000	0.100
<i>Pgd1-2</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	0.950	1.000	1.000
<i>Pgd1-2.8</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgd1-3.8</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000
<i>Pgd2-2.8</i>	0.000	0.050	0.100	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgd2-5</i>	1.000	0.950	0.800	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Pgd2-6</i>	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000	0.000	0.000

Cuadro A-3. Continuación.

Locus-Alelo	75-BI	75-Az	80-Am	83-BI	85-BI	87-Cr	501-Am
<i>Acp1-2</i>	0.550	0.950	1.000	0.600	0.850	0.900	0.300
<i>Acp1-3</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Acp1-4</i>	0.450	0.050	0.000	0.400	0.150	0.100	0.700
<i>Acp4-2</i>	0.000	0.000	0.050	0.150	0.000	0.050	0.250
<i>Acp4-3</i>	0.000	0.000	0.050	0.100	0.050	0.050	0.150
<i>Acp4-4</i>	0.000	0.000	0.500	0.250	0.050	0.000	0.000
<i>Acp4-5</i>	0.650	0.900	0.400	0.500	0.800	0.600	0.450
<i>Acp4-6</i>	0.350	0.100	0.000	0.000	0.100	0.150	0.150
<i>Adh1-4</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Cat3-7</i>	0.056	0.000	0.050	0.056	0.050	0.222	0.000
<i>Cat3-9</i>	0.944	0.938	0.950	0.944	0.900	0.778	1.000
<i>Cat3-12</i>	0.000	0.063	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000
<i>E8-4</i>	0.950	0.900	0.800	0.900	1.000	1.000	1.000
<i>E8-5</i>	0.000	0.100	0.050	0.100	0.000	0.000	0.000
<i>E8-6</i>	0.050	0.000	0.150	0.000	0.000	0.000	0.000

Locus-Alelo	75-BI	75-Az	80-Am	83-BI	85-BI	87-Cr	501-Am
<i>Glu1-1</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Glu1-2</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.050
<i>Glu1-2.5</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Glu1-6</i>	0.000	0.750	0.050	0.100	0.650	0.200	0.000
<i>Glu1-7</i>	1.000	0.250	0.950	0.900	0.300	0.650	0.650
<i>Glu1-9</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.050	0.150	0.300
<i>Got1-2</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Got1-4</i>	0.850	0.950	0.850	0.950	0.800	0.950	0.950
<i>Got1-6</i>	0.150	0.050	0.150	0.050	0.200	0.050	0.050
<i>Got2-4</i>	1.000	1.000	0.950	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Got3-4</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Idh1-2</i>	0.000	0.050	0.150	0.050	0.050	0.100	0.000
<i>Idh1-4</i>	1.000	0.800	0.700	0.800	0.900	0.700	1.000
<i>Idh1-6</i>	0.000	0.150	0.150	0.150	0.050	0.200	0.000
<i>Idh2-4</i>	0.450	0.900	0.900	0.900	0.850	0.900	0.900
<i>Idh2-6</i>	0.550	0.100	0.100	0.100	0.150	0.100	0.100
<i>Mdh1-1</i>	0.200	0.100	0.000	0.200	0.100	0.050	0.000
<i>Mdh1-6</i>	0.800	0.900	1.000	0.800	0.900	0.950	1.000
<i>Mdh2-3</i>	0.700	0.800	0.250	0.650	0.611	0.600	0.600
<i>Mdh2-5.6</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh2-6</i>	0.300	0.200	0.750	0.350	0.389	0.400	0.400
<i>Mdh3-16</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Mdh3-18</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh4-12</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Mdh4-14.5</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh5-12</i>	1.000	0.950	0.900	0.750	0.900	0.850	0.850
<i>Mdh5-15</i>	0.000	0.050	0.100	0.250	0.100	0.150	0.150
<i>Phi1-2</i>	0.000	0.100	0.100	0.000	0.100	0.000	0.200
<i>Phi1-3</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.050
<i>Phi1-4</i>	0.900	0.800	0.900	0.850	0.900	0.950	0.750
<i>Phi1-5</i>	0.100	0.100	0.000	0.150	0.000	0.050	0.000
<i>Pgd1-2</i>	1.000	0.938	0.950	1.000	1.000	0.900	0.950
<i>Pgd1-2.8</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgd1-3.8</i>	0.000	0.063	0.050	0.000	0.000	0.100	0.050
<i>Pgd2-2.8</i>	0.000	0.050	0.000	0.100	0.000	0.100	0.100
<i>Pgd2-5</i>	1.000	0.950	1.000	0.900	1.000	0.900	0.900
<i>Pgd2-6</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

Cuadro A-3. Continuación.

Locus-Alelo	507-Cr	507-Toluqueño	510-Am	511-Az	516-Cr	520-BI	521-Am
<i>Acp1-2</i>	0.600	0.700	0.600	0.900	0.900	0.550	1.000
<i>Acp1-3</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Acp1-4</i>	0.400	0.300	0.400	0.100	0.100	0.450	0.000
<i>Acp4-2</i>	0.000	0.100	0.100	0.000	0.050	0.200	0.000
<i>Acp4-3</i>	0.050	0.000	0.100	0.100	0.000	0.100	0.000
<i>Acp4-4</i>	0.050	0.000	0.100	0.150	0.150	0.000	0.000
<i>Acp4-5</i>	0.550	0.900	0.650	0.650	0.600	0.700	0.950
<i>Acp4-6</i>	0.350	0.000	0.050	0.100	0.200	0.000	0.050
<i>Adh1-4</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Cat3-7</i>	0.050	0.050	0.222	0.000	0.100	0.000	0.111
<i>Cat3-9</i>	0.950	0.950	0.778	1.000	0.900	1.000	0.889
<i>Cat3-12</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>E8-4</i>	1.000	0.850	0.800	0.900	0.800	1.000	0.900
<i>E8-5</i>	0.000	0.150	0.050	0.050	0.050	0.000	0.100
<i>E8-6</i>	0.000	0.000	0.150	0.050	0.150	0.000	0.000
<i>Glu1-1</i>	0.000	0.000	0.000	0.100	0.100	0.000	0.000
<i>Glu1-2</i>	0.050	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000	0.000
<i>Glu1-2.5</i>	0.000	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000	0.000
<i>Glu1-6</i>	0.100	0.100	0.150	0.450	0.300	0.400	0.150
<i>Glu1-7</i>	0.850	0.850	0.750	0.350	0.600	0.600	0.850
<i>Glu1-9</i>	0.000	0.050	0.100	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Got1-2</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Got1-4</i>	0.800	0.850	0.850	1.000	0.800	0.900	0.950
<i>Got1-6</i>	0.200	0.150	0.150	0.000	0.200	0.100	0.050
<i>Got2-4</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Got3-4</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Idh1-2</i>	0.050	0.050	0.050	0.000	0.050	0.000	0.000
<i>Idh1-4</i>	0.900	0.950	0.700	0.900	0.750	0.950	1.000
<i>Idh1-6</i>	0.050	0.000	0.250	0.100	0.200	0.050	0.000
<i>Idh2-4</i>	1.000	0.600	0.900	0.800	0.950	0.950	0.800
<i>Idh2-6</i>	0.000	0.400	0.100	0.200	0.050	0.050	0.200
<i>Mdh1-1</i>	0.000	0.100	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000
<i>Mdh1-6</i>	1.000	0.900	1.000	1.000	0.950	1.000	1.000
<i>Mdh2-3</i>	1.000	0.700	0.650	0.650	0.750	0.700	0.200
<i>Mdh2-5.6</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh2-6</i>	0.000	0.300	0.350	0.350	0.250	0.300	0.800
<i>Mdh3-16</i>	0.900	1.000	1.000	0.950	1.000	1.000	1.000
<i>Mdh3-18</i>	0.100	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh4-12</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	0.800	1.000	1.000
<i>Mdh4-14.5</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.200	0.000	0.000

Locus-Alelo	507-Cr	507-Toluqueño	510-Am	511-Az	516-Cr	520-BI	521-Am
<i>Mdh5-12</i>	0.650	1.000	0.950	0.800	1.000	0.950	0.800
<i>Mdh5-15</i>	0.350	0.000	0.050	0.200	0.000	0.050	0.200
<i>Phi1-2</i>	0.100	0.100	0.050	0.050	0.100	0.000	0.000
<i>Phi1-3</i>	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Phi1-4</i>	0.850	0.700	0.500	0.900	0.800	1.000	0.950
<i>Phi1-5</i>	0.050	0.200	0.400	0.050	0.100	0.000	0.050
<i>Pgd1-2</i>	0.900	0.950	0.929	1.000	1.000	1.000	0.900
<i>Pgd1-2.8</i>	0.100	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgd1-3.8</i>	0.000	0.050	0.071	0.000	0.000	0.000	0.100
<i>Pgd2-2.8</i>	0.000	0.100	0.000	0.100	0.000	0.000	0.150
<i>Pgd2-5</i>	1.000	0.900	1.000	0.700	0.950	1.000	0.850
<i>Pgd2-6</i>	0.000	0.000	0.000	0.200	0.050	0.000	0.000

Cuadro A-3. Continuación.

Locus-Alelo	522-Cr	524-BI ancho	525-Az	525-Ro	529-Az	529 BI enano	530-BI
<i>Acp1-2</i>	0.550	0.800	0.850	0.600	0.650	1.000	0.700
<i>Acp1-3</i>	0.000	0.000	0.000	0.150	0.000	0.000	0.000
<i>Acp1-4</i>	0.450	0.200	0.150	0.250	0.350	0.000	0.300
<i>Acp4-2</i>	0.200	0.000	0.100	0.000	0.000	0.000	0.050
<i>Acp4-3</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.200	0.050	0.000
<i>Acp4-4</i>	0.000	0.150	0.000	0.050	0.000	0.150	0.050
<i>Acp4-5</i>	0.800	0.700	0.900	0.900	0.700	0.650	0.900
<i>Acp4-6</i>	0.000	0.150	0.000	0.050	0.100	0.150	0.000
<i>Adh1-4</i>	1.000	0.850	1.000	1.000	0.950	1.000	1.000
<i>Cat3-7</i>	0.050	0.056	0.000	0.000	0.250	0.000	0.111
<i>Cat3-9</i>	0.950	0.944	0.950	1.000	0.750	1.000	0.889
<i>Cat3-12</i>	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>E8-4</i>	1.000	0.900	0.900	0.950	0.900	0.900	0.800
<i>E8-5</i>	0.000	0.000	0.000	0.050	0.100	0.050	0.150
<i>E8-6</i>	0.000	0.100	0.100	0.000	0.000	0.050	0.050
<i>Glu1-1</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Glu1-2</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Glu1-2.5</i>	0.100	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Glu1-6</i>	0.700	0.200	0.500	0.700	0.100	0.450	0.750
<i>Glu1-7</i>	0.200	0.600	0.500	0.300	0.900	0.400	0.250
<i>Glu1-9</i>	0.000	0.200	0.000	0.000	0.000	0.150	0.000
<i>Got1-2</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Got1-4</i>	0.800	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.950
<i>Got1-6</i>	0.200	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.050

Locus-Alelo	522-Cr	524-BI ancho	525-Az	525-Ro	529-Az	529 BI enano	530-BI
<i>Got2-4</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Got3-4</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Idh1-2</i>	0.000	0.100	0.000	0.000	0.000	0.100	0.050
<i>Idh1-4</i>	1.000	0.850	1.000	1.000	0.900	0.850	0.850
<i>Idh1-6</i>	0.000	0.050	0.000	0.000	0.100	0.050	0.100
<i>Idh2-4</i>	1.000	1.000	0.900	0.950	1.000	0.800	0.800
<i>Idh2-6</i>	0.000	0.000	0.100	0.050	0.000	0.200	0.200
<i>Mdh1-1</i>	0.000	0.200	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000
<i>Mdh1-6</i>	1.000	0.800	1.000	1.000	0.950	1.000	1.000
<i>Mdh2-3</i>	0.550	0.500	0.556	1.000	0.600	0.400	0.750
<i>Mdh2-5.6</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh2-6</i>	0.450	0.500	0.444	0.000	0.400	0.600	0.250
<i>Mdh3-16</i>	1.000	1.000	0.900	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Mdh3-18</i>	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh4-12</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	0.800	1.000	0.900
<i>Mdh4-14.5</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.200	0.000	0.100
<i>Mdh5-12</i>	0.500	1.000	0.850	0.750	0.650	1.000	1.000
<i>Mdh5-15</i>	0.500	0.000	0.150	0.250	0.350	0.000	0.000
<i>Phi1-2</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.100	0.000	0.100
<i>Phi1-3</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.050	0.000
<i>Phi1-4</i>	0.900	0.900	0.900	1.000	0.900	0.950	0.900
<i>Phi1-5</i>	0.100	0.100	0.100	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgd1-2</i>	0.950	0.750	0.950	0.850	0.800	0.950	1.000
<i>Pgd1-2.8</i>	0.000	0.100	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgd1-3.8</i>	0.050	0.150	0.050	0.150	0.200	0.050	0.000
<i>Pgd2-2.8</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.250
<i>Pgd2-5</i>	1.000	0.900	1.000	1.000	1.000	1.000	0.750
<i>Pgd2-6</i>	0.000	0.100	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

Cuadro A-3. Continuación.

Locus-Alelo	Sintético Serdán	Chalco crema	Chalco palomo	Cónico Norteño	Cónico	Palomero Toluqueño
<i>Acp1-2</i>	0.750	0.750	0.350	0.650	0.550	0.550
<i>Acp1-3</i>	0.050	0.000	0.000	0.000	0.100	0.000
<i>Acp1-4</i>	0.200	0.250	0.650	0.350	0.350	0.450
<i>Acp4-2</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-
<i>Acp4-3</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-
<i>Acp4-4</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-
<i>Acp4-5</i>	0.300	0.000	0.000	0.000	0.000	-

Locus-Alelo	Sintético Serdán	Chalco crema	Chalco palomo	Cónico Norteño	Cónico	Palomero Toluqueño
<i>Acp4-6</i>	0.500	1.000	1.000	1.000	1.000	-
<i>Adh1-4</i>	0.200	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000
<i>Cat3-7</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.000
<i>Cat3-9</i>	0.140	0.000	0.000	0.200	0.000	0.500
<i>Cat3-12</i>	0.860	1.000	1.000	0.800	1.000	0.500
<i>E8-4</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.900
<i>E8-5</i>	1.000	0.750	0.700	0.750	0.850	0.000
<i>E8-6</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Glu1-1</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-
<i>Glu1-2</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-
<i>Glu1-2.5</i>	0.000	0.125	0.125	0.125	0.125	-
<i>Glu1-6</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-
<i>Glu1-7</i>	0.600	0.000	0.000	0.000	0.000	-
<i>Glu1-9</i>	0.200	0.120	0.120	0.120	0.120	-
<i>Got1-2</i>	0.200	0.150	0.125	0.150	0.125	-
<i>Got1-4</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000
<i>Got1-6</i>	0.950	0.950	0.950	0.800	1.000	0.000
<i>Got2-4</i>	0.050	0.050	0.050	0.200	0.000	1.000
<i>Got3-4</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.000
<i>Idh1-2</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Idh1-4</i>	1.000	0.900	1.000	1.000	0.950	0.000
<i>Idh1-6</i>	0.000	0.100	0.000	0.000	0.050	0.000
<i>Idh2-4</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000
<i>Idh2-6</i>	1.000	0.600	0.600	0.750	0.750	0.000
<i>Mdh1-1</i>	0.000	0.400	0.400	0.250	0.250	0.000
<i>Mdh1-6</i>	0.000	0.200	0.000	0.000	0.000	1.000
<i>Mdh2-3</i>	1.000	0.800	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Mdh2-5.6</i>	0.300	0.500	0.500	1.000	1.000	0.000
<i>Mdh2-6</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh3-16</i>	0.700	0.500	0.500	0.000	0.000	
<i>Mdh3-18</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	
<i>Mdh4-12</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000
<i>Mdh4-14.5</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	-
<i>Mdh5-12</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000
<i>Mdh5-15</i>	1.000	0.800	1.000	0.950	0.700	0.000
<i>Phi1-2</i>	0.000	0.200	0.000	0.050	0.300	0.000
<i>Phi1-3</i>	0.000	0.000	0.000	0.100	0.000	1.000
<i>Phi1-4</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Phi1-5</i>	1.000	1.000	1.000	0.700	0.900	0.000

Locus-Alelo	Sintético Serdán	Chalco crema	Chalco palomo	Cónico Norteño	Cónico	Palomero Toluqueño
<i>Pgd1-2</i>	0.000	0.000	0.000	0.200	0.100	-
<i>Pgd1-2.8</i>	1.000	0.900	1.000	1.000	1.000	-
<i>Pgd2-2.8</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-
<i>Pgd2-5</i>	0.000	0.000	0.100	0.100	0.300	-
<i>Pgd2-6</i>	1.000	1.000	0.900	0.900	0.700	-

Cuadro A-4. Vectores propios de los tres primeros componentes principales obtenidos de la matriz de correlaciones de 52 alelos isoenzimáticos y 15 variables morfológicas en 49 poblaciones nativas de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla y 5 testigos.

Locus-Alelo	Vectores Propios		
	CP1	CP2	CP3
<i>Acp1-2</i>	0.52671	-0.23639	0.12773
<i>Acp1-3</i>	0.04463	-0.04426	0.19867
<i>Acp1-4</i>	-0.55287	0.23779	-0.13282
<i>Acp4-2</i>	-0.03760	0.07819	-0.15426
<i>Acp4-3</i>	0.12113	0.21504	-0.05989
<i>Acp4-4</i>	0.11528	0.21375	-0.03140
<i>Acp4-5</i>	-0.03184	-0.24345	-0.02290
<i>Acp4-6</i>	-0.09424	0.16976	0.12642
<i>Cat3-7</i>	-0.03431	-0.10324	-0.10020
<i>Cat3-9</i>	-0.12022	0.15466	-0.01997
<i>E8-4</i>	0.57010	-0.08415	0.14502
<i>E8-5</i>	-0.11873	-0.05468	-0.03961
<i>E8-6</i>	-0.06649	-0.01261	-0.06530
<i>Glu1-1</i>	0.02948	0.12895	0.22257
<i>Glu1-2</i>	0.27933	-0.06349	0.09421
<i>Glu1-2.5</i>	0.33123	-0.08065	0.09900
<i>Glu1-6</i>	-0.00109	-0.07041	-0.08142
<i>Glu1-7</i>	-0.16561	0.07102	-0.01496
<i>Glu1-9</i>	0.24967	0.00336	0.00936
<i>Got1-2</i>	-0.03368	0.06506	0.09108
<i>Got1-6</i>	-0.04789	-0.00094	-0.20699
<i>Idh1-2</i>	0.06303	-0.02749	0.01205
<i>Idh1-4</i>	0.36367	-0.04005	0.05007
<i>Idh1-6</i>	-0.07505	0.02817	0.00555
<i>Idh2-4</i>	-0.07247	-0.04332	-0.09525
<i>Idh2-6</i>	-0.14031	-0.18817	0.16125
<i>Mdh1-1</i>	0.13069	0.16206	-0.15886
<i>Mdh1-6</i>	-0.13518	-0.01177	-0.02829
<i>Mdh2-3</i>	-0.01749	-0.34220	-0.05020
<i>Mdh2-5.6</i>	0.12969	-0.31228	0.05087
<i>Mdh2-6</i>	-0.03132	0.35380	-0.03310
<i>Mdh3-16</i>	-0.09680	-0.00843	-0.02691

Cuadro A-4. Continuación.

Locus-Alelo	Vectores Propios		
	CP1	CP2	CP3
<i>Mdh3-18</i>	0.10243	0.01760	-0.18343
<i>Mdh4-12</i>	-0.11716	-0.01020	-0.01487
<i>Mdh4-14.5</i>	0.13588	-0.08997	0.00575
<i>Mdh5-12</i>	-0.24793	0.03101	-0.09144
<i>Mdh5-15</i>	0.24793	-0.03101	0.09144
<i>Phi1-2</i>	-0.04170	-0.14591	0.27943
<i>Phi1-3</i>	-0.09387	-0.06382	-0.00281
<i>Phi1-4</i>	0.08558	0.23494	0.02450
<i>Phi1-5</i>	0.06617	0.25474	0.02937
<i>Pgd1-2</i>	-0.09025	-0.06774	-0.01181
<i>Pgd1-2.8</i>	0.16089	-0.18672	-0.03651
<i>Pgd1-3.8</i>	0.09123	0.07859	0.21599

Caracteres morfológicos	Vectores Propios		
	CP1	CP2	CP3
DM	0.23788	0.30273	0.03416
IA	0.72155	0.34977	0.00964
AG	0.21805	-0.11525	0.06060
DFM	0.04928	0.43494	0.06962
AP	0.57385	0.23399	0.07095
HAM	-0.20952	0.49862	-0.10473
RPE	0.08423	-0.02943	-0.01331
LG	0.44015	0.23082	0.10589
FD	0.46771	-0.03193	0.12410
LTE	0.54503	-0.02116	0.02526
LPE	0.54848	-0.36629	0.08059
LM	0.27112	0.35476	0.02953
LDM	0.07562	0.09975	0.01932
GH	-0.02401	0.50167	-0.01208
GG	0.30203	-0.06115	0.02755
Variación explicada	31.3%	18.1%	5.4%

Cuadro A-5. Distancias de Gower obtenidas a partir de 15 caracteres morfológicos y 52 alelos isoenzimáticos en 49 poblaciones nativas de maíz de los nichos ecológicos de Libres, Mazapiltepec y Huamantla y 5 testigos.

Población nativa	3-Az	5-Arrocillo Bl	10- Arrocillo	15-Am	20-Am	22-Am
3-Az	0.0000					
5-Arrocillo Bl	0.2009	0.0000				
10-Arrocillo	0.1699	0.1544	0.0000			
15-Am	0.1793	0.2043	0.1661	0.0000		
20-Am	0.1704	0.1750	0.1516	0.1406	0.0000	
22-Am	0.2292	0.2174	0.2109	0.1174	0.1656	0.0000
23-Az	0.1498	0.1813	0.1564	0.1203	0.1173	0.1487
25-Bl	0.1689	0.2433	0.2140	0.1959	0.1700	0.2337
27-Bl	0.1889	0.2416	0.1794	0.1756	0.1987	0.2297
29-Bl ancho	0.2150	0.2541	0.1851	0.1623	0.1952	0.2112
33-Am	0.1870	0.2294	0.1664	0.1383	0.1740	0.1664
40-Am Zanahoria	0.1536	0.2060	0.1387	0.1947	0.1729	0.2288
41-Az	0.1226	0.2516	0.1589	0.1780	0.1996	0.2081
43-Bl	0.1549	0.1467	0.1607	0.1467	0.1182	0.1500
45-Ro	0.2519	0.2409	0.2290	0.1384	0.1856	0.1021
51-Bl	0.3205	0.3152	0.2952	0.2629	0.2959	0.2432
52-Bl	0.1919	0.1589	0.1698	0.1636	0.1421	0.1384
53-Bl	0.1471	0.2082	0.2349	0.2094	0.1862	0.1846
61-Bl	0.2149	0.1973	0.2162	0.1739	0.1680	0.1519
61-Am	0.1903	0.2053	0.2154	0.1368	0.1217	0.1384
66-Az	0.2309	0.2621	0.2206	0.1673	0.1719	0.1515
67-Az	0.1327	0.2036	0.1928	0.1483	0.1611	0.1436
67-Am	0.1783	0.2202	0.1979	0.1410	0.1380	0.1467
68-Bl	0.2092	0.2736	0.2342	0.2179	0.1890	0.1682
69-Az	0.1554	0.2174	0.1926	0.1331	0.1476	0.1307
70-Bl	0.2296	0.2462	0.2262	0.1272	0.1778	0.1004
73-Az	0.2597	0.2913	0.2348	0.2343	0.2179	0.1930
74-Bl	0.2142	0.2461	0.2357	0.2088	0.2114	0.1895
75-Bl	0.2241	0.2436	0.2176	0.2318	0.2109	0.2039
75-Az	0.1823	0.2313	0.2302	0.1644	0.1800	0.1539
80-Am	0.2438	0.2381	0.2331	0.1564	0.2079	0.1032
83-Bl	0.1807	0.2094	0.2163	0.1610	0.1653	0.1719
85-Bl	0.2139	0.2438	0.2285	0.1811	0.1668	0.1367
87-Cr	0.1835	0.2354	0.2027	0.1674	0.1482	0.1899
501-Am	0.2045	0.2122	0.2165	0.1763	0.1547	0.1751
507-Cr	0.2180	0.2839	0.2861	0.2632	0.2320	0.2317
507-Toluqueño	0.1691	0.2661	0.2329	0.2095	0.2081	0.1950
510-Am	0.1983	0.2341	0.2395	0.2053	0.1776	0.1853

Población nativa	3-Az	5-Arrocillo Bl	10- Arrocillo	15-Am	20-Am	22-Am
511-Az	0.1158	0.1695	0.1720	0.1531	0.1463	0.1863
516-Cr	0.2171	0.2603	0.2432	0.1781	0.1729	0.1235
520-Bl	0.2393	0.2287	0.2405	0.2065	0.1940	0.1364
521-Am	0.2169	0.1997	0.2066	0.1108	0.1537	0.1052
522-Cr	0.2771	0.2386	0.2495	0.2218	0.2327	0.2359
524-Bl ancho	0.2327	0.2498	0.2413	0.1668	0.1990	0.1537
525-Az	0.2057	0.2077	0.2096	0.1528	0.1797	0.1285
525-Ro	0.1695	0.2232	0.2232	0.2235	0.2177	0.1972
529-Az	0.2684	0.2583	0.2821	0.2514	0.2291	0.2137
529 Bl enano	0.2601	0.2509	0.2272	0.1615	0.1787	0.1007
530-Bl	0.2120	0.2119	0.2411	0.1658	0.1813	0.1423
Cónico	0.2794	0.2992	0.2274	0.1894	0.1940	0.1540
Chalco Palomo	0.2420	0.2546	0.2183	0.2146	0.1992	0.1776
Cónico Norteño	0.3173	0.2645	0.2159	0.3030	0.2823	0.2513
Sintético Serdán	0.2077	0.2867	0.2828	0.3044	0.3017	0.3224
Chalco Crema	0.2011	0.1779	0.1993	0.2099	0.1833	0.2258
Palomero Toluqueño	0.2928	0.2936	0.2548	0.3274	0.3152	0.3304

Cuadro A-5. Continuación.

Población nativa	23-Az	25-Bl	27-Bl	29-Bl ancho	33-Am	40-Am Zanahoria
23-Az	0.0000					
25-Bl	0.1897	0.0000				
27-Bl	0.1619	0.1869	0.0000			
29-Bl ancho	0.1788	0.1502	0.1748	0.0000		
33-Am	0.1339	0.1878	0.1834	0.1745	0.0000	
40-Am Zanahoria	0.1641	0.1617	0.2021	0.1669	0.1766	0.0000
41-Az	0.1236	0.2158	0.1907	0.1904	0.1400	0.1593
43-Bl	0.0969	0.2171	0.1776	0.2021	0.1620	0.1655
45-Ro	0.1925	0.2542	0.2497	0.2244	0.1563	0.2583
51-Bl	0.2658	0.3383	0.3124	0.3299	0.2579	0.3108
52-Bl	0.1147	0.2174	0.2016	0.2304	0.1233	0.1887
53-Bl	0.1731	0.2090	0.2564	0.2700	0.1980	0.2283
61-Bl	0.1709	0.2373	0.2191	0.2422	0.1893	0.2217
61-Am	0.1608	0.1761	0.2162	0.2148	0.1872	0.2149
66-Az	0.1714	0.2460	0.2240	0.2075	0.1708	0.2471
67-Az	0.1059	0.1968	0.1908	0.2050	0.1524	0.1933

Población nativa	23-Az	25-BI	27-BI	29-BI ancho	33-Am	40-Am Zanahoria
67-Am	0.1146	0.2057	0.1829	0.1945	0.1614	0.1967
68-BI	0.1885	0.2596	0.2429	0.2526	0.2377	0.2460
69-Az	0.1153	0.1907	0.1865	0.2179	0.1564	0.2040
70-BI	0.1710	0.2320	0.2565	0.1852	0.1368	0.2276
73-Az	0.1817	0.3027	0.1853	0.2589	0.1925	0.2668
74-BI	0.1632	0.2654	0.2216	0.2567	0.2083	0.2631
75-BI	0.1816	0.3127	0.2459	0.2757	0.2436	0.2498
75-Az	0.1476	0.1845	0.1957	0.2071	0.1674	0.2410
80-Am	0.2026	0.2401	0.2322	0.1965	0.1413	0.2333
83-BI	0.1505	0.1936	0.2585	0.2300	0.1760	0.2009
85-BI	0.1532	0.2242	0.2429	0.2462	0.1933	0.2282
87-Cr	0.1374	0.1641	0.2269	0.1989	0.1549	0.1892
501-Am	0.1539	0.2040	0.2451	0.2241	0.1641	0.2182
507-Cr	0.2294	0.2612	0.3285	0.2912	0.2345	0.2462
507-Toluqueño	0.1478	0.2592	0.2538	0.2832	0.2124	0.2423
510-Am	0.1536	0.2051	0.2334	0.2306	0.1885	0.2335
511-Az	0.1205	0.1594	0.1948	0.1942	0.1408	0.1568
516-Cr	0.1475	0.2340	0.2573	0.2332	0.1765	0.2328
520-BI	0.1479	0.2594	0.2529	0.2776	0.1896	0.2520
521-Am	0.1684	0.2036	0.2067	0.1796	0.1921	0.2239
522-Cr	0.2158	0.2451	0.2912	0.2726	0.2391	0.2284
524-BI ancho	0.1444	0.2100	0.2592	0.2164	0.1822	0.2524
525-Az	0.1555	0.2373	0.2448	0.2474	0.1556	0.2054
525-Ro	0.1775	0.2419	0.2793	0.2705	0.1955	0.2184
529-Az	0.2315	0.2683	0.3156	0.3070	0.2491	0.2568
529 BI enano	0.1533	0.2295	0.2269	0.1983	0.1881	0.2243
530-BI	0.1240	0.2637	0.2256	0.2591	0.2010	0.2456
Cónico	0.1775	0.2873	0.2293	0.2197	0.2268	0.2614
Chalco Palomo	0.2169	0.2862	0.2648	0.2346	0.2472	0.2490
Cónico Norteño	0.2558	0.3514	0.2905	0.2910	0.2541	0.2882
Sintético Serdán	0.2339	0.2587	0.2891	0.2974	0.2793	0.2561
Chalco Crema	0.1865	0.2370	0.2364	0.2531	0.2359	0.1772
Palomero Toluqueño	0.3390	0.3225	0.3201	0.2771	0.2925	0.2608

Cuadro A-5. Continuación.

Población nativa	41-Az	43-BI	45-Ro	51-BI	52-BI	53-BI
41-Az	0.0000					
43-BI	0.1681	0.0000				
45-Ro	0.2383	0.1692	0.0000			
51-BI	0.3074	0.2663	0.2493	0.0000		
52-BI	0.1795	0.1078	0.1478	0.2577	0.0000	
53-BI	0.2020	0.1293	0.1767	0.2889	0.1400	0.0000
61-BI	0.2293	0.1288	0.1607	0.2470	0.1480	0.1494
61-Am	0.2449	0.1575	0.1578	0.2907	0.1723	0.1754
66-Az	0.2096	0.1549	0.1664	0.2674	0.1840	0.2168
67-Az	0.1370	0.1212	0.1867	0.2957	0.1224	0.1494
67-Am	0.1572	0.1109	0.1574	0.2814	0.1327	0.1687
68-BI	0.1977	0.1832	0.1905	0.2929	0.1915	0.1863
69-Az	0.1580	0.1271	0.1533	0.2459	0.1202	0.1658
70-BI	0.2144	0.1547	0.0893	0.2792	0.1531	0.1748
73-Az	0.2079	0.1646	0.2147	0.2995	0.1680	0.1944
74-BI	0.1948	0.1596	0.2062	0.2403	0.1743	0.2061
75-BI	0.2156	0.1772	0.2142	0.2564	0.1743	0.1880
75-Az	0.1947	0.1631	0.1560	0.2848	0.1605	0.1398
80-Am	0.2226	0.1743	0.1084	0.2494	0.1443	0.1699
83-BI	0.1951	0.1390	0.1729	0.2919	0.1232	0.1134
85-BI	0.2136	0.1595	0.1704	0.2715	0.1508	0.1526
87-Cr	0.1618	0.1396	0.1934	0.3146	0.1509	0.1864
501-Am	0.2046	0.1403	0.1721	0.2557	0.0950	0.1543
507-Cr	0.2406	0.2127	0.2347	0.3608	0.1871	0.1806
507-Toluqueño	0.1576	0.1465	0.2049	0.2597	0.1837	0.1589
510-Am	0.2003	0.1495	0.1962	0.2508	0.1379	0.1670
511-Az	0.1390	0.1264	0.1900	0.2947	0.1279	0.1351
516-Cr	0.1906	0.1738	0.1210	0.2692	0.1551	0.1593
520-BI	0.2037	0.1495	0.1733	0.2717	0.1062	0.1485
521-Am	0.2432	0.1452	0.1342	0.2717	0.1807	0.1935
522-Cr	0.3018	0.2260	0.2622	0.3689	0.1689	0.2371
524-BI ancho	0.2101	0.1952	0.1905	0.3213	0.1619	0.1834
525-Az	0.2069	0.1135	0.1510	0.2818	0.1246	0.1286
525-Ro	0.1895	0.1485	0.2252	0.3188	0.1411	0.1231
529-Az	0.2941	0.1876	0.2144	0.3261	0.1734	0.1601
529 BI enano	0.2293	0.1636	0.1298	0.2633	0.1564	0.2050
530-BI	0.1993	0.1208	0.1617	0.2463	0.1452	0.1475
Cónico	0.2295	0.1937	0.1786	0.2807	0.2010	0.2521
Chalco Palomo	0.2404	0.1948	0.2155	0.3072	0.2223	0.2050
Cónico Norteño	0.2556	0.2308	0.2645	0.1916	0.2419	0.2924

Población nativa	41-Az	43-BI	45-Ro	51-BI	52-BI	53-BI
Sintético Serdán	0.2015	0.2397	0.3464	0.2993	0.2689	0.2752
Chalco Crema	0.2246	0.1483	0.2450	0.2690	0.1948	0.1867
Palomero Toluqueño	0.3098	0.3217	0.3157	0.3579	0.3256	0.3422

Cuadro A-5. Continuación.

Población nativa	61-BI	61-Am	66-Az	67-Az	67-Am	68-BI
61-BI	0.0000					
61-Am	0.1501	0.0000				
66-Az	0.1561	0.1719	0.0000			
67-Az	0.1541	0.1671	0.1750	0.0000		
67-Am	0.1329	0.1582	0.1154	0.1395	0.0000	
68-BI	0.1829	0.1728	0.2170	0.1575	0.1828	0.0000
69-Az	0.1493	0.1559	0.1650	0.1053	0.1042	0.1618
70-BI	0.1799	0.1710	0.1570	0.1683	0.1478	0.2093
73-Az	0.1931	0.2387	0.1884	0.1935	0.1581	0.1902
74-BI	0.1819	0.2096	0.1614	0.1706	0.1501	0.2123
75-BI	0.1734	0.2326	0.1992	0.2086	0.1657	0.1509
75-Az	0.1673	0.1750	0.1558	0.1300	0.1357	0.1660
80-Am	0.1313	0.1557	0.1615	0.1832	0.1609	0.1795
83-BI	0.1780	0.1570	0.2120	0.1436	0.1575	0.1796
85-BI	0.1161	0.1454	0.1895	0.1438	0.1511	0.1290
87-Cr	0.1694	0.1634	0.1672	0.1299	0.1380	0.1885
501-Am	0.1860	0.1640	0.2168	0.1477	0.1697	0.1869
507-Cr	0.2480	0.2195	0.2496	0.1634	0.2380	0.1867
507-Toluqueño	0.1756	0.2363	0.2080	0.1394	0.1454	0.1522
510-Am	0.2026	0.2103	0.1945	0.1634	0.1735	0.1667
511-Az	0.1422	0.1529	0.1658	0.0951	0.1272	0.1996
516-Cr	0.1678	0.1558	0.1864	0.1517	0.1408	0.1183
520-BI	0.1554	0.1690	0.2079	0.1561	0.1653	0.1445
521-Am	0.1454	0.0889	0.1649	0.1659	0.1689	0.1669
522-Cr	0.2404	0.2309	0.3305	0.2329	0.2707	0.2899
524-BI ancho	0.2147	0.2062	0.2077	0.1776	0.1741	0.2126
525-Az	0.1400	0.1835	0.1950	0.1271	0.1532	0.1965
525-Ro	0.1691	0.2022	0.1963	0.1285	0.1874	0.2001
529-Az	0.1499	0.2115	0.2128	0.2258	0.1942	0.2431
529 BI enano	0.1540	0.1485	0.1805	0.1744	0.1396	0.1438

Población nativa	61-BI	61-Am	66-Az	67-Az	67-Am	68-BI
530-BI	0.1376	0.1649	0.2024	0.1535	0.1486	0.1323
Cónico	0.1860	0.1928	0.1569	0.2089	0.1759	0.1591
Chalco Palomo	0.1629	0.1828	0.2292	0.2093	0.2152	0.1400
Cónico Norteño	0.2376	0.3120	0.2480	0.2739	0.2568	0.2349
Sintético Serdán	0.2876	0.3265	0.3004	0.2236	0.2758	0.2746
Chalco Crema	0.1912	0.1921	0.2690	0.1975	0.2121	0.1836
Palomero Toluqueño	0.3548	0.3111	0.3265	0.3321	0.3391	0.3257

Cuadro A-5. Continuación.

Población nativa	69-Az	70-BI	73-Az	74-BI	75-BI	75-Az
69-Az	0.0000					
70-BI	0.1682	0.0000				
73-Az	0.1484	0.1846	0.0000			
74-BI	0.1316	0.1873	0.1499	0.0000		
75-BI	0.2004	0.2146	0.1606	0.1557	0.0000	
75-Az	0.1511	0.1698	0.2226	0.1968	0.2064	0.0000
80-Am	0.1672	0.1070	0.1852	0.1948	0.2075	0.1809
83-BI	0.1490	0.1528	0.1980	0.1839	0.1883	0.1554
85-BI	0.1668	0.1574	0.1930	0.2010	0.1398	0.1513
87-Cr	0.1730	0.1532	0.2222	0.1895	0.2164	0.1471
501-Am	0.1429	0.1598	0.2031	0.1665	0.2075	0.1712
507-Cr	0.2297	0.1926	0.2545	0.2283	0.2227	0.1952
507-Toluqueño	0.1164	0.1917	0.1729	0.1475	0.1402	0.1794
510-Am	0.1610	0.2096	0.2208	0.2003	0.1859	0.1376
511-Az	0.1383	0.1597	0.2094	0.1554	0.1968	0.1412
516-Cr	0.1625	0.1469	0.2097	0.2144	0.1585	0.1425
520-BI	0.1450	0.1787	0.1663	0.1811	0.1583	0.1774
521-Am	0.1725	0.1303	0.2372	0.2061	0.2394	0.1644
522-Cr	0.2219	0.2671	0.3059	0.2985	0.3086	0.2776
524-BI ancho	0.1577	0.1938	0.2544	0.2227	0.2393	0.1401
525-Az	0.1475	0.1218	0.1874	0.2144	0.2154	0.1681
525-Ro	0.1789	0.2003	0.2230	0.2076	0.2198	0.1674
529-Az	0.2319	0.2198	0.2420	0.2419	0.2074	0.1984
529 BI enano	0.1432	0.1300	0.1681	0.1952	0.1826	0.1754
530-BI	0.1432	0.1856	0.1850	0.1780	0.1451	0.1505
Cónico	0.1687	0.1750	0.1566	0.1658	0.1653	0.2016

Población nativa	69-Az	70-BI	73-Az	74-BI	75-BI	75-Az
Chalco Palomo	0.1984	0.1976	0.1685	0.2268	0.1775	0.2408
Cónico Norteño	0.2523	0.2807	0.2167	0.2128	0.2156	0.3000
Sintético Serdán	0.2480	0.3492	0.3387	0.2849	0.3060	0.2732
Chalco Crema	0.2140	0.2471	0.2638	0.2429	0.2112	0.2111
Palomero Toluqueño	0.3370	0.3307	0.3559	0.3533	0.3365	0.3280

Cuadro A-5. Continuación.

Población nativa	80-Am	83-BI	85-BI	87-Cr	501-Am	507-Cr
80-Am	0.0000					
83-BI	0.1818	0.0000				
85-BI	0.1535	0.1446	0.0000			
87-Cr	0.2011	0.1308	0.1226	0.0000		
501-Am	0.1796	0.0912	0.1552	0.1360	0.0000	
507-Cr	0.2465	0.1389	0.1789	0.1730	0.1712	0.0000
507-Toluqueño	0.2237	0.1628	0.1464	0.1734	0.1962	0.2026
510-Am	0.1917	0.1405	0.1725	0.1571	0.1392	0.2044
511-Az	0.1778	0.1383	0.1499	0.1046	0.1534	0.1754
516-Cr	0.1362	0.1365	0.1281	0.1591	0.1510	0.1890
520-BI	0.1519	0.1214	0.1232	0.1733	0.1190	0.1761
521-Am	0.1209	0.1668	0.1509	0.1563	0.1826	0.2351
522-Cr	0.2361	0.1964	0.2539	0.2674	0.1987	0.2403
524-BI ancho	0.1913	0.1596	0.1919	0.1860	0.1829	0.2362
525-Az	0.1308	0.1363	0.1492	0.1628	0.1556	0.2059
525-Ro	0.2046	0.1348	0.1768	0.1531	0.1680	0.1282
529-Az	0.2095	0.1653	0.1687	0.2040	0.2029	0.1888
529 BI enano	0.0980	0.1810	0.1332	0.1834	0.1766	0.2510
530-BI	0.1737	0.1388	0.1296	0.1862	0.1669	0.2135
Cónico	0.1715	0.1995	0.1671	0.1974	0.2037	0.2604
Chalco Palomo	0.1719	0.1727	0.1491	0.2035	0.2100	0.2387
Cónico Norteño	0.2354	0.2769	0.2723	0.3000	0.2494	0.3280
Sintético Serdán	0.3308	0.2995	0.3013	0.2842	0.2947	0.2987
Chalco Crema	0.2385	0.1662	0.2060	0.2127	0.2070	0.1768
Palomero Toluqueño	0.3277	0.3444	0.3747	0.3590	0.3318	0.3302

Cuadro A-5. Continuación.

Población nativa	507-Toluqueño	510-Am	511-Az	516-Cr	520-BI	521-Am
507-Toluqueño	0.0000					
510-Am	0.1711	0.0000				
511-Az	0.1669	0.1684	0.0000			
516-Cr	0.1570	0.1453	0.1743	0.0000		
520-BI	0.1689	0.1566	0.1813	0.1140	0.0000	
521-Am	0.2373	0.2114	0.1662	0.1689	0.1724	0.0000
522-Cr	0.3025	0.2676	0.2455	0.2462	0.1942	0.2411
524-BI ancho	0.2136	0.1934	0.1895	0.1473	0.1609	0.1881
525-Az	0.1663	0.1842	0.1509	0.1539	0.1460	0.1652
525-Ro	0.1801	0.1904	0.1391	0.1751	0.1553	0.1975
529-Az	0.2272	0.2013	0.1881	0.1905	0.1804	0.2304
529 BI enano	0.1981	0.1981	0.1900	0.1076	0.1257	0.1111
530-BI	0.1339	0.1624	0.1668	0.1020	0.1049	0.1551
Cónico	0.1955	0.1906	0.2294	0.1529	0.1743	0.1666
Chalco Palomo	0.1990	0.2345	0.2204	0.1877	0.1760	0.1705
Cónico Norteño	0.2404	0.2594	0.2869	0.2639	0.2372	0.2935
Sintético Serdán	0.2421	0.2558	0.2376	0.3024	0.3070	0.3267
Chalco Crema	0.2065	0.1954	0.1936	0.2042	0.1845	0.1871
Palomero Toluqueño	0.3538	0.3121	0.3261	0.3398	0.3639	0.3341

Cuadro A-5. Continuación.

Población nativa	522-Cr	524-BI ancho	525-Az	525-Ro	529-Az	529 BI enano
522-Cr	0.0000					
524-BI ancho	0.2124	0.0000				
525-Az	0.2115	0.1828	0.0000			
525-Ro	0.2341	0.1972	0.1517	0.0000		
529-Az	0.2345	0.2191	0.2040	0.1692	0.0000	
529 BI enano	0.2344	0.1594	0.1478	0.2213	0.2249	0.0000
530-BI	0.2331	0.1790	0.1502	0.1899	0.1956	0.1348
Cónico	0.3034	0.1911	0.2143	0.2357	0.2467	0.1290
Chalco Palomo	0.2857	0.2600	0.2105	0.2213	0.1960	0.1726
Cónico Norteño	0.3567	0.3218	0.2648	0.2880	0.2920	0.2318
Sintético Serdán	0.3715	0.3291	0.3013	0.2354	0.3583	0.3387
Chalco Crema	0.2414	0.2540	0.2015	0.1664	0.2372	0.2221
Palomero Toluqueño	0.3364	0.3515	0.3499	0.3473	0.3575	0.3479

Cuadro A-5. Continuación.

Población nativa	530-B1	Cónico	Chalco palomo	Cónico Norteño	Sintético Serdán	Chalco crema	Palomero Toluqueño
530-B1	0.0000						
Cónico	0.1677	0.0000					
Chalco Palomo	0.1908	0.1799	0.0000				
Cónico Norteño	0.2512	0.2472	0.1922	0.0000			
Sintético Serdán	0.2644	0.3552	0.3588	0.3153	0.0000		
Chalco Crema	0.1502	0.2526	0.2321	0.2524	0.2297	0.0000	
Palomero Toluqueño	0.3580	0.3242	0.3390	0.3062	0.3441	0.3017	0.0000