

SEGREGACION ANORMAL DEL CARACTER CEROSO EN CRUZAS DE MAIZ Y TEOCINTLE

T. Angel Kato Y.*

RESUMEN

Se presentan datos preliminares sobre la segregación anormal del gene wx en las cruzas recíprocas entre el híbrido F₁ (maíz ceroso x teocintle) y el maíz ceroso y en las autofecundaciones de ese mismo híbrido. En las cruzas recíprocas se esperan progenies que segreguen granos no-cerosos y cerosos en la proporción de 1:1. Sin embargo, cuando el híbrido se usó como polinizador, muchas de las mazorcas mostraron un exceso de granos cerosos sobre los no cerosos y cuando dicho híbrido sirvió como progenitor femenino hubo mazorcas que mostraron una deficiencia de granos cerosos respecto a los no cerosos. En el caso de las autofecundaciones del híbrido se encontró que la mayoría de las progenies segregaron granos en la proporción esperada de 3 Wx : 1 wx. Hubo un caso excepcional en que mostró un exceso de granos no cerosos en relación a la proporción esperada. Se discute la posibilidad de explicar los resultados en base a factores gametofíticos y al cromosoma 10 anormal en combinación con nudos cromosómicos, encontrándose dificultades para lograr una interpretación satisfactoria.

INTRODUCCION

En el maíz se conocen sistemas genéticos que ocasionan que los cromosomas y los genes que portan muestren una segregación anormal, es decir, se desvíen de lo que establecen las leyes de Mendel. Entre estos sistemas tenemos los denominados factores gametofíticos y el relacionado con el cromosoma 10 anormal.

Tanto los factores gametofíticos como el cromosoma 10 anormal han sido objeto de muchas investigaciones en el maíz. Para el caso del teocintle hay posibilidades de que existan factores gametofíticos similares a los del maíz, pero aún no se han realizado estudios específicos al respecto. Lo mismo se puede decir en relación al cromosoma 10 anormal.

En los estudios de relaciones entre las poblaciones de maíz y de teocintle es de mucha importancia el conocer estos sistemas genéticos, ya que pueden ser parte importante dentro del complejo de mecanismos que controlan la infiltración genética entre estas dos es-

* Profesor Investigador, Rama de Genética, Colegio de Postgraduados, SARH, Chapingo, México.

pecies.

En el verano de 1977 se realizaron cruzas exploratorias entre la F₁ (maíz ceroso x teocintle de Chalco) y el maíz ceroso, con el fin de ver si estos materiales producían progenies con segregación anormal del carácter ceroso, y así determinar si se contaba con un material favorable para estudios detallados sobre factores gametofíticos.

El propósito de la presente comunicación es la de dar a conocer los resultados preliminares de ese estudio exploratorio.

REVISION DE LITERATURA

Los estudios de muchos investigadores han hecho posible el conocimiento sobre los factores gametofíticos y su funcionamiento en la planta del maíz. Estos factores se han localizado en varios de los cromosomas y su acción radica durante el crecimiento del tubo polínico y su interacción con el tejido estilar. No se ha encontrado ningún caso de influencia de estos factores gametofíticos en el desarrollo y actividad de la megaspora y del saco embrionario en los óvulos. Actualmente se conoce la presencia de factores gametofíticos en varios cromosomas del maíz: ga, en el brazo corto del cromosoma 4 (Mangelsdorf y Jones, 1926); ga-2, en el brazo largo del cromosoma 5 (Burnham, 1936; Longley, 1961); ga-6, en el brazo corto del cromosoma 1 (Clark, 1954); ga-7, en el brazo largo del cromosoma 3 (Rhoades, 1943); y ga-8, en el brazo corto del cromosoma 9 (Bianchi y Parlavechio, 1967).

En general, la acción de los factores gametofíticos es como sigue: los granos de polen con el alelo ga funcionan competitivamente con los granos de polen Ga en los estilos ga ga, pero los granos Ga realizan la fecundación preferencialmente sobre los granos ga cuando sus tubos polínicos crecen en competencia en estilos Ga Ga o Ga ga. Tanto la existencia como la acción de los factores gametofíticos se ha determinado a través de los estudios de segregación de genes mutantes conocidos y ligados a ellos.

Muchas poblaciones de maíz y de teocintle muestran la presencia de un tipo de cromosoma 10 que posee un segmento extra que tiene un nudo subterminal en el extremo de su brazo largo, al que se

le ha denominado cromosoma 10 anormal (Longley, 1937, 1938; McClintock, 1960; Longley y Kato, 1965; Kato, 1976). Este tipo de cromosoma se ha observado solamente en el teocintle mexicano, el cual, además de mostrar el cromosoma 10 anormal similar al del maíz, posee otro que solamente difiere de él en que el segmento extra lleva un nudo terminal pequeño además del nudo subterminal grande (Longley, 1937; Kato, 1976).

La herencia del cromosoma 10 anormal fue estudiada por Rhoades (1942) quien encontró que este cromosoma segrega preferencialmente durante la megasporogénesis cuando se encuentra en forma heterocigótica con el cromosoma 10 normal. Usando como marcador genético al gene r, se encontró que más del 70% de las megasporas funcionales recibieron el cromosoma 10 anormal en lugar del 50% esperado.

Se ha encontrado que la presencia del cromosoma 10 anormal ocasiona no sólo la segregación preferencial de sí mismo, sino que también la de otros cromosomas que poseen nudos heterocigóticos (Longley, 1945). Los estudios posteriores de Emmerling (1959) y Kikudome (1959) han confirmado lo anterior y además se descubrió que el grado de la segregación preferencial depende del tamaño del nudo: entre mayor es el tamaño del nudo, mayor es el grado de su segregación preferencial. Este fenómeno de la segregación preferencial está asociado al hecho de que cuando el cromosoma 10 anormal se encuentra presente induce también la formación de regiones céntricas secundarias (neocentrómeros) en los nudos (Rhoades y Vilkomerson, 1942; Rhoades, 1952).

MATERIALES Y METODOS

Se utilizaron plantas F_1 de una cruza entre maíz chalqueño ceroso y teocintle de Chalco. El chalqueño ceroso es una selección de la cruza de un material ceroso de los Estados Unidos con una población de chalqueño y retrocruzada varias veces a ésta última.

Con el objeto de conocer si la segregación de los alelos Wx y wx en los granos de polen se ajustaba a la proporción 1:1, éstos se colorearon con una solución acuosa de yodo-yoduro de potasio al 1%, con lo cual los granos cerosos se colorean de rojo-sepia claro y los granos normales de azul intenso, y se hicieron los conteos co-

rrespondientes en varias plantas F_1 (maíz ceroso x teocintle) que intervinieron en las cruza^s hechas para el presente estudio.

Se hicieron cruza^s entre plantas individuales de la F_1 (maíz ceroso x teocintle) designados como 112 K y del maíz ceroso designados como 111 K utilizándolas tanto como progenitores masculinos como femeninos. También se autofecundaron algunas plantas F_1 (maíz ceroso x teocintle). En cada una de las mazorca^s obtenidas se determinó la proporción de granos con endosperma ceroso y no ceroso.

RESULTADOS

Como el carácter ceroso del endosperma es un mutante recesivo de herencia simple, se espera que las plantas F_1 (maíz ceroso x teocintle) produzcan granos de polen ceroso (wx) y no ceroso (Wx) en la proporción 1:1. Esto se ha confirmado con los datos que se presentan en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Segregación de los granos de polen normal y ceroso en plantas F_1 (maíz ceroso x teocintle).

Planta	Número de granos de polen			Granos polen <u>wx</u>		χ^2
	<u>Wx</u>	<u>wx</u>	Total	Obsv. %	Esp. %	
112 K-2	1545	1500	3045	49.2	50	0.63
112 K-3	1885	1981	3866	51.2	50	2.33
112 K-5	2902	2932	5834	50.2	50	0.14
112 K-7	2446	2513	4959	50.7	50	0.88
Total	8778	8926	17704	50.4	50	1.22

Se espera que la segregación de los alelos Wx y wx en las megasporas ocurre en la misma proporción; sin embargo no hay manera de confirmarlo directamente. En estas circunstancias, teóricamente se debería esperar que no habiendo condiciones que afecten la fecundación aleatoria de los óvulos por los granos de polen, las progenies, producto de los diferentes tipos de cruza, deben ajustarse a lo establecido por las leyes de Mendel. Sin embargo, en el presente estudio se han obtenido resultados que muestran desviaciones de lo esperado teóricamente.

Cuando las plantas F_1 (maíz ceroso x teocintle) se utilizaron como polinizadoras de las plantas del maíz ceroso se obtuvieron dos tipos de progenies (Cuadro 2): 1) aquellas en que la proporción de granos cerosos y no cerosos se ajusta a la esperada de 1:1; y 2) aquellas en que esta proporción no se ajusta a la esperada, mostrando siempre un exceso de granos cerosos sobre los no cerosos.

En el Cuadro 2 también se puede observar que en algunos casos en que la misma planta F_1 (maíz ceroso x teocintle) se usó como polinizadora de plantas diferentes de maíz ceroso (v. g., las plantas 112 K-1, 112 K-2, 112 K-4, 112 K-5, 112 K-6, 112 K-7 y 112 K-12) se obtuvieron progenies de los dos tipos antes mencionados.

Estos resultados nos indican, en primer lugar, que existen segregando, en estas plantas, factores genéticos de tipo gametofítico que inducen una segregación anormal en las progenies a través de fecundaciones no aleatorias; segundo, que estos factores operan mediante la interacción de sus efectos tanto de los tejidos reproductivos femeninos como de los granos de polen; y tercero, que estos factores genéticos deben estar ligados al locus del gene wx, ya que las progenies con segregación anormal muestran una asociación consistente con un exceso de granos cerosos.

Cuando las plantas de maíz ceroso sirvieron de polinizadoras de las plantas F_1 (maíz ceroso x teocintle) también se obtuvieron progenies de los dos tipos antes mencionados (Cuadro 3). Sin embargo, estos datos también muestran que en estas progenies hay un exceso de granos no cerosos, situación contraria de la observada en las cruza descrita anteriormente. En este caso los factores genéticos que afectan la segregación deben actuar solamente durante la formación de las megasporas, es decir, en el proceso de la megasporogénesis. Esto debe ser así ya que la segregación de los genes Wx y wx ocurre durante la megasporogénesis y además no hay competencia entre óvulos durante la fecundación. Por lo tanto estos factores genéticos deben ser diferentes de los mencionados anteriormente al discutir los resultados del Cuadro 2.

Cuadro 2. Frecuencia de granos cerosos y no cerosos en las progenies de las cru-
zas maíz ceroso x F₁ (maíz ceroso x teocintle)

C r u z a	Granos observados			Granos <u>wx</u>		χ^2
	Wx	\ wx	Total	Obsv. %	Esp. %	
111 K-1 x 112 K-1	56	94	150	62.6	50	9.126**
111 K-2 x 112 K-1	13	19	32	59.4	50	0.781
111 K-3 x 112 K-2	148	233	381	61.1	50	18.519**
111 K-4 x 112 K-2	82	144	226	63.7	50	16.464**
111 K-5 x 112 K-2	118	146	264	55.3	50	2.761
111 K-6 x 112 K-3	46	98	144	68.0	50	18.062**
111 K-7 x 112 K-3	94	143	237	60.3	50	9.721**
111 K-8 x 112 K-4	188	186	374	49.7	50	0.000
111 K-9 x 112 K-4	68	82	50	54.6	50	0.317
111 K-10 x 112 K-4	141	140	281	49.8	50	0.000
111 K-11 x 112 K-4	28	47	75	62.6	50	4.320*
111 K-12 x 112 K-5	173	216	389	55.5	50	4.535*
111 K-13 x 112 K-5	163	164	327	50.1	50	0.000
111 K-14 x 112 K-6	247	252	499	50.5	50	0.032
111 K-15 x 112 K-6	33	52	85	61.2	50	3.812*
111 K-16 x 112 K-7	107	150	257	58.3	50	6.864**
111 K-17 x 112 K-7	199	233	432	53.9	50	2.521
111 K-18 x 112 K-10	151	134	285	47.0	50	0.898
111 K-19 x 112 K-10	33	39	72	54.1	50	0.005
111 K-20 x 112 K-11	171	179	350	51.1	50	0.140
111 K-21 x 112 K-11	60	69	129	53.5	50	0.496
111 K-22 x 112 K-11	58	59	117	50.4	50	0.000
111 K-23 x 112 K-12	188	251	439	57.2	50	8.756**
111 K-24 x 112 K-12	213	228	441	51.7	50	0.510
111 K-25 x 112 K-13	160	184	344	53.5	50	1.538
111 K-26 x 112 K-13	132	123	255	48.2	50	0.016
T o t a l	3070	3665	6735	54.4		

* Significativo al 0.05, 1 g.l.

** Significativo al 0.01, 1 g.l.

χ^2 Homogeneidad = 65.037, 25 g.l., P<0.001

Cuadro 3. Frecuencia de granos cerosos y no cerosos en las progenies de las cru-
zas F_1 (maíz ceroso x teocintle) x maíz ceroso.

C r u z a	Granos observados			Granos <u>wx</u>		χ^2
	Wx	wx	Total	Obsv. %	Esp. %	
112 K-14 x 111 K-27	89	42	131	32.0	50	6.152**
112 K-15 x 111 K-28	61	29	90	32.2	50	10.678**
112 K-16 x 111 K-29	139	104	243	42.8	50	4.756*
112 K-17 x 111 K-30	44	30	74	40.5	50	2.284
T o t a l	333	205	538	38.1	50	

* Significativo al 0.05, 1 g.l.

** Significativo al 0.01, 1 g.l.

Los datos que se presentan en el Cuadro 4 son el resultado de autofecundar algunas plantas F_1 (maíz ceroso x teocintle) que intervinieron como polinizadoras de las plantas de maíz ceroso y que además resultaron ser aquellas que provocaron segregaciones anormales en sus progenies. Con la excepción de la planta 112 K-4, todas dieron progenies en que la proporción de granos no cerosos a cerosos se ajustan a la proporción teórica de 3:1.

Estos resultados, combinados con la información obtenida de las cruzas descritas anteriormente, sugieren que las plantas autofecundadas, con la excepción mencionada, poseen los dos sistemas genéticos, es decir, aquel que induce que los granos de polen con diferente genotipo fecunden diferencialmente los óvulos y aquel que provoca una segregación diferencial del alelo Wx sobre el wx durante la formación de las megasporas funcionales en los óvulos. Estando presente los dos tipos de factores genéticos, cada uno tendería a anular el efecto del otro en la inducción de una segregación anormal del carácter considerado.

Cuadro 4. Frecuencia de granos cerosos y no cerosos en las progenies de las auto_fecundaciones de plantas F_1 (maíz ceroso x teocintle)

Planta	Granos observados			Granos <u>wx</u>		χ^2
	<u>Wx</u>	<u>wx</u>	Total	Obsv. %	Esp. %	
112 K-1 X	163	49	212	23.1	25	0.308
112 K-2 X	40	15	55	27.3	25	0.054
112 K-3 X	366	133	499	26.6	25	0.642
112 K-4 X	198	47	245	19.2	25	5.144*
112 K-5 X	81	23	104	22.1	25	0.320
112 K-6 X	229	73	302	24.2	25	0.070
T o t a l	1077	340	1417	24.0	25	0.764

* Significativo al 0.05, 1 g.l.

χ^2 Homogeneidad = 5.493, 5 g.l., $0.5 > P > 0.3$

De los resultados en general, también se puede inferir que al menos uno de los componentes del sistema inductor de la segregación anormal en el lado femenino proviene del teocintle, ya que se ha observado una asociación de este componente con el alelo Wx localizado en el cromosoma 9 del teocintle.

DISCUSION

Actualmente la teoría más aceptada acerca del origen del maíz es la que postula que ésta planta fué domesticada de las poblaciones de teocintle que existieron hace unos 10 a 15 mil años en México (Beadle, 1972; Galinat, 1971, 1977; Kato, 1976). Si esto es así, puede considerarse que la estructura genética de las dos especies es similar y que las diferencias fenotípicas de sus plantas son debidas a que poseen diferentes combinaciones alélicas de los mismos loci.

Estas consideraciones nos permiten dar una explicación tentativa de los resultados presentados anteriormente en base a la literatura del maíz y cuya información pertinente se ha dado en este trabajo.

En primer término se debe tomar en cuenta que posiblemente el material empleado para el presente estudio estaba segregando los

Cuadro 5. Genotipos y constituciones cromosómicas, que se suponen tenían las plantas que intervinieron en las diferentes cruzas que se hicieron en el presente estudio, para explicar los resultados de segregación de granos cerosos y no-cerosos.

Tipos de cruza y genotipos de progenitores		Segregación de granos en las mazorcas
1. Maíz ceroso x F ₁ (maíz ceroso x teocintle)		
<u>wx ga-8</u>	<u>Wx ga-8</u>	1 <u>Wx</u> ; 1 <u>wx</u>
<u>wx ga-8</u>	<u>wx ga-8</u>	
<u>wx Ga-8</u>	<u>Wx ga-8</u>	<u>Wx</u> < <u>wx</u>
<u>wx ga-8</u>	<u>Wx Ga-8</u>	
<u>wx Ga-8</u>	<u>Wx ga-8</u>	<u>Wx</u> < <u>wx</u>
<u>wx Ga-8</u>	<u>wx Ga-8</u>	
2. F ₁ (maíz ceroso x teocintle) x maíz ceroso		
crom. 9 <u>Wx</u> N crom. 10	crom. 9 <u>wx</u> n crom. 10	1 <u>Wx</u> : 1 <u>wx</u>
crom. 9 <u>wx</u> n crom. 10	crom. 9 <u>wx</u> n crom. 10	
crom. 9 <u>Wx</u> N crom. 10a	crom. 9 <u>wx</u> n crom. 10	<u>Wx</u> > <u>wx</u>
crom. 9 <u>wx</u> n crom. 10	crom. 9 <u>wx</u> n crom. 10	
crom. 9 <u>Wx</u> N crom. 10a	crom. 9 <u>wx</u> n crom. 10	<u>Wx</u> > <u>wx</u>
crom. 9 <u>wx</u> n crom. 10a	crom. 9 <u>wx</u> n crom. 10	
3. F ₁ (maíz ceroso x teocintle) X		
crom. 9 <u>Wx ga-8</u> N crom. 10a		3 <u>Wx</u> : 1 <u>wx</u>
crom. 9 <u>wx Ga-8</u> n crom. 10		
crom. 9 <u>Wx ga-8</u> N crom. 10		<u>Wx</u> < <u>wx</u>
crom. 9 <u>wx Ga-8</u> n crom. 10		
crom. 9 <u>Wx ga-8</u> N crom. 10a		<u>Wx</u> > <u>wx</u>
crom. 9 <u>wx ga-8</u> n crom. 10		

N y n, indican presencia y ausencia respectivamente de un nudo terminal en el brazo corto del cromosoma 9.

Crom. 10 y Crom. 10a, indican cromosoma 10 normal y cromosoma 10 anormal respectivamente.

alelos Ga-8 y ga-8 ligados al locus de los alelos Wx y wx y localizados en el brazo corto del cromosoma 9. Además, es claro que ga-8 estaba ligado con Wx en el cromosoma 9 proveniente del teocintle y que el maíz ceroso estaba segregando los alelos Ga-8 y ga-8 ambos ligados a wx. Esta interpretación estaría apoyada por los resultados de Aguirre (1977) que muestran que el polen de teocintle es ineficiente en la fecundación de óvulos del maíz ceroso cuando se encuentra en competencia con el polen de este último. En esta situación, el híbrido F_1 (maíz ceroso x teocintle) tendría el genotipo (crom. 9 maíz wx Ga-8/crom. 9 teoc. Wx ga-8) ó (crom. 9 maíz wx ga-8/crom. 9 teoc. Wx ga-8); y la población del maíz ceroso estaría segregando los alelos Ga-8 y ga-8, por lo tanto, habría plantas Ga-8 Ga-8, Ga-8 ga-8, y ga-8 ga-8 (Cuadro 5, punto 1).

En estas circunstancias cuando las plantas F_1 (maíz ceroso x teocintle) sirvieron de polinizadores de plantas de maíz ceroso Ga-8 Ga-8 ó Ga-8 ga-8 ocurriría una fecundación preferencial de los óvulos wx por los tubos polínicos con genotipo wx Ga-8; y cuando polinizaron plantas de maíz ceroso ga-8 ga-8, ninguno de los dos tipos de granos de polen mostrarían ventaja uno sobre el otro y por lo tanto en la mazorca se formarían granos cerosos y no cerosos en la proporción esperada de 1:1. Esto explicaría satisfactoriamente los resultados que se presentan en el Cuadro 2.

Hasta la fecha no hay conocimiento de que los factores gametofíticos (Ga) ocasionen una segregación anormal en el lado femenino. Por lo tanto, los resultados presentados en el Cuadro 3 no podrían explicarse en base a estos factores gametofíticos. Sin embargo, se podrían explicar en base a la suposición de que el cromosoma 10 anormal estuvo presente en las plantas F_1 (maíz ceroso x teocintle) aún cuando no es posible decir si este tipo de cromosoma provino del teocintle o del maíz ya que no se realizaron observaciones citológicas. Además, puede suponerse que el cromosoma 9 proveniente del teocintle tenía un nudo terminal en su brazo corto y que el maíz ceroso no poseyera este nudo en sus cromosomas 9, es decir, que las plantas F_1 (maíz ceroso x teocintle) deberían haber sido heterocigóticas para este nudo específico y por tanto el genotipo habría sido

N Wx/ n wx, en que N indica la presencia y n la ausencia de nudo en este cromosoma (Cuadro 5, punto 2).

Así, la presencia del cromosoma 10 anormal induciría, a través de su influencia sobre el nudo, la segregación preferencial del cromosoma N Wx sobre el n wx en las megasporas funcionales de las plantas F_1 (maíz ceroso x teocintle).

Ahora, como es posible que los dos sistemas antes mencionados hubiesen estado presentes en la misma planta F_1 (maíz ceroso x teocintle), podrían explicarse fácilmente los resultados presentados en el Cuadro 4. El sistema de factores gametofíticos planteado hace que exista una tendencia en algunas progenies de mostrar segregación anormal con un exceso de granos cerosos, y el efecto de la presencia del cromosoma 10 anormal más el nudo en el cromosoma 9 ligado al alelo Wx haría que hubiese una tendencia en las progenies de presentar un exceso de granos no cerosos, contrarrestando así el efecto de los factores gametofíticos. Esta anulación mutua de efectos haría posible que las progenies mostraran una segregación que se ajusta a las proporciones teóricas (Cuadro 5, punto 3).

Hasta aquí los resultados presentados se han explicado satisfactoriamente en su mayoría. Sin embargo, cuando se analizan los resultados de la autofecundación de la planta 112 K-4 (Cuadro 4), ninguna de las hipótesis planteadas es capaz de explicarlos.

Como se puede observar en el Cuadro 4, la progenie de la autofecundación de la planta 112 K-4 muestra un exceso de granos no cerosos sobre los cerosos y por tanto no se ajusta a la proporción 3:1 esperada teóricamente. Esto podría explicarse en base a la presencia del cromosoma 10 anormal en esta planta como se hizo para los resultados presentados en el Cuadro 3. Sin embargo, esto entraría en contradicción con la interpretación que se dió a los resultados de la cruce en que la planta 112 K-4 funcionó como polinizador de plantas de maíz ceroso (Cuadro 2), ya que en este caso hubo un exceso de granos cerosos.

La discusión anterior nos conduce a aceptar que aún falta información para poder explicar cuáles son los factores que están ocasionando las segregaciones anormales en los materiales que se han

usado en este trabajo. Por tanto hay necesidad de llevar a cabo en el futuro estudios en más detalle.

CONCLUSIONES

1. Cuando las plantas F_1 (maíz ceroso x teocintle) fueron los polinizadores del maíz ceroso se obtuvieron dos tipos de progenies: a) aquellas con granos cerosos y no-cerosos en la proporción de 1:1; y b) aquellas en que la proporción de granos cerosos excede a la de los no cerosos.

2. Cuando las plantas F_1 (maíz ceroso x teocintle) sirvieron como progenitores femeninos en la crusa con el maíz ceroso, también se obtuvieron los dos tipos de progenies, con la diferencia de que en este caso hubo un exceso de granos no cerosos sobre los cerosos en aquellas progenies con segregación anormal.

3. Cuando las plantas F_1 (maíz ceroso x teocintle) se autofecundaron, se obtuvieron progenies que, con excepción de un caso, produjeron granos no cerosos y cerosos que se ajustaron a la proporción 3:1 esperada. El caso excepcional mostró un exceso de granos no cerosos.

4. Se encuentran dificultades para explicar satisfactoriamente los resultados en base a factores gametofíticos y al efecto combinado del cromosoma 10 anormal y de nudos cromosómicos. Es necesario obtener más información, a través de estudios más detallados, para entender completamente los mecanismos involucrados en estas segregaciones anormales.

BIBLIOGRAFIA

1. Aguirre G., C. D. 1977. Competencia entre el polen de maíz y de teocintle durante la fecundación. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.
2. Beadle, G. W. 1972. The mystery of maize. Field Mus. Nat. Hist. Bull. 43:9-11.
3. Bianchi, A. and M. R. Parlavecchio. 1967. Linkage relationship between Ga-factors and genetic markers of maize chromosome 9. Der Züchter 37:359-364.
4. Burnham, C. R. 1936. Differential fertilization in the Bt Pr linkage group of maize. J. Amer. Soc. Agron. 28:968-975.
5. Clark, E. 1954. Gametophyte factors in pop corns. Maize Genet. Coop. News Letter 28:60-61.

6. Emmerling, M. H. 1959. Preferential segregation of structurally modified chromosomes in maize. *Genetics* 44:625-645.
7. Galinat, W. W. 1971. The origin of maize. *Ann. Rev. Genet.* 5: 447-478.
8. _____. 1977. The origin of corn. In: G. F. Sprague (ed.) *Corn and Corn Improvement*, 2d. ed. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin.
9. Kato Y., T. A. 1976. Cytological studies of maize (*Zea mays* L.) and teosinte (*Zea mexicana* Schrader Kuntze) in relation to their origin and evolution. *Mass. Agric. Expt. Sta. Bull.* 635.
10. Kikudume, G. Y. 1959. Studies on the phenomenon of preferential segregation in maize. *Genetics* 44:815-831
11. Longley, A. E. 1937. Morphological characters of teosintle chromosomes. *J. Agric. Res.* 54:835-862.
12. _____. 1938. Chromosomes of maize from North American Indian. *J. Agric. Res.* 56:177-196
13. _____. 1945. Abnormal segregation during megasporogenesis in maize. *Genetics* 30:100-113.
14. _____. 1961. A gametophyte factor on chromosome 5 of corn. *Genetics* 46:641-647.
15. _____ and T. A. Kato Y. 1965. Chromosome morphology of certain races of maize in Latin America. *Int. Center Imp. Maize Wheat (CIMMYT), Chapingo, México. Res. Bull.* 1.
16. Mangelsdorf, P. C. and D. F. Jones. 1926. The expression of Mendelian factors in the gametophyte of maize. *Genetics* 11: 423-455.
17. McClintock, B. 1959. Genetic and cytological studies of maize. *Carnegie Inst. Wash. Yearbook* 58:452-456.
18. _____. 1960. Chromosome constitution of Mexican and Guatemalan races of maize. *Carnegie Inst. Wash. Yearbook* 59:461-472.
19. Rhoades, M. M. Preferential segregation in maize. *Genetics* 27: 395-407.
20. _____. Gametophyte factor (*Ga*) in chromosome 3. *Maize Genet. Coop. News Letter* 17:7.
21. _____. 1952. Preferential segregation in maize. In J. W. Gowen (ed.) *Heterosis*, Iowa State College Press, Ames, Iowa. pp. 66-80.
22. _____ and H. Vilkomerson. 1942. On the anaphase movement of chromosomes. *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.A.* 28:433-436.