

RELACION ESPECIFICA DE LAS PROTEINAS DE RESERVA EN EL MAIZ (*Zea mays*) Y SUS PARIENTES SILVESTRES *

J. L. Magoja (1) (2) y A. A. Nivio (1)

Recibido: 8/6/82
Aceptado: 10/9/82

RESUMEN

En los maíces normales, el patrón proteico del endosperma es relativamente constante, es decir, entre ellos hay una razonable similitud. Como resultado de ello, este carácter puede ser considerado específico y útil para distinguir al maíz de sus parientes silvestres. Mediante la técnica de Landry-Moureaux se fraccionaron las proteínas de reserva del endosperma en maíz (*Zea Mays*), teosinte diploperenne (*Zea diploperennis*) teosinte perenne (*Euchlaena perennis* = *Zea perennis*) y en tripsacum (*Tripsacum dactyloides*). El patrón proteico del maíz se diferencia de los del teosinte perenne y del tripsacum, porque en éstos existe un bajo nivel de albúminas y globulinas (aproximadamente de un tercio de la del maíz), un alto nivel de glutelina-1 (alrededor del doble que del maíz) y un menor nivel de glutelina-3. Los patrones del teosinte perenne y del tripsacum que son similares entre sí y bien diferenciados del que tiene el maíz, son designados como patrón "T", el de maíz se denomina patrón "Z".

El patrón proteico de *Z. diploperennis* designado como "TZ", es intermedio entre "T" y "Z". El mismo posee baja proporción de albúminas y globulinas, pero en un nivel intermedio entre el de maíz y teosinte perenne, un nivel de glutelina-3 similar a teosinte perenne o tripsacum, y bajo nivel de glutelina-1 como el maíz.

De los resultados obtenidos, puede establecerse que patrones proteicos intermedios (TZ) como el de *Z. diploperennis*, pueden haber derivado del de *Z. perennis* por la introgresión de germoplasma de maíz. De acuerdo con los resultados de otros autores, también los patrones proteicos de los teosintes anuales (*Z. mexicana*) son intermedios.

Si el patrón proteico es una característica que puede ser considerada específica, como se señaló para el maíz, es probable que *Z. mexicana* y *Z. diploperennis* sean especies con introgresión de *Z. mays* y quizá solamente *Z. perennis* sea la única especie estrechamente relacionada con el maíz no contaminada con germoplasma del mismo, es decir diferenciada tempranamente en el proceso evolutivo de las Maideas. Asimismo puede deducirse que, la introgresión de germoplasma de *Z. perennis* o *Tripsacum* en maíz, puede originar patrones proteicos tripsacoides, caracterizados por poseer baja relación de proteínas salino solubles y alta relación de glutelina-1.

SPECIFIC RELATIONSHIPS OF STORAGE PROTEINS IN MAIZE (*Zea mays*) AND ITS WILD RELATIVES

SUMMARY

In the normal maize, the protein pattern of the endosperm is in general relatively constant, there being a reasonable similarity. As result of what has been said, the protein pattern of the endosperm may be considered as a specific characteristic that may be used to distinguish maize from its wild relatives.

* Trabajo presentado al XII Congreso Argentino de Genética, Salta, Argentina, 1981. Realizado en el Instituto Fitotécnico de Santa Catalina.

(1) Dirección de Investigaciones, Universidad Nacional de Lomas de Zamora.
(2) Instituto Fitotécnico de Santa Catalina, Universidad Nacional de La Plata.

The protein patterns of the endosperm of maize (*Zea mays*), diploperennial teosinte (*Zea diploperennis*), perennial teosinte (*Euchlaena perenni* = *Zea perennis*) and tripsacum (*Tripsacum dactyloides*) were obtained according to Landry-Moureaux's technique.

The protein patterns of perennial teosinte and tripsacum distinctly differ from the one of maize, because they show a low proportion of albumins and globulins (approximately one third), a high level of glutelin-1 (approximately the double) and a low proportion of glutelin-3. The patterns of perennial teosinte and tripsacum which happen to be similar, and distinctly different from the one of maize, are designated as protein pattern "T", and that of maize, as protein pattern "Z". The protein pattern of *Z. diploperennis* has characteristics which are intermediate to those of "T" and "Z". Diploperennial teosinte has a low proportion of albumins and globulins, but it is between those of maize and perennial teosinte, a proportion of glutelin-3 similar to perennial teosinte or tripsacum and a proportion of glutelin-1 similar to maize.

From the results obtained, it can be determined that an intermediate protein pattern (TZ) as the one *Z. diploperennis* has, might derive from the one of *Z. perennis* by the germplasm introgression of maize. Consequently, it is presented the hypothesis that the intermediate protein patterns which are characteristic of *Z. diploperennis*, according to the results of other authors as well, and of annual teosinte (*Z. mexicana*) can be originated by maize introgression in *Z. perennis*. If the protein pattern is a character which can be considered specific, it is probable that *Z. mexicana* and *Z. diploperennis* are species with *Z. mays* introgression, and perhaps only *Z. perennis* is the sole species closely related to maize which is not contaminated with its germplasm, that is to say which was early distinguished in the evolutive process of the Maydeae.

It can also be inferred that, the introgression of germplasm of *Z. perennis* or *Tripsacum* in maize may originate tripsacoid protein patterns, which are characterized for having low ratio of albumins and globulins and high ratio of glutelin-1.

INTRODUCCION

El maíz es en la actualidad el cultivo de mayor producción mundial, y la fuente de alimentación humana y animal más importante del mundo occidental. Las proteínas de reserva del grano, es decir, aquellas que se almacenan en el endosperma, han merecido, especialmente en los últimos años, una gran atención en su estudio desde diferentes puntos de vista. En el primer lugar por la especial importancia que reviste tanto la cantidad y calidad proteica del grano (como fuente de alimento humano y animal). En segundo lugar por el interés genético de comprender íntimamente los mecanismos de regulación genética que controlan la síntesis de esas proteínas, por ser el maíz un modelo especial como consecuencia del alto grado de conocimiento en la genética de esta especie. Últimamente, el análisis de las proteínas de reserva comienza también a utilizarse para establecer relaciones filogenéticas entre el maíz y las especies silvestres con las cuales se encuentra estrechamente relacionado.

Paulis y Wall (1977) analizando las pro-

teínas de reserva de algunas razas de maíz y comparándolas con las de especies relacionadas con el mismo, como los teosintes anuales (*Zea mexicana*) y *Tripsacum dactyloides*, encuentran que, por sus patrones moleculares, el maíz está mucho más relacionado con los teosintes que con el tripsacum, con quien posee marcadas diferencias. Los resultados que presentan estos autores les permiten deducir que el teosinte anual está estrechamente relacionado con el maíz y puede ser su ancestro directo.

Nivio y Magoja (1981) estudiaron la herencia de las proteínas de reserva en híbridos interespecíficos entre maíz y teosinte perennes y determinaron que el patrón proteico del maíz se diferencia netamente del de teosinte perenne, que la proporción en que se encuentran las diferentes proteínas de reserva del endosperma guarda una relación específica.

Magoja y Nivio (1981) analizaron los patrones moleculares de las proteínas del endosperma en teosinte perenne y maíz en sus híbridos recíprocos, y en *Tripsacum dactyloides*. Los mismos manifestaron que el citoplasma de teosinte perenne controla la ex-

presión de ciertos componentes moleculares en los híbridos como así también que existen mayores diferencias en la composición polipeptídica entre maíz y tripsacum que entre maíz y teosinte perenne.

Magoja y Nivio (1981) manifiestan asimismo que cuando los patrones moleculares de las proteínas de reserva son comparados entre especies, se observan diferencias que no pueden indicarse como mayores a las existentes entre distintos tipos de maíz y, consecuentemente, no pueden ser utilizadas para caracterizar y comparar las especies desde el punto de vista filogenético. Sin embargo, se encuentra que la relación entre los diferentes tipos de proteínas del endosperma (patrones proteicos) son constantes y característicos de la especie, por lo cual primariamente puede deducirse que la mayor diferenciación entre especies de las Maideas, teniendo en cuenta las proteínas de reserva, es mayormente debida a la acción de unidades reguladoras que controlan la síntesis de los diferentes tipos de proteínas, que a unidades estructurales que codifican los componentes moleculares. En otras palabras, es probable que genes reguladores, más que genes estructurales se hayan diferenciado entre especies en el control de la síntesis proteica, dado que las evidencias presentadas en ese trabajo y las de otros autores, sugieren una razonable similitud entre taxones al nivel molecular (componentes polipeptídicos) y una mayor diferenciación en la relación en que se encuentran las proteínas de reserva como consecuencia de un diferente control en la regulación de síntesis.

Es propósito del presente estudio el de establecer si existe una relación específica de las proteínas de reserva en las principales especies de las Maideas, con el fin de deducir la relación filogenética existente entre las mismas como, asimismo, interpretar los mecanismos probables que llevan a diferenciar los patrones proteicos del endosperma en las diferentes especies. Para ello se comparará el maíz con las especies *Zea perennis* (teosinte perenne), *Zea diploperennis* (teosinte diploperenne) y *Tripsacum dactyloides* (tripsacum).

MATERIALES Y METODOS

Las especies teosinte perenne (*Euchlaena perennis* Hitch = *Zea perennis* Reeves and Mangelsdorf) y tripsacum (*Tripsacum dactyloides*), ambas perennes, se mantienen como clones en el Instituto Fitotécnico de Santa Catalina. Teosinte perenne tiene $2n=40$ cromosomas, es decir, el doble que maíz (*Zea mays*), mientras que la raza de *Tripsacum dactyloides* analizada tiene $2n=72$ cromosomas. Los granos de teosinte diploperenne (*Zea diploperennis*) fueron suministrados por Julián Cámara Hernández, quien mantiene esta especie en el Jardín Botánico de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires. Esta especie igual que maíz tiene $2n=20$ cromosomas y es perenne. Las líneas de maíz analizadas pertenecen al tipo colorado flint y tienen un alto grado de endocria.

Tanto los teosintes como tripsacum tienen sus granos encerrados en cápsulas fructíferas, por lo cual fueron las muestran previamente desprovistas de las mismas para luego ser tratadas como las de las líneas de maíz.

Cada muestra analizada se compuso de un conjunto de 50 granos tomados al azar. Los granos fueron remojados brevemente en agua destilada, se les separó por disección manual el pericarpio y germen, para obtener las muestras de endosperma a analizar.

Los endospermas de cada muestra fueron molidos hasta 100 mesh, desengrasados con n-hexano, por agitación a 4°C durante una hora. Sobre la harina de endosperma delipidada se determinó proteína (N x 6,25) por el método de micro-kjeldahl (A.O.A.C., 1965). Las proteínas del endosperma fueron fraccionadas por su solubilidad según la técnica de Landry y Moureaux (1970), con el sistema de extracción dado por Magoja *et al.* (1978). Las fracciones obtenidas son cinco: 1) Salino soluble (albúminas y globulinas), 2) Zeína, 3) Glutelina-1, 4) Glutelina-2 y 5) Glutelina-3. Todos los resultados se expresan sobre endosperma desengrasado. Los índices de similitud (S) obtenidos al compa-

rar los patrones proteicos entre cada par de especies se calcularon de la siguiente manera: para el par de patrones se efectuó para cada fracción el cociente entre el menor valor y el mayor valor. Los cinco cocientes correspondientes a los cinco pares de fracciones proteicas comparadas se promediaron obteniendo así un número o índice S que refleja el grado de similitud entre especies con relación a sus patrones proteicos. Cuanto más se acerca el valor a la unidad es mayor la similitud (y cuando ocurre lo contrario mayor es la diferencia).

CUADRO 1: Patrones proteicos del endosperma en *Zea mays* (Zm), *Zea diploperennis* (Zd), *Zea perennis* (Zp) y *Tripsacum dactyloides* (Td).

Fracción (1)	Nitrógeno soluble (% del total)			
	Zm (2)	Zd	Zp	Td
SS	5,7	3,1	1,8	1,8
Z	51,9	67,1	57,1	55,2
G1	12,3	9,2	20,7	26,9
G2	9,6	7,5	3,3	5,1
G3	13,0	10,0	9,2	9,7
proteína %	12,0	27,0	21,0	27,4

(1): SS: Proteínas salino solubles (albúminas y globulinas); Z: zeína; G1: glutelina-1; G2: glutelina-2; G3: glutelina-3.

(2): Valor promedio de 10 líneas normales.

RESULTADOS

Los resultados de fraccionar las proteínas del endosperma según la técnica de Landry y Moureaux (1970), (en el maíz y sus parientes silvestres) son dados en el Cuadro 1. En el mismo puede observarse que los patrones proteicos obtenidos son diferentes de acuerdo con la especie considerada como consecuencia de la distinta proporción en que participan las distintas proteínas del endosperma. Las mayores diferencias que caracterizan al maíz y lo diferencian de los teosintes, sus parientes silvestres más estrecha-

mente relacionados, son consecuencia fundamentalmente de los niveles relativos de las proteínas salino solubles, glutelina-1 y glutelina-3. Esta diferenciación ha sido representada gráficamente en la Figura 1.

En el Cuadro 2 se dan los índices de similitud existentes entre los patrones proteicos de las especies, que permiten expresar en un sólo valor numérico el grado de parecido entre ellos.

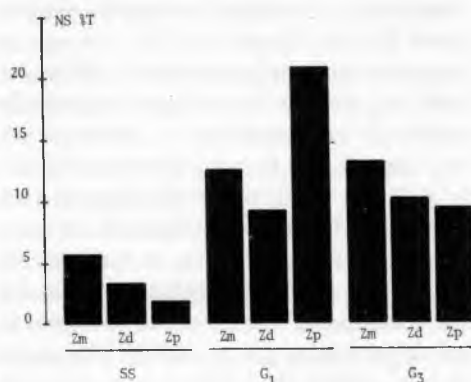


Figura 1: Niveles de proteínas salino solubles (SS), glutelina-1 (G1) y glutelina-3 (G3) en maíz (Zm), *Zea diploperennis* (Zd) y *Zea perennis* (Zp). Fracciones expresadas en nitrógeno soluble por ciento del total (NS % T).

CUADRO 2: Índice de similitud relativos a los patrones proteicos entre *Zea mays* (Zm), *Zea diploperennis* (Zd), *Zea perennis* (Zp) y *Tripsacum dactyloides* (Td).

	Zm	Zd	Zp	Td
Zm	-	0,72	0,57	0,59
Zd	-	-	0,65	0,68
Zp	-	-	-	0,87
Td	-	-	-	-

En el Cuadro 3 se compara el patrón proteico de *Zea diploperennis* con el de la F₁ del híbrido entre teosinte perenne y maíz (Nivio y Magoja, 1981) con el propósito de demostrar la alta similitud existente entre

CUADRO 3: Patrones proteicos del endosperma en *Zea diploperennis* (Zd) y la F1 *Zea perennis* x *Zea mays* (Zp x Zm).

Fracción (1)	Nitrógeno soluble (% del total)	
	Zd	Zp x Zm (2)
SS	3,1	3,8
Z	67,1	63,9
G1	9,2	10,9
G2	7,5	5,1
G3	10,0	7,1
proteína %	27,0	21,2

(1): SS: Proteínas salino solubles (albúminas y globulinas); Z: zeína; G1: glutelina-1; G2: glutelina-2; G3: glutelina-3.

(2): Según Nivio y Magoja (1981).

ambos, que indicaría el efecto inmediato de la introgresión de germoplasma de maíz en teosinte perenne.

En la Figura 2 se representa gráficamente la probable interrelación entre las especies de las Maideas basada en la diferenciación de

sus proteínas de reserva, como así también los posibles mecanismos (introgresión) que pueden explicar esa diferenciación.

DISCUSION

Los patrones proteicos del endosperma de maíz, que se obtienen según la técnica de Landry y Moureaux (1970), han resultado sumamente útiles, como por ejemplo, para establecer la acción reguladora de genes mutantes que condicionan modificaciones en la estructura del endosperma del maíz (Misra *et al.*, 1972), como así también de genes que modifican el patrón proteico normal sin afectar la estructura del endosperma (Magoja *et al.*, 1981). Un sólo gene puede modificar el patrón proteico normal del endosperma y, consecuentemente, el grano posee mayores niveles de lisina y triptofano. Es decir, que las modificaciones en el patrón proteico del maíz tiene base genética, y la relación en que se encuentran los distintos tipos de proteínas es consecuencia del control que ejercen cier-

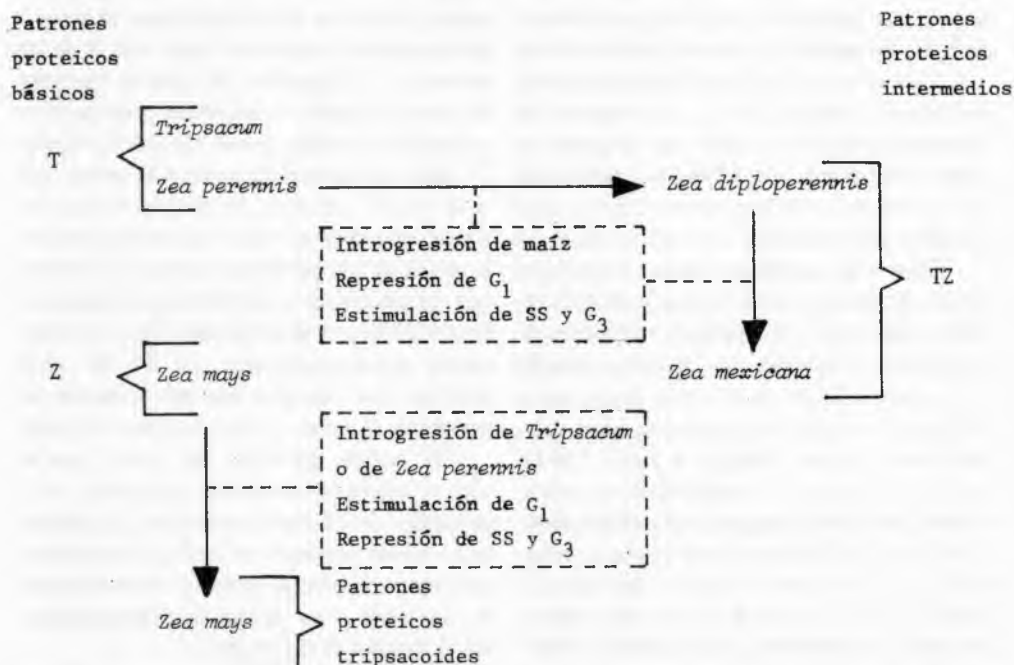


Figura 2: Diferenciación de los patrones proteicos entre especies de las Maideas.

tos genes sobre la síntesis de las mismas. Sin considerar a esos mutantes que pueden modificar el patrón proteico normal, puede manifestarse que, en los maíces normales, el patrón proteico del endosperma, es en general relativamente constante y existe una razonable similitud entre distintos tipos que poseen endosperma normal. Tienen endosperma normal aquellos maíces cuyo tejido de reserva es córneo, vítreo o duro como ocurre, entre otros ejemplos, en los maíces flint típicos de la producción argentina. Es por ello que el fenotipo que se considera "salvaje" o normal en maíz para sus granos es el córneo y que es precisamente el carácter que poseen las especies silvestres relacionadas con el maíz como son los teosintes y *tripsacum*.

Generalmente los maíces de endosperma normal o de tipo salvaje poseen paralelamente un patrón proteico normal caracterizado por una determinada relación entre sus proteínas de reserva (Cuadro 1).

Como consecuencia de lo expresado, el patrón proteico del endosperma de maíces normales, puede ser tomado como una característica específica (es decir de la especie *Zea mays*), que puede ser utilizada para diferenciarlos y compararlo con sus parientes silvestres. Esta idea ha sido discutida anteriormente (Nivio y Magoja, 1981), al comparar los patrones proteicos de maíz con teosinte perenne y *tripsacum*. Estas últimas especies tienen patrones proteicos característicos que permiten diferenciarlas del maíz (Cuadro 1).

Dado que cuando se analiza a nivel molecular el polimorfismo de las proteínas de reserva del maíz y sus parientes silvestres resulta difícil establecer una relación específica, se ha estimado como más conveniente comparar los patrones proteicos para establecer esa relación (Magoja y Nivio, 1981). En efecto, es tanta la variabilidad que existe a nivel molecular (separaciones electroforéticas) para las distintas razas, líneas y variedades, aún de maíces normales, que hace sumamente difícil adoptar un patrón molecular como característico de la especie (*Z. mays*) en orden de realizar comparaciones con otras especies.

En un trabajo anterior (Magoja y Nivio, 1981) y en coincidencia con otros autores como Paulis y Wall (1977), pudo establecerse que los patrones electroforéticos de las proteínas de reserva del maíz y sus parientes silvestres (teosintes y *tripsacum*), muestran una razonable similitud entre taxones y no puede demostrarse que las diferencias encontradas entre especies, sean mayores a las existentes entre distintos tipos de maíz es decir dentro de la misma especie.

Es por ello, que como se estableció anteriormente (Magoja y Nivio, 1981), la mayor diferenciación en las proteínas de reserva entre las especies de las Maideas, obedece más a la acción de genes reguladores, que controlan la proporción en que aquellas se sintetizan, que a unidades estructurales que codifican los diferentes constituyentes moleculares.

El patrón proteico del maíz y sus parientes silvestres

El propósito fundamental del presente trabajo es el de pretender establecer una relación específica de las proteínas de reserva al comparar el patrón de maíz con el de los teosintes y *tripsacum*. El patrón proteico del maíz (Cuadro 1) adoptado para la comparación y señalado como tipo de la especie *Z. mays* se caracteriza porque la zeína, que es la mayor proteína de reserva, se encuentra en una proporción de aproximadamente la mitad de sus proteínas totales. El porcentaje de albúminas y globulinas (proteínas salino solubles) es relativamente bajo representando, aproximadamente, un 6% del total, mientras que las glutelinas en conjunto representan el resto de las proteínas del grano.

El patrón proteico del maíz que se adoptó como prototipo de la especie, es el promedio de 10 líneas normales. En general entre líneas normales, es decir con endosperma córneo, el patrón proteico es relativamente constante y no difiere significativamente del adoptado en el Cuadro 1.

Comparando el patrón proteico del maíz con los de teosinte perenne (*Zp*) y *tripsacum*

(Td), puede establecerse que éstos últimos tienen como características que los diferencian del maíz, baja proporción de proteínas salino solubles (SS) (aproximadamente la tercera parte), alto nivel de glutelina-1 (G_1) (aproximadamente el doble) y menor proporción de glutelina-3 (G_3) (Cuadro 1). El bajo nivel de SS y alto de G_1 en tripsacum, resultan concordantes con los resultados hallados por Paulis y Wall (1977) en la misma especie.

Por otra parte los patrones de Zp y Td son muy similares entre sí y claramente diferenciados del de maíz. De acuerdo a ello puede manifestarse que en teosinte perenne y en tripsacum, la síntesis de las proteínas SS y G_3 se encuentra reprimida, y estimulada la de G_1 comparando con maíz. El patrón proteico de teosinte diploperenne (Zd) se caracteriza por poseer un nivel de SS intermedio entre el de maíz y teosinte perenne o tripsacum (Cuadro 1). Tiene un alto nivel de zeína y una proporción de glutelina-1 similar a la del maíz, mientras que el nivel de G_3 es aproximadamente igual al del teosinte perenne o tripsacum. De estos resultados surge consecuentemente, que *Z. diploperennis* posee un patrón proteico intermedio entre el de maíz y los de teosinte perenne y tripsacum.

Las principales características que diferencian a las especies del género *Zea* entre sí, son las relaciones entre proteínas SS, G_1 y G_3 . Estas diferencias han sido representadas gráficamente en la Figura 1. En esta figura puede verse que en base a sólo tres de las proteínas del endosperma, el patrón proteico de *Z. diploperennis* posee características intermedias entre el de maíz y teosinte perenne.

En el Cuadro 2 se dan los índices de similitud entre los patrones proteicos de cada par de las especies estudiadas. De los resultados presentados, se desprende que el maíz se parece mucho más a teosinte diploperenne ($S = 0,72$) que a teosinte perenne ($S = 0,57$) o tripsacum ($S = 0,59$). También que teosinte diploperenne se parece menos a Zp ($S = 0,65$) o Td ($S = 0,68$) que a maíz ($S = 0,72$), mientras que los patrones de Td y Zp ($S = 0,87$) guardan una elevada similitud entre sí.

Estos resultados también permiten concluir que el patrón proteico de Zd es intermedio entre el de maíz y el del teosinte perenne, más similar al primero ($S = 0,72$), que al segundo ($S = 0,65$).

Posible origen de los patrones proteicos intermedios

El patrón proteico de *Z. diploperennis* tiene, como se manifestó anteriormente, características intermedias entre el de maíz y el de *Z. perennis*. También de acuerdo con los resultados obtenidos por Paulis y Wall (1977), en las razas de los teosintes anuales (*Z. mexicana*) los patrones proteicos serían intermedios por presentar baja proporción de SS (igual que teosinte perenne) y baja proporción de G_1 (igual que maíz).

Para poder deducir acerca del posible origen de estos patrones intermedios, se hace necesario conocer la forma en que se heredan las proteínas de reserva en los híbridos interespecíficos. En un trabajo anterior (Nivio y Magoja, 1981), mediante el análisis de las F_1 y F_2 derivadas de un cruzamiento entre teosinte perenne y maíz, pudo establecerse que si bien en las F_1 , el carácter baja glutelina-1 (característica de maíz) se comporta como dominante, en las F_2 domina alta glutelina-1 (característica de teosinte perenne). Trabajos posteriores no publicados, confirman la herencia del nivel de glutelina-1, ya que en poblaciones F_3 de estos híbridos también el carácter glutelina-1 en elevada proporción domina en esas progenies. La explicación de este fenómeno fue dada por Nivio y Magoja (1981), al manifestar que posiblemente ciertos cromosomas de maíz que llevan información (genes reguladores) para bajo nivel de G_1 se pierden en la formación preferencial de gametas en F_2 , por lo cual el carácter alta G_1 se restablece en las progenies a pesar de ser recesivo en las F_1 . También en ese trabajo pudo establecerse que bajo nivel de SS (carácter de teosinte perenne) y bajo de G_3 (también carácter de teosinte perenne) se comportan como parcialmente dominantes en los híbridos con maíz. De te-

do esto puede deducirse, que un patrón proteico intermedio como el de *Z. diploperennis* o según otros autores como el de *Z. mexicana*, podría derivarse de la introgresión de germoplasma de maíz en teosinte perenne. Si como pudo establecerse anteriormente, alto nivel de G_1 domina en las progenies de teosinte perenne x maíz, bajo nivel de G_1 , es decir represión en la síntesis de G_1 sólo se conseguiría por sucesivas retrocruzas de los híbridos con maíz.

Los resultados dados en el Cuadro 3, resultan sumamente ilustrativos, ya que, comparando el patrón proteico de *Zea diploperennis* con la F_1 entre teosinte perenne y maíz, se deriva la alta similitud entre los mismos, ($S = 0,80$), como consecuencia que ambos patrones poseen alto nivel de zeína, bajo nivel de G_1 y bajo de G_3 e intermedio de SS. Estos resultados constituyen una prueba del efecto inmediato que ejerce el germoplasma de maíz sobre las proteínas de reserva. Es decir, que la hipótesis de que los patrones proteicos intermedios pueden originarse por introgresión en *Z. perennis* de germoplasma de maíz resulta consistente con los resultados experimentales. La posibilidad inversa, es decir, que los patrones intermedios podrían derivarse de la introgresión de germoplasma de teosinte perenne en maíz no es factible, debido a que el carácter alta G_1 es dominante y precisamente los patrones intermedios se caracterizan por poseer baja G_1 al igual que maíz.

Possible relación filogenética entre las especies de las Maideas

En la Figura 2 se ha intentado representar gráficamente la probable interrelación entre las especies americanas de las Maideas, como así también explicar la diferenciación entre ellas. Todo esto se ha basado solamente en considerar el patrón proteico del endosperma como un carácter específico.

Tanto el patrón proteico de teosinte perenne como el de *tripsacum* (que son similares) se diferencian en alto grado del de maíz, por lo cual puede designarse al de los prime-

ros como patrón "T" y al de maíz como patrón "Z".

El patrón de *Z. diploperennis*, con características intermedias entre "T" y "Z" es del tipo "TZ". Según los resultados de Paulis y Wall (1977), el patrón de *Z. mexicana* también sería del tipo "TZ". Dado que no se han realizado estudios propios sobre el patrón proteico de *Z. mexicana*, y no se conocen exactamente las diferencias que puede haber en sus proteínas de reserva con respecto a *Z. diploperennis*, se basa esta posición en los resultados de Paulis y Wall (1977) y en el hecho de que las especies anuales de teosinte (*Z. mexicana*) podrían derivarse de *Z. diploperennis* por la introgresión de germoplasma de maíz como señala Wilkes (según Cámara-Hernández y Mangelsdorf, 1981).

De los resultados presentados anteriormente, al discutir el probable origen de los patrones proteicos intermedios (*Z. diploperennis* y *Z. mexicana*), puede establecerse que el mecanismo de diferenciación a partir del patrón proteico de *Z. perennis* es el de la introgresión de germoplasma de maíz que condiciona represión en la síntesis de G_1 y mayores niveles de SS y G_3 con dominancia incompleta (Figura 2).

De los resultados obtenidos puede derivarse que, si el patrón proteico es un carácter específico, probablemente *Z. mexicana* y *Z. diploperennis* son especies con introgresión de germoplasma de maíz. De lo enunciado puede deducirse que solamente *Z. perennis* podría ser la única especie estrechamente relacionada con maíz no contaminada con germoplasma del mismo y diferenciada muy tempranamente en el proceso evolutivo de las Maideas.

Asimismo, también puede manifestarse que la introgresión de germoplasma de *Z. perennis* y *Tripsacum*, y quizá de las especies con patrones intermedios, en maíz, debe conducir a la conformación de patrones proteicos tripsacoides caracterizados por presentar bajos o intermedios niveles de SS y G_3 y altos de G_1 . Esto produciría además de otras características morfológicas que resultan de la introgresión, maíces con patrones

proteicos con características del tipo tripsacóide (especialmente alto valor de G_1).

Si las proteínas de reserva se hubieran diferenciado en las especies de las Maideas en la forma señalada, también cabría la posibilidad que por el intercambio genético entre las especies, los teosintes y el tripsacum pudieran presentar también un patrón proteico como el de los maíces normales. Sin embargo, resulta sumamente probable que la relación en que se encuentren las proteínas de reserva en las especies silvestres relacionadas con el maíz, presuponga una ventaja adaptativa en individuos que se perpetúan a sí mismos, sin la ayuda del hombre.

Por ello, todo patrón similar al de maíz que apareciera en las especies salvajes por introgresión de la especie cultivada, haría que los individuos que lo poseen se encuentren en desventaja respecto a los de patrón salvaje "T" o "TZ", y sean eliminados por selección natural.

Es por ello, que las especies salvajes deben tener un patrón "T" o "TZ", porque quizá les resulte vital para su perpetuación, lo que explicaría las diferencias con el patrón "Z" de los maíces modernos.

El hecho de que el maíz actual posea un patrón proteico "Z" netamente diferenciado del de sus parientes silvestres, no descarta la posibilidad de que el maíz en sus orígenes también pueda haber tenido un patrón salvaje, pero que luego durante la domesticación se haya diferenciado hacia el que posee actualmente.

La hipótesis presentada en la Figura 2, acerca de la diferenciación de los patrones proteicos entre especies americanas de las Maideas, que bien puede coincidir con la diferenciación de las mismas especies, es consistente con la hipótesis acerca del origen de las especies anuales de teosinte (*Z. mexicana*) que propuso Wilkes y que demuestran Cámara-Hernández y Mangelsdorf (1981) y Mangelsdorf *et al.*, 1981. Con respecto a la hipótesis de Iltis *et al.*, 1979 quienes suponen

que *Z. perennis* deriva de *Z. diploperennis*, los resultados presentados en este trabajo demuestran lo contrario.

BIBLIOGRAFIA

- 1) Association of official agricultural chemists, 1965. Methods of analysis (10th ed.). The Association. Wash., D. C.
- 2) Cámara-Hernández, J. and P. C. Mangelsdorf, 1981. Perennial corn and annual teosinte phenotypes in crosses of *Zea diploperennis* and maize. The Bussey Institution. Harvard University. No 10: 3-38.
- 3) Iltis, H. H., J. F. Doebley, M. R. Guzman, and B. Pazy, 1979. *Zea diploperennis* (Gramineae): A new teosinte from Mexico. *Science*, 203: 186-188.
- 4) Landry J., T. Moureaux, 1970. Hétérogénéité des glutelines du grain de maïs: Extraction sélective et composition en acides aminés des trois fractions isolées *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 52 (10): 1.021-1.037.
- 5) Magoja J. L.; A. A. Nivio; M. A. Rapela, 1978. Regulación genética de la síntesis de las proteínas del endosperma de maíz por el sistema floury-a. Comunic. Direc. Inv. Univ. Nac. Lomas de Zamora, Año 1 No 3.
- 6) Magoja, J. L.; A. A. Nivio; M. A. Rapela, 1981. Maíces de alta calidad protéica con genotipo normal. *Mendeliana V* (2) en prensa.
- 7) Magoja, I. L. and A. A. Nivio, 1981. Influence of perennial teosinte germplasm on polypeptidic pattern of maize endosperm proteins. *Maize Genet. Coop. N. Letter* 55: 62-63.
- 8) Mangelsdorf, P. C.; L. M. Roberts; J. S. Rogers, 1981. The probable origin of annual teosintes. The Bussey Institution, Harvard University No 10: 39-69.
- 9) Misra, P. S.; E. T. Mertz; D. V. Glover; H. M. Barbosa; K. S. Mc Whirter, 1972. Endosperm protein synthesis in maize mutants with increased lysine content. *Science*, 176: 1.425-1.427.
- 10) Nivio A. A. and J. L. Magoja, 1981. Inheritance of endosperm storage proteins in reciprocal hybrids between maize and perennial teosinte. *Maize Genet. Coop. N. Letter.*, 55: 60-61.
- 11) Paulis, J. W. and J. S. Wall, 1977. Comparison of the protein composition of selected corns and its wild relatives, teosinte and *Tripsacum*. *J. Agric. Food Chem.*, 25 (2): 265-270.