BOLETIN DE LA SOCIEDAD BOTANICA DE MEXICO No. 25

ESTUDIOS CITOLOGICOS SOBRE ALGUNAS ESPECIES
DEL GENERO *TRIPSACUM*.

Por Czeslawa Prywer L.*

INTRODUCCION

El género *Tripsacum* empezó a despertar interés desde que Mangelsdorf y Reeves (9) llevaron a cabo una serie de estudios genéticos y citogenéticos destinados a descubrir cómo los genes y cromosomas difieren y cómo se asemejan en el maíz, el teocintle y el *Tripsacum*, con el fin de resolver el problema del origen del maíz. Nuevas pruebas obtenidas de estos estudios llevaron a los autores al desarrollo de la siguiente hipótesis tripartita:

1.—El maíz cultivado se ha originado de una forma silvestre de maíz tunicado, nativo en las tierras bajas de la América del Sur.

2.—El teocintle, que es un pariente próximo del maíz, es un producto reciente de un cruzamiento natural entre maíz y *Tripsacum*. Esto pudo ocurrir después de la introducción del maíz por el hombre en América Central.

3.—Los nuevos tipos de maíz originados directamente de estos cruzamientos y exhibiendo una mezcla de *Tripsacum* comprenden la mayoría de las variedades de América Central y de América del Norte. Estas nuevas variedades, debido a la infiltración del plasma germinal de *Tripsacum*, adquirieron ciertas características de un valor económico muy importante, como resistencia al calor, a la sequía, al frío, a las plagas y a las enfermedades.

Esta hipótesis tripartita fué formulada por Mangelsdorf y Reeves basándose en los siguientes estudios citogenéticos de los híbridos entre maíz y *Tripsacum*:

Para lograr el cruzamiento entre maíz y *Tripsacum* los autores usaron una técnica especial que consiste en el acortamiento de los estigmas del maíz.

Los híbridos obtenidos del cruzamiento de maíz ($n=10$) x *Tripsacum dactyloides* ($n=18$) eran vigorosos, con aspecto intermedio entre los dos géneros, pero con mayor semejanza a *Tripsacum*.

El apareamiento de los cromosomas de los dos padres era muy débil, con excepción de dos o tres pares, los cuales tenían la tendencia a unirse más fuertemente y con más regularidad. La anafase representaba todos

* Laboratorio de Botánica y Citología. Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, Méx.

los tipos de comportamiento, desde una condición aparentemente regular hasta el otro extremo, es decir, la falta de movimiento de los cromosomas hacia los polos y la formación de una membrana alrededor de todo el complemento de cromosomas. Eran, probablemente, núcleos no reducidos, con el número duplicado de cromosomas, los únicos que dan origen a los óvulos funcionales. El polen del híbrido era completamente estéril. El híbrido se podía cruzar con el maíz, el teocintle, y el *Tripsacum* presentando una fertilidad de 3.4%, 5.8% y 1.3% respectivamente, cuando fué aplicado el polen de plantas representativas de estos tres géneros.

Después de cruzar el híbrido diploide *Zea* x *Tripsacum dactyloides*, cuyos únicos gametos funcionales eran los no reducidos con el maíz, apareció una población de híbridos triploides. El aspecto de los híbridos triploides era muy uniforme y se asemejaban más al maíz que al híbrido diploide. En sus características vegetativas generales eran muy similares a las plantas de teocintle de Florida, con excepción de sus mazorcas.

El híbrido triploide poseía 38 cromosomas, es decir, 2 genomios de 10 cromosomas de maíz y un genomio de 18 cromosomas de *Tripsacum*.

En la meiosis se encontraban por lo general 10 bivalentes y 18 univalentes, pero de vez en cuando se pudo observar uno o más trivalentes. Esto era probablemente el resultado de una unión débil de un cromosoma de *Tripsacum* con un par de cromosomas de maíz.

En estos híbridos, como en los anteriores, el polen era completamente estéril, pero los óvulos eran fértiles hasta 21.3%, cuando se polinizaban con el maíz.

Después de retrocruzar el híbrido triploide con el maíz, todas las plantas de la descendencia poseían los 20 cromosomas de maíz y muchas de ellas uno o más cromosomas de *Tripsacum* adicionalmente. Aparentemente, en muchos casos, todos los cromosomas de *Tripsacum*, con excepción de los que se habían apareado con los cromosomas de maíz, quedaron eliminados.

En esta generación las características morfológicas de las plantas han sido correlacionadas con el número de cromosomas de *Tripsacum* presentes. Varias plantas se aproximaban al teocintle en su aspecto vegetativo general.

Las plantas sin cromosomas de *Tripsacum* eran plantas típicas de maíz, sin exhibir ninguna evidencia de contaminación de *Tripsacum*. Sin embargo, unas cuantas plantas presentaron una influencia definida, indicando que se había efectuado un intercambio de cromatina de maíz y *Tripsacum*. Esta posibilidad se verificaba mediante el estudio de ciertas plantas con $2n+1$ cromosomas

Se hizo un estudio detallado de una planta con $2n+1$ cromosomas, en la cual el cromosoma extra llevaba un aleomorfo del gene para el endosperma azucarado del maíz. La presencia del cromosoma de *Tripsacum* se podía reconocer debido a la semilla almidonosa. Las semillas almidonosas producían generalmente plantas con $2n+1$ cromosomas; las semillas azucaradas de la misma mazorca producían plantas normales con $2n$ cromosomas. Se ha demostrado que excepcionalmente se efectúa un intercambio de cromatina entre el cromosoma de *Tripsacum* y uno o más cromosomas de maíz. Los estudios citológicos de esta planta, demostraron que el cromosoma extra de *Tripsacum* estaba apareado más frecuentemente con el cromosoma 1 del maíz, a veces con el brazo corto y menos frecuentemente con el brazo largo.

Aparentemente, los cromosomas de *Tripsacum* o por lo menos algunos de ellos son homólogos con los de maíz hasta el grado de poderse aparear parcialmente. No existe, sin embargo, una homología de todos los cromosomas, como en un par de cromosomas completamente homólogos.

El hecho de que el maíz se puede cruzar con *Tripsacum*, que exista algún apareamiento de los cromosomas en el híbrido y que exista una prueba de que el intercambio de la cromatina se pueda efectuar, llevó a los autores (8, 9) a la conclusión de que hay una posibilidad de cruzamiento natural entre los dos géneros y que el teocintle puede ser el producto de este cruzamiento.

A base de estos estudios y de otros adicionales sobre los híbridos maíz x teocintle, los autores consideran que la prueba más obvia en apoyo de esta sugestión es el hecho de que el teocintle es el intermedio entre los dos padres putativos, en virtud de todas sus características. No posee, aparentemente, ninguna característica que no pudiese haber recibido del maíz o del *Tripsacum*.

Una de las características en que el teocintle es intermedio entre el maíz y *Tripsacum* es el número y posición de los nudos cromosómicos. Los autores sugieren que los nudos cromosómicos en el teocintle y el maíz han derivado originalmente de *Tripsacum* y que el maíz "puro", no contaminado por el *Tripsacum*, tiene cromosomas sin nudos. Tal maíz fué buscado y encontrado en las regiones de los Andes en el Perú.

No todos los citogenetistas están de acuerdo con la hipótesis de Mangelsdorf y Reeves.

Randolph (14) para verificar la hipótesis de Mangelsdorf y Reeves llevó a cabo una serie de los mismos cruzamientos entre el maíz y *Tripsacum dactyloides*. Después de retrocruzar el híbrido con el maíz obtuvo plantas con un complemento de cromosomas de maíz y un número variable de cromosomas de *Tripsacum*. De estas plantas se han aislado individuos con 20 cromosomas más un cromosoma extra de *Tripsacum*. Estas plantas

con cromosomas adicionales fueron utilizadas por Maguire (12) para los estudios sobre sinapsis y demostración citológica de entrecruzamiento de los cromosomas de maíz y *Tripsacum* y para determinar los efectos fenotípicos de los cromosomas extra de *Tripsacum* sobre el maíz. Otro objetivo de estos estudios citogenéticos de los híbridos de maíz x *Tripsacum* era ver si era posible obtener una planta anual, pura, similar al teocintle anual.

Los híbridos de la F₁ obtenidos por Randolph no manifestaron ninguna semejanza muy estrecha con el teocintle. Estas plantas son semi-perennes, muy vigorosas, las espigas en las inflorescencias terminales tienen pocas ramificaciones y llevan en la base espiguillas femeninas. Las espiguillas se encuentran en pares como en el maíz. Su aspecto de crecimiento general es muy diferente al del teocintle y sus gametos masculinos son absolutamente estériles.

En las siguientes generaciones retrocruzadas con el maíz las plantas se asemejan cada vez más al maíz a medida que desaparecen los cromosomas de *Tripsacum*. Entre todas las plantas no se encontró ninguna parecida al teocintle puro. La pérdida de los cromosomas extra de *Tripsacum*, no dejó ninguna huella del plasma germinal de *Tripsacum*, que se pudiera descubrir por el aspecto fenotípico de las plantas.

Sin embargo, los estudios citológicos de las plantas con el cromosoma extra de *Tripsacum*, demostraron que la sinapsis y entrecruzamiento de los cromosomas extra de *Tripsacum* y maíz, ocurre pero con muy poca frecuencia. Era posible demostrar el entrecruzamiento citológicamente, porque la mayoría de los cromosomas de maíz no poseen nudos terminales y los cromosomas de *Tripsacum dactyloides* poseen nudos terminales en uno o en los dos brazos. El caso descrito por Maguire (12) incluye un cromosoma corto de *Tripsacum* con un nudo terminal en el brazo que se aparea con el brazo corto del cromosoma 2 sin nudo. Como resultado del entrecruzamiento el segmento terminal del cromosoma de *Tripsacum* con nudo, intercambió posición con el segmento del cromosoma 2 del maíz sin nudo. Las plantas con 20 cromosomas incluyendo el cromosoma 2 con nudo, eran indistinguibles de las plantas con 20 cromosomas normales.

Además, los estudios comparativos del fenotipo de las plantas trisómicas para 7 diferentes cromosomas de *Tripsacum* con sus gemelos disómicos, llevado a cabo por Maguire, reveló poca o ninguna prueba del efecto fenotípico de estos cromosomas aislados, derivados de *Tripsacum*.

Estos resultados no están de acuerdo con los resultados de Mangelsdorf y Reeves, quienes observaron varios efectos fenotípicos de los cromosomas de *Tripsacum* en las plantas que llevaban dos juegos de cromosomas de maíz. Esto, según Randolph, se puede deber al hecho de que en las dos series de pruebas se incluían diferentes cromosomas de *Tripsacum*.

Según Randolph (14), los datos sobresalientes de los híbridos *Tripsacum* x maíz más directamente relacionados con la historia evolutiva del maíz se pueden resumir como sigue:

1.—Los híbridos se pueden producir solamente utilizando una técnica de cruzamiento especial y un cultivo de embriones para la maduración de las semillas.

2.—Los híbridos son muy diferentes fenotípicamente del teocintle y no se ha originado ninguna planta semejante al teocintle puro anual.

3.—Los híbridos de la F_1 son estériles en alto grado y solamente los gametos femeninos no reducidos funcionan en retrocruzas con el maíz.

4.—Ninguna de las plantas con el cromosoma extra, producidas por retrocruzas sucesivas con el maíz, son tipos puros, estables, semejantes al teocintle. Los cromosomas extra son transmitidos con poca frecuencia a través de las plantas femeninas y desaparecen rápidamente en las retrocruzas sucesivas.

5.—La sinapsis y entrecruzamiento en regiones restringidas de ciertos cromosomas de maíz y *Tripsacum* se ha demostrado citológicamente. El entrecruzamiento ocurre con muy poca frecuencia indicando que la mayoría de las asociaciones observadas en la meiosis, son accidentales.

Con respecto a las relaciones genéticas entre maíz y *Tripsacum* en Guatemala y México, existe ahora una amplia prueba de que variedades de polinización libre de maíz y *Tripsacum* de las mismas localidades, son altamente incompatibles. Las pruebas de cruzabilidad hechas por Randolph en Guatemala y México de 1946 a 1949 demostraron la presencia de un mecanismo genético aislador (14) que impide efectivamente el cruzamiento entre estos dos géneros y que ha sido indudablemente un factor importante en la evolución del maíz como una unidad separada en medio de sus parientes silvestres.

A base de los resultados negativos de las pruebas de cruzamiento del maíz con diferentes especies de *Tripsacum* en México y Guatemala, Randolph llega a la conclusión de que el maíz primitivo y *Tripsacum* han existido probablemente sin cantidad significativa de cruzamiento natural por largos períodos de tiempo en México y regiones vecinas y que el maíz se ha originado probablemente en este lugar.

Los estudios de los autores arriba mencionados sobre los híbridos de maíz y *Tripsacum* tienen importancia en relación con el problema de mejoramiento de las variedades de maíz. Mangelsdorf a base de sus estudios sobre los híbridos de maíz y *Tripsacum* llega a la conclusión, de que debido al cruzamiento natural de los dos géneros, el maíz contiene el plasma germinal de *Tripsacum* y que los maíces tripsacoides constituyen las variedades mejoradas. Randolph a base de sus estudios sobre los mismos

híbridos opina que existe incompatibilidad cruzatoria entre los dos géneros y no es posible que se haya efectuado un cruzamiento natural entre estos dos géneros. Debido a esta gran diferencia en los resultados obtenidos por los citogenetistas se necesitan probablemente más investigaciones en esta materia.

Además las especies del género *Tripsacum* en México y países vecinos en donde ha podido efectuarse tal cruzamiento, son todavía muy poco conocidas y un estudio morfológico y citológico podría aclarar mejor el problema.

Por estas razones, se decidió llevar a cabo los estudios citológicos de las especies del género *Tripsacum* de México y países vecinos.

MATERIAL Y METODOS

En diferentes estados de México existen varias especies del género *Tripsacum*. Hasta ahora se conoce dos especies diploides: *Tripsacum maizar* y *Tripsacum zopilotense* con el número diploide de cromosomas ($n=18$). Todas las demás especies, según un estudio preliminar de Randolph son tetraploides ($n=36$).

Las plantas de *Tripsacum maizar* son altas, robustas con hojas anchas, vainas foliares pilosas y espigas con numerosas ramificaciones. Las plantas crecen en lugares bastante húmedos, tropicales, cerca de la región de Acahuizotla, estado de Guerrero, Km. 334.5 de la carretera México-Acapulco (3).

Tripsacum zopilotense es una planta baja, con hojas angostas, con una sola espiga terminal, a veces con 2 ó 3 ramificaciones. Esta especie crece en las faldas rocosas y áridas de la Cañada del Zopilote, estado de Guerrero, Km. 265 de la carretera México-Acapulco (3).

En el estado de Guerrero y en varios otros estados desde el Sur hasta el Norte del País, existen numerosas poblaciones locales de *Tripsacum* con el número somático de 72 cromosomas, es decir, son tetraploides.

TRIPSACUM ZOPILOTENSE Hernández X. y Randolph.

Se decidió empezar el estudio citológico de las dos especies diploides: *Tripsacum maizar* y *Tripsacum zopilotense*. Para este fin se trajeron algunas plantas del Campo Experimental de Jalostoc, estado de Morelos, perteneciente a la Comisión Nacional del Maíz y se plantaron en el invernadero de la Escuela Nacional de Agricultura, en Chapingo. Las espigas jóvenes de las dos especies se fijaron en 3 partes de alcohol de 96° y 1 parte de ácido acético. El material se guardó en el refrigerador y las preparaciones se colorearon con carmín acético u orceína; las preparaciones temporales se fijaron para poder hacer observaciones y microfotografías posteriormente.

MEIOSIS

En las primeras fases de la meiosis, leptotene y cigotene los cromosomas se presentan enredados y es difícil hacer observaciones detalladas.

Paquitene.—En las observaciones de esta fase se hicieron muchas preparaciones para poder estudiar un gran número de células. Con un aumento de 1600 diámetros se puede observar claramente el apareamiento de los cromosomas homólogos. En algunas partes los filamentos se acercan tanto que parecen ser uno solo; en otras partes, sin embargo, se pueden ver con claridad los filamentos dobles. Los cromómeros que se encuentran a lo largo de los filamentos son de diferente tamaño. Mientras unos cromosomas de la misma célula están todavía enrollados, debido a su longitud, otros cromosomas más cortos ya empiezan a separarse.

Algunas especies de *Tripsacum* se caracterizan en esta fase por la presencia de los nudos en los cromosomas. Estos nudos cromosómicos que se colorean fuertemente, son claramente visibles en el estado de paquitene en la mayoría de las especies del género *Tripsacum*, algunas razas de maíz y de teocintle; los nudos son unidades estructurales estables y ocupan posiciones fijas en los cromosomas. En el maíz las posiciones son en la mayoría de los casos intercalares; en *Tripsacum* son exclusivamente terminales; en algunas formas del teocintle son intercalares y en otras terminales (6, 7). Longley (5) en sus estudios citológicos sobre *Tripsacum dactyloides* y *Tripsacum floridanum* ha observado nudos en los cromosomas del paquitene. Graner y Addison (2) en sus estudios recientes sobre la meiosis de *Tripsacum australe* ponen especial atención a la fase de paquitene y llegan a la conclusión de que los cromosomas de esta especie no contienen nudos.

Se ha hecho un extenso estudio sobre un número grande de células de esta fase para verificar si los cromosomas de *Tripsacum maizar* contienen nudos, pero en ninguna de las preparaciones se ha podido encontrar nudos terminales o intercalares. Es entonces la segunda especie en el género *Tripsacum*, que no presenta nudos en los cromosomas (fig. 1, 2). A fines de paquitene se efectúa una división longitudinal en cada uno de los cromosomas homólogos y apareados todavía; este fenómeno se puede notar solamente en muy pocos casos en algunas partes de los cromosomas.

Diplotene.—Los cromosomas homólogos empiezan a separarse; sin embargo, en algunos puntos quedan unidos debido a la aparición de los quiasmas, es decir, puntos a donde las cromátidas no hermanas han intercambiado posiciones por entrecruzamiento. Los cromosomas en esta fase son más cortos y debido a este acortamiento se puede observar una diferencia en el tamaño; los cromosomas más largos se caracterizan por un número mayor de quiasmas (fig. 3).

Diacinesis.—Los cromosomas más cortos y compactos quedan libres y diseminados en el núcleo. Se pueden contar 18 pares de cromosomas y

Fig. 1.- Paquitene

Fig. 2.- Paquitene

Fig. 3.- Diplotene

Fig. 4.- Diacinesis

también se puede observar una diferencia en tamaño de los mismos. Generalmente aparecen siete cromosomas grandes, ocho medianos y tres más pequeños (fig. 4). Graner y Addison (3) también observaron una diferencia en tamaño de los cromosomas de *Tripsacum australe*. Al final de esta fase desaparece el nucleolo y la membrana nuclear.

Metafase I.—Aparece el huso acromático y los cromosomas se reúnen en la parte central. En vista lateral y desde el polo del huso se pueden contar los 18 pares de cromosomas y se puede observar la diferencia en tamaño (fig. 5).

Anafase I.—Los cromosomas homólogos se separan y van hacia los polos opuestos. En cada polo se encuentran ahora 18 cromosomas. En la mayor parte de las células los cromosomas pasan normalmente hacia los polos (fig. 6); en algunas células los cromosomas, probablemente de un par, se atrasan y se quedan en el huso acromático.

Fig. 5.- Metafase I

Fig. 6.- Anafase I

Telofase e interfase.—Alrededor de cada uno de los grupos de cromosomas aparece la membrana nuclear y el nucleolo; la división del citoplasma separa los dos grupos de cromosomas en dos células (fig 7).

Profase II.—En las células se encuentran 18 cromosomas. Cada uno de los cromosomas se compone de dos cromátidas. Estas, están unidas en los centromeros y algo separadas en los extremos (fig. 8).

Metafase II y Anafase II.—En las dos células aparecen husos acromáticos y los cromosomas ocupan la parte central. Las cromátidas de cada uno de los cromosomas se separan y se mueven hacia los polos opuestos (fig. 9, 10).

Fig. 7.- Telofase I

Fig. 8.- Profase II

Fig. 9.- Metafase II

Fig. 10.- Anafase II

Telfase II.—De este modo se forman cuatro grupos, con 18 cromosomas como número haploide en cada grupo (fig. 11). Alrededor de los cuatro grupos aparece la membrana nuclear. Después de la citocinesis se forman tetradas compuestas de cuatro células (fig. 12). Estas se transforman en granos de polen.

Fig. 11.- Telfase II

Fig. 12.- Tetradas

TRIPSACUM ZOPILOTENSE Hernández X. y Randolph.

MEIOSIS.

Para hacer observaciones sobre la meiosis de esta especie se hicieron preparaciones del material fijado. En las preparaciones no se encontraron todas las fases y cuando se decidió repetir las fijaciones, resultó que todas las plantas de esta especie diploide habían muerto. Se han hecho varios intentos para encontrar las plantas de *Tripsacum zopilotense* diploide en el lugar de su crecimiento, el Cañón del Zopilote, pero sin éxito. Este año se trajeron más plantas para ver si es posible todavía encontrar *Tripsacum zopilotense* diploide. Se hicieron preparaciones de los puntos de crecimiento de las raíces de las plantas traídas en el mes de agosto del año pasado del Cañón del Zopilote. A base del cuanteo del número de cromosomas se encontró que dos plantas eran diploides. Se tiene ahora que esperar hasta que espiguen las plantas para poder hacer una descripción más detallada de la meiosis; se hace aquí una breve descripción de las fases observadas.

Paquitene.—El aspecto general de los cromosomas en esta fase es bastante parecido al *T. maizar* con la excepción de que en las partes

terminales de los cromosomas se han observado nudos. Los nudos son muy pequeños y a veces no se pueden distinguir de un cromomero grande; son mucho más pequeños que los nudos en maíz, en teocintle y en *Tripsacum dactyloides*.

En la diacinesis y en la metafase I los cromosomas estaban bien separados y se pudieron contar los 18 bivalentes. En la anafase I los cromosomas se separan y van normalmente hacia los polos. En la telofase I se forman dos núcleos.

DISCUSION

La teoría de Mangelsdorf y Reeves (9, 10) está basada en las cruza que hicieron los autores entre maíz y *Tripsacum dactyloides*, éste caracterizado por la presencia de nudos cromosómicos y en las observaciones de los híbridos obtenidos. Las especies diploides de México y en consecuencia su citología, eran todavía desconocidas en la época en que Mangelsdorf y Reeves hicieron sus experimentos. Las observaciones citológicas efectuadas por la autora en *Tripsacum maizar* (13) demuestran que sus cromosomas no tienen nudos y el *Tripsacum zopilotense* presenta nudos cromosómicos, siendo esta la diferencia entre las dos especies. Si aún aceptamos la hipótesis de Mangelsdorf y Reeves, que el maíz se cruzó un día en forma natural con diferentes especies de *Tripsacum*, deberían aparecer en consecuencia dos clases de maíces tripsacoides, unos sin nudos y otros con nudos cromosómicos. El *T. maizar*, que según Hernández X. y Randolph (3) "tienen mayor semejanza con el maíz que cualquier otro *Tripsacum* descrito hasta la fecha" debería tener más probabilidades de cruzarse con el maíz y en consecuencia deberían aparecer maíces con plasma germinal de esta especie de *Tripsacum* y sin nudos cromosómicos, y los maíces que se cruzaron con *T. zopilotense* y otras especies de *Tripsacum* con nudos, deberían presentar nudos cromosómicos.

Graner y Addison (2) también llegan a la conclusión de que el *Tripsacum australe* de América del Sur, aparentemente sin nudos, podría haber contribuido al establecimiento de las formas del maíz sin nudos, encontrados en América del Sur.

Mangelsdorf (9) describe un maíz recibido recientemente de Argentina que es el maíz "más tripsacoides hasta ahora descrito". Este maíz que según el autor es probablemente el producto de un cruzamiento entre maíz y *Tripsacum*, tiene muy pocos nudos. El autor supone que el *Tripsacum* que entró en cruzamiento con el maíz no tenía nudos.

TRIPSACUM MAIZAR X TRIPSACUM ZOPILOTENSE

Se hizo un estudio citológico de los híbridos de la F₁ de *Tripsacum maizar* x *T. zopilotense* producidos por L. F. Randolph de la Universidad de Cornell. Estas plantas no desarrollaron espigas en el invernadero de dicha Universidad y entonces mandó dos plantas a la Escuela Nacional

de Agricultura de Chapingo para observación y en este lugar las plantas espigaron. Poco tiempo después de fijar las espigas, las dos plantas murieron. Con el material fijado se hicieron observaciones sobre la meiosis del híbrido *T. maizar* x *T. zopilotense*.

MEIOSIS

La profase de la primera división meiótica demuestra una sinapsis normal. Los cromosomas en el paquitene no están bien separados y es difícil hacer un estudio sobre la morfología de ellos. Los cromosomas en el *T. maizar* no contienen nudos, los de *T. zopilotense* contienen nudos terminales muy pequeños. Los cromosomas del híbrido F_1 se encuentran en el estado heterocigótico, es decir solamente un cromosoma del par lleva el nudo de *T. zopilotense* (fig. 13, 14). Otra característica interesante en el paquitene, es la presencia de un pequeño fragmento; éste se encuentra libre o adherido al centromero de algún cromosoma. Se trata probablemente de un fragmento del cromosoma B. Este cromosoma es muy característico para algunas variedades de maíz. Nunca se ha encontrado este fragmento en las células meióticas de *Tripsacum maizar*, debe por lo tanto existir en el *T. zopilotense*. En diacinesis se pueden observar 18 bivalen-

Fig. 13.- Paquitene

Fig. 14.- Paquitene

tes y solamente en algunas células hay 17 bivalentes y 2 univalentes (fig. 15). El apareamiento de los cromosomas homólogos es casi normal y las relaciones de parentesco entre las dos especies deben ser cercanas. La metafase I en la mayoría de las células es normal (fig. 16); en algunas,

Fig. 15.- Diakinesis

Fig. 16.- Metafase I

un par de cromosomas se separa más rápidamente y los dos univalentes se encuentran cerca de los polos, cuando los demás cromosomas ocupan todavía la placa ecuatorial. En la anafase I muchas células son normales (fig. 17); además se pueden observar las siguientes anomalías: los cromosomas empiezan el movimiento anafásico, pero en seguida queda paralizado y los dos grupos de cromosomas se encuentran muy cercanos entre sí (fig. 18); en otras células los cromosomas quedan juntos constituyendo un solo grupo (fig. 19). La telofase I presenta la misma clase de anomalías; todos los cromosomas forman un solo grupo (fig. 20, 21).

La profase, metafase y anafase de la segunda división presentan un aspecto normal (fig. 22, 23, 24); sin embargo deben existir células con divisiones anormales, porque en la telofase II entre grupos de células normales (fig. 25) se encuentran algunas con aspecto parecido a las células de la telofase I, es decir, los dos grupos de cromosomas no se separan y quedan como un solo grupo (fig. 26). Las tetradas y los granos de polen tienen aspecto normal (fig. 27, 28).

Fig. 17.- Anafase I

Fig. 18.- Anafase I

Fig. 19.- Anafase I

Fig. 20.- Telofase I

Fig. 21.- Telofase I

Fig. 22.- Profase II

DISCUSION

El estudio citológico del híbrido de la F_1 de *Tripsacum maizar* x *Tripsacum zopilotense* puede aclarar el origen de las plantas tetraploides de este género en México.

De las dos especies diploides, *T. zopilotense* se encuentran actualmente en extinción y *T. maizar* existe todavía en algunas regiones. Pero hace mucho tiempo ocupaban probablemente áreas más extensas. Debido a la homología de los cromosomas las dos especies pudieron cruzarse en forma natural y en los híbridos de la F_1 o de la F_2 existió una posibilidad de la formación de algunas plantas tetraploides.

Las observaciones citológicas sobre el híbrido producido experimentalmente demuestran que existen relaciones de parentesco bastante cercanas entre las dos especies y debido a la homología de los cromosomas se efectúa el apareamiento. En la mayoría de los híbridos interespecíficos existen irregularidades en diferentes fases de la meiosis debido a las cuales se pueden producir gametos no reducidos. Después de la unión de los dos gametos no reducidos se pueden formar en la descendencia algunos tetraploides, en este caso anfiploides. Debido a la homología de los cromosomas en las dos especies, el tetraploide es un aloploiploide segmental. Este aloploiploide inicial intermedio, debido a la segregación de los caracteres interespecíficos, puede producir segregantes en las generaciones siguientes.

Fig. 23.- Metafase II

Fig. 24.- Anafase II

Fig. 25.- Telofase II

Fig. 26.- Telefase II

Fig. 27.- Tetradas

Fig. 28.- Polen

tes parecidos a uno o a otro de los padres. La variabilidad de estos alopoliploides en las primeras generaciones les da la oportunidad de extenderse y ocupar con mayor adaptación áreas intermedias.

La mayoría de las poblaciones tetraploides de *Tripsacum* de México, representan innumerables combinaciones intermedias de los caracteres de *Tripsacum maizar* y *Tripsacum zopilotense* (14). La segregación dentro de poblaciones para caracteres como altura, cantidad de ramificaciones, cantidad y clase de pubescencia, número de ramificaciones de las espigas, anchura de las hojas, se nota frecuentemente.

A base de observaciones en el campo y sobre el número de cromosomas en los tetraploides Randolph llega a la conclusión de que esta amplitud en variabilidad que se puede notar dentro y entre las poblaciones aisladas geográficamente de las formas con 72 cromosomas se debe al cruzamiento con 36 cromosomas idénticos o muy similares a *T. maizar* y *T. zopilotense*, seguida por duplicación de cromosomas y subsiguiente segregación y recombinación de los caracteres que distinguen a estas dos especies.

Debido a las características arriba descritas de los tetraploides de *Tripsacum* de México, es natural que los toxónomos que trataron de clasificar estas plantas se encontraron con dificultades (1). Un estudio morfológico y citológico es muy necesario para poder entender mejor las plantas tetraploides de *Tripsacum* que crecen en México y Guatemala.

Los alotetraploides de *Tripsacum* de México, también se han podido originar por medio de un mecanismo distinto; en Guerrero, junto a las especies diploides de *Tripsacum maizar* y *Tripsacum zopilotense* crecen los tetraploides. Los tetraploides no se distinguen morfológicamente de los diploides y es casi seguro que son de origen autotetraploide. Dos especies diploides que se cruzan con dificultad pueden cruzarse más fácilmente en nivel autotetraploide. Es posible que los dos mecanismos hayan desempeñado un papel en la formación de los alotetraploides de *Tripsacum* de México.

RESUMEN

1.—Se describen las fases de la meiosis de *Tripsacum maizar*; se hizo un estudio detallado de la fase de paquítene en donde no se han encontrado nudos cromosómicos; todas las fases de la meiosis son normales, excepto unos cuantos casos encontrados en la anafase I, donde dos cromosomas se han retardado; se han encontrado 18 pares de cromosomas en la diacinesis y en la metafase I.

2.—Como las plantas de *Tripsacum zopilotense* diploide se encuentran en período de extinción no se ha podido conseguir bastante material para un estudio citológico detallado y por lo tanto se presenta una breve descripción preliminar de la primera división meiótica: en el estado de paquítene se han encontrado nudos cromosómicos terminales, muy pequeños; en la diacinesis y en la metafase I se han observado 18 bivalentes.

3.—Debido a que se han encontrado especies de *Tripsacum* con y sin nudos cromosómicos, se llega a la conclusión de que, si realmente existen variedades de maíz llamados tripsacoides, no son necesariamente aquellos que tienen en sus cromosomas nudos.

4.—Se describe la meiosis en el híbrido F_1 de *Tripsacum maizar* x *Tripsacum zopilotense*, donde existe un apareamiento casi normal entre los cromosomas de las dos especies. Los nudos cromosómicos existen en forma heterocigótica. Se ha encontrado un fragmento, libre o adherido a alguno de los cromosomas. Se supone que es un fragmento del cromosoma B. Se han encontrado irregularidades, que pueden llevar a la formación de gametos no reducidos. Se discute el posible origen de los *Tripsacum* tetraploides de México y países vecinos.

SUMMARY

1.—The various phases of meiosis in *Tripsacum maizar* are described: the detailed study of pachytene did not reveal the presence of chromosome knobs; all phases of meiosis are normal, except a few cases in anaphase I in which chromosome 2 showed lagging; 18 pairs of chromosomes are found in diakinesis and in metaphase I.

2.—As the populations of diploid *Tripsacum zopilotense* seem to be in the process of extinction, it has not been possible to obtain sufficient material for a detailed cytological study. As a consequence, only a brief preliminary description is presented of the first meiotic division: very small terminal chromosome knobs were found in pachytene; 18 bivalentes were observed in diakinesis and in metaphase I.

3.—Since species of *Tripsacum* with and without chromosome knobs have been found, one is led to the conclusion that, if tripsacoid varieties of maize really exist, these are not necessarily characterized by the presence of knobs in their chromosomes.

4.—Meiosis is described in the F_1 hybrid between *Tripsacum maizar* x *T. zopilotense*; synapsis is almost normal in all of the chromosomes of both species. The chromosomes of *T. maizar* do not have knobs, but many of the chromosomes of *T. zopilotense* have very small terminal knobs. In the hybrid these knobs appear, but only one chromosome of a pair has such terminal knob and it is the chromosome derived from *T. zopilotense*. A small chromosome fragment was found, free or attached to one of the chromosomes. It is inferred that it is a fragment of chromosome B. Irregularities were found which may lead to the formation of non-reduced gametes. The possible origin of the tetraploid *Tripsacum* in Mexico and neighboring countries is discussed.

LITERATURA CITADA

- 1.—CUTLER, H. C., y ANDERSON, E. 1941. A preliminary survey of the genus *Tripsacum*. Ann. Mo. Bot. Gard. 28: 249-269.
- 2.—GRANER, E. A. y ADDISON, G. 1944. Meiosis in *Tripsacum australe*. Anais Escola Superior Agr. "Luis Queiroz", 213-224.
- 3.—HERNANDEZ, X. E. y RANDOLPH, L. F. 1950. Descripción de los *Tripsacum* diploides de México: *Tripsacum maizar* y *Tripsacum zopilotense*, Spp. Nov. Folleto Técnico No. 4 de la Oficina de Estudios Especiales, S. A. G.
- 4.—LONGLEY, A. E. 1924. Chromosomes in maize and maize relatives. Jour. Agr. Res. 28: 673-682.
- 5.—....., 1937. Morphological characters of teosinte chromosomes. Jour. Agr. Res. 54: 835-862.
- 6.—....., 1938. Chromosomes of maize from North American Indians. Jour. Agr. Res. 56: 177-195.
- 7.—....., 1941. Chromosome Morphology in Maize and its relatives. Bot. Rev. 7: 263-289.
- 8.—MANGELSDORF, P. C. y REEVES, R. G. 1939. The origin of Indian corn and its relatives. Texas Agr. Exp. Sta. Bul. 574.
- 9.—MANGELSDORF, P. C. 1947. The origin and evolution of maize. Advances in Genetics. 1: 161-207.
- 10.—....., 1953. Tripsacoid maize in South America. Maize Genetics Cooperation. News Letter. 27: 30-31.
- 11.—McCLINTOCK, B. 1930. Chromosome morphology on *Zea Mays*. Science. 69: 629.
- 12.—MAGUIRE, M. P. 1952. Synapsis and crossing over of *Tripsacum* and *Zea*. Thesis, pp. 1-104. Cornell University, Ithaca, New York.
- 13.—PRYWER, Czeslawa. 1954. Meiosis en *Tripsacum maizar*. Revista de la Soc. Mexicana de Hist. Nat. Tomo V. Núm. 1-4: 59-64.
- 14.—RANDOLPH, L. F. 1957. Cytogenetic aspects of the Origin and Evolutionary History of Corn in Corn and Corn Improvement. Edited by George F. Sprague. 16-57.