



Revisión

Artículo español

Mecanismos de resistencia a patógenos e insectos herbívoros en teosinte y maíz.

Mechanisms of resistance to pathogens and insects herbivores in teosinte and maize.

Gabriel Matías Luis¹, Iván Antonio García-Montalvo¹

¹Unidad de Bioquímica e Inmunología ITO-UNAM, Oaxaca de Juárez, Oaxaca, México.

Resumen

Esta revisión aborda los diferentes mecanismos de defensa que utilizan las plantas de maíz y de teosinte ante el ataque de patógenos, aquellos que se consideran constitutivos, también llamados pasivos o preexistentes, formados por las características estructurales de la pared celular y la presencia de compuestos químicos depositados en el tejido epidérmico; los inducibles, formados por la síntesis *de novo* de compuestos químicos antimicrobianos que se activan después de un intento de invasión al tejido vegetal por un patógeno, estos con la finalidad de preservarse bajo diferentes condiciones.

Palabras clave

Teosinte; Maíz; Mecanismo de defensa; Patógenos.

Abstract

This review addresses the various defense mechanisms that plants use corn and teosinte to pathogen attack, those considered constituent, also called passive or preexisting, formed by the structural characteristics of the cell wall and the presence of chemicals deposited in the epidermal tissue; inducible, formed by *de novo* synthesis of antimicrobial chemical compounds after an attempted invasion of the plant tissue activated by a pathogen, these in order to preserve under different conditions.

Keywords

Teosinte; Maize; Defense mechanism; Pathogens.

Introducción:

Como resultado de extensos estudios de sus características taxonómicas y morfológicas, el teosinte es considerado actualmente como el antecesor silvestre y directo del maíz (*Zea mays* spp. *mays*). Evidencias arqueológicas de microfósiles indican que los primeros maíces que se utilizaron como alimento eran muy similares a los híbridos actuales, pero su ascendencia no fue esclarecida sino cuando se analizó evolutivamente al teosinte [1].

A pesar de las características que comparte con el maíz, tales como el mismo número de cromosomas y tipo de reproducción, el teosinte difiere notablemente del maíz en morfología, tipo de multiplicación y tamaño. Puede ser anual o perene, multiplicarse por semillas o de forma vegetativa, es difícil de cosechar eficientemente ya que sus inflorescencias tienen pocos granos los cuales se agrupan en mazorcas de 6 a 10 unidades y se ha llegado a considerar como una planta oportunista; cuando se abandonan los campos del maíz, éstos son rápidamente invadidos por el teosinte [2].

Su distribución comprende un área que abarca desde el sur de Chihuahua, México, hasta el límite entre Guatemala y Honduras [3]. Sin embargo, su distribución potencial abarca un área más extensa, sobre todo, debido a su actual domesticación para fines de investigación [4].

Se conocen seis especies de teosintes, las cuales desde el punto de vista taxonómico se agrupan en dos secciones con base en caracteres morfológicos de la inflorescencia masculina, bajo la suposición que dicha estructura no ha estado sujeta a la presión selectiva del hombre como lo ha estado la inflorescencia femenina: Luxuriantes (*Zea perennis*,

* Autor para correspondencia.

Correo electrónico: snipermontalvo@gmail.com (Iván Antonio García Montalvo).

Recibido el 15 de agosto de 2016; aceptado el 22 de agosto de 2016.



Los artículos publicados en esta revista se distribuyen con la licencia:
Articles published in this journal are licensed with a:
Creative Commons Attribution 4.0.
<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>
La revista no cobra tasas por el envío de trabajos,
ni tampoco cuotas por la publicación de sus artículos.

Zea diploperennis, *Zea luxurians*)^[5] y Sección *Zea* (*Zea mays* L, *Zea mays* ssp. *mexicana*, *Zea mays* ssp. *parviglumis*, *Zea mays* ssp. *mays*). *Zea parviglumis* es la más cercana al maíz (Figura 1)^[6]. Todos ellos pueden producir híbridos viables totalmente fértiles pero algunas características morfológicas están bajo el control de genes múltiples y herencia cuantitativa^[7]. Este parentesco ha permitido estudiar algunos aspectos limitantes que modifican su desarrollo, tales como el ataque de ciertos patógenos y los mecanismos de defensa ante ellos, el enanismo, la adaptación a sequía y el estrés oxidativo.

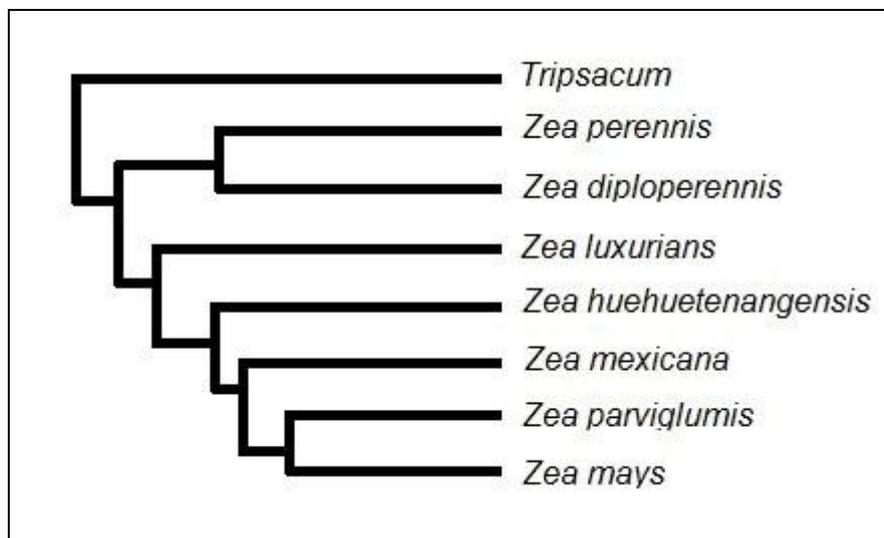


Figura 1. Árbol filogenético del género *Zea*., se observa a *Zea mays* como una especie a medio camino de escindirse en otras distintas. Dos grandes grupos pueden distinguirse, los perennes: *Zea perennis* y *Zea diploperennis*, y los anuales [Fuente: Espíndola, 2010].

Teosinte *Zea diploperennis*:

El término 'teosinte' deriva del náhuatl "teocintli" —'teotl' que significa sagrado y 'cintli' mazorca de maíz seca^[8]—. Es colectivamente aplicado a todo el taxón del género *Zea* con excepción del maíz (*Zea mays* ssp. *mays*) y hay suficiente evidencia de que éste taxón es capaz de hibridarse^[9]. Aunque el maíz y el teosinte difieren en su apariencia fenotípica, solamente alrededor de 1200 genes (2-4 % del genoma del maíz) fue manipulado durante la selección humana^[10]. La domesticación sólo impuso modestos efectos sobre la diversidad genética del maíz pues ha sido conservado el 80 % de la variabilidad genética de su antecesor^[11].

El teosinte es un modelo importante para la investigación genética de poblaciones moleculares de plantas naturales. La estrecha relación de teosinte con el maíz ha permitido la obtención de gran cantidad de información secuencial, genómica y funcional para ser aplicada a este taxón no domesticado, se necesita el conocimiento de la diversidad genómica en teosinte para identificar los genes que fueron blanco de la selección artificial y para comprender las consecuencias demográficas de la domesticación^[10]. Wrigth (2005) presentó un estudio de variación de nucleótidos en teosinte, incluyendo un estudio de 774 *loci*, donde se puso de manifiesto que la mayoría de los *loci* tienen valores negativos en valores de la prueba estadística D Tajima^[12], indicativos de un exceso de genómica de variantes raras en relación con las expectativas^[13].

Zea diploperennis es un teosinte diploide que pertenece al grupo de los perennes (*Zea perennis* y *Zea diploperennis*) que, de acuerdo con INIFAP (1998) presentan las siguientes características morfológicas: Tienen un periodo de floración tardío (104-115 días), su crecimiento es muy lento las primeras 10 semanas después de la siembra, son plantas de regular vigor, con altura de 140 hasta 200 cm, sus hojas son angostas (3-4 cm) y cortas (24-40 cm), tienen muchos hijos (aproximadamente 11), tienen de 8 a 10 ramas laterales por planta, espigas pequeñas con pocas ramas (6), rama principal de la espiga de 10 a 12 cm, espiguillas grandes (8-9 mm), hojas con alta resistencia a la roya, y las vainas de las hojas tienen poca pilosidad y por lo general de coloración rojiza^[3].

Zea diploperennis se conoció por primera vez en la localidad de La Ventana en el valle de San Miguel, Sierra de Manantlán, en el suroeste de Jalisco en 1977. Actualmente, aunque se han rescatado cultivos en todo el mundo, Jalisco sigue siendo su espacio geográfico de mayor distribución y disponibilidad. La utilización actual de *Zea diploperennis* cae dentro de dos categorías básicas: el rastrojo para el ganado y el mejoramiento del maíz^[14]. Las nuevas poblaciones de teosintes perennes han sido usadas en varias investigaciones con el fin de determinar, más detalladamente, las relaciones taxonómicas y genéticas entre las diferentes especies de teosinte, y de éstas con el maíz, utilizando precisamente la morfología^[5, 15, 16, 17].

Importancia defensiva ante el ataque de patógenos:

Aunque el maíz muestra un alto solapamiento genético con su antepasado directo (*Zea parviglumis*) y otros teosintes anuales, varios estudios establecen que el maíz y sus antepasados difieren en sus fenotipos de resistencia con los teosintes al ser más susceptible a daños^[16]. La domesticación del maíz se tradujo en una considerable alteración de la morfología de la planta, tasa de crecimiento y rendimiento^[19]. La selección artificial de plantas de cultivo para incrementar la producción y calidad influye negativamente en la resistencia a patógenos e insectos^[20]. El maíz parece haber perdido parte de sus defensas directas durante su reproducción selectiva, que es más evidente para las variedades modernas que para las variedades criollas^[21, 22], diferentes rasgos de defensa fueron variables afectadas por la domesticación^[23]. El teosinte perenne *Zea diploperennis* puede ser más resistente que el anual *Z. mays* ssp. *parviglumis*, en cuanto a los rasgos de resistencia de las plantas al ser éste último más cercano al maíz, lo que indica que la domesticación, así como la historia de la vida han influido también en ellos^[21, 22].

El ingreso deliberado de los híbridos de maíz-teosinte en los cultivos de maíz ha sido reportado como una práctica común entre los agricultores mexicanos con el fin de mejorar el germoplasma de cultivo^[24]. En este aspecto, las plantas de teosintes crecen como maleza en los campos de maíz mexicanos y muestran tasas de lesiones menores de infestación con gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda*) en comparación con plantas vecinas de maíz durante tres años posteriores^[25]. Esto coincide con la evidencia de que las plantas de teosinte son más resistentes contra los herbívoros que las variedades de maíz cultivadas^[26].

El mejoramiento de cultivos también puede haber alterado las emisiones de compuestos orgánicos volátiles (COV) que median en la atracción de los enemigos naturales, un mecanismo de defensa indirecta^[20, 27, 28]. Por lo tanto, la desventaja evidente entre el rendimiento y la resistencia podría dar lugar a la interrupción de las interacciones entre especies causando posiblemente una reducción del control biológico mediado por los depredadores o parasitoides de insectos plaga^[29]. Por ejemplo, ciertas líneas de maíz moderno carecen de la capacidad de producir un importante COV que atrae a los nemátodos de insectos que matan, con posibles consecuencias para la resistencia total^[30, 31].

Patógenos e insectos asociados con teosinte y maíz:

En general, se asume que una fauna similar de insectos se produce en el maíz y el teosinte^[32]. Un estudio desarrollado en Guatemala revela que la mayoría, mas no todos, de los insectos recogidos en teosintes también se encontraron en el maíz^[33]. Otro estudio sobre la comparación de los insectos de la raíz del maíz y *Z. diploperennis*, informó sobre la aparición de una serie de especies de insectos idénticos^[34] y una gran cantidad de insectos similares en las raíces de ambas plantas.

Sin embargo, el número de taxones recuperados de las raíces *Z. diploperennis* fue mayor, posiblemente porque éste teocintle es perenne y por lo tanto conserva sus raíces durante todo el año, mientras que las raíces de maíz, que es una planta anual, mueren en invierno. Hubo variación estacional para el número total de individuos de insectos que se encuentran en las raíces del maíz, mientras que el número de individuos en las raíces de teocintle era bastante constante. Además, la biomasa de insectos total estimada alrededor de las raíces *Z. diploperennis* fue mayor que alrededor de las raíces de maíz, lo que indica que el daño del insecto era más severo en teocintle que en el maíz. Pero, como la biomasa de la raíz es también mayor en *Zea diploperennis*, este teocintle parece ser más tolerante a la herbivoría de maíz^[34, 35]. Moya-Raygoza (1994) también comparó la ocurrencia de saltamontes en los brotes de maíz y el otro teosinte anual *Z. perennis*, del cual se recogen más taxones de *Z. perennis*^[36].

El hongo más común que infecta a los teosintes en regiones de altiplano es *Setosphaeria silla*^[37]. Otros hongos patógenos detectados en ambos teosintes y el maíz son *polyspora Puccinia*, *Puccinia sorghi*, *Physopella zaeae*^[38], *Physoderma zaeae-maydis*^[39], *Sorosproium* spp., *Ustilago kellermanii*^[40], *Claviceps gigantea*^[41] *Gibberella fujikuroi*^[42], y *Cochliobolus heterostrophus*^[43]. Curiosamente, *Ustilago maydis* es un patógeno que podría haber jugado un papel importante en el proceso de domesticación del maíz^[44]. No se encontraron cruces de maíz y teocintle altamente susceptibles a *U. maydis*.

Además de las enfermedades fúngicas, unas pocas bacterias, oomicetos (*mildius*) y varios patógenos virales se han descrito para teosintes y maíz. Los hongos patógenos comunes *Pseudomonas andropogonis* y *Pseudomonas avenae* también se han notificado de ser patógenos para teosintes^[45]. Los teosintes son susceptibles a diversas *mildius*, como *Sclerospora graminicola*^[46, 47], *Peronosclerospora sacchari*^[48], *P. sorg*^[49] y *Sclerophthora macrospora*^[50].

Sin embargo, los insectos pueden servir como vectores de diversas enfermedades. El saltamontes del maíz, *D. maidis*, por ejemplo, es un vector importante de enfermedades del maíz. El insecto transmite *espiroplasma* y *micoplasma*, que provoca achaparramiento del maíz y enanismo arbustivo, así como el virus del rayado fino de maíz^[51]. *Z. mays* ssp. *mexicana*, *Z. perennis* y *Z. diploperennis* son susceptibles al achaparramiento del maíz por *espiroplasma*, y *Z. mays* ssp. *mexicana* también es susceptible al espesor de maíz por micoplasma^[51].

Mecanismos de resistencia a insectos herbívoros en teosinte:

Existen dos tipos de mecanismos de defensa que utilizan las plantas ante el ataque de patógenos: los constitutivos, también llamados pasivos o preexistentes, formados por las características estructurales de la pared celular y la presencia de compuestos químicos depositados en el tejido epidérmico; y los inducibles, formados por la síntesis *de novo* de compuestos químicos antimicrobianos que se activan después de un intento de invasión al tejido vegetal por un patógeno^[54].

Las defensas inducibles de las plantas juegan un papel esencial en la resistencia de éstas ante los artrópodos [55]. Sólo en el caso de ataque de herbívoros se movilizan estas defensas, cuando las defensas no son necesarias en las plantas sanas, los recursos se dirigen a las funciones principales tales como el crecimiento, desarrollo y reproducción [56]. Esta flexibilidad en la asignación de recursos permite a las plantas tener un equilibrio entre dos presiones evolutivas: la competencia y la defensa [57]. Sin embargo, la domesticación de plantas silvestres para la agricultura altera inherentemente este equilibrio por la selección de rasgos tales como el rápido crecimiento y el alto rendimiento productivo.

Como requisito para que una planta sea capaz de reconocer de manera eficiente a un patógeno, y por lo tanto de activar las respuestas de defensa apropiadas, la membrana plasmática de las células vegetales debe contener receptores encargados de activar las respuestas de defensa, ya que los patógenos producen una gran diversidad de señales celulares siendo algunas de éstas detectadas por la propia planta, es así como los genes de los patógenos que producen estas señales se denominan genes de avirulencia (*Avr*) siempre y cuando sus productos activen una respuesta de defensa en una planta con un gen de resistencia (*R*) apropiado. El resultado de esta interacción es la manifestación de la resistencia de la planta para este patógeno específico. Sin embargo, ante cualquier modificación a esta interacción, la planta manifiesta una respuesta de sensibilidad al patógeno pudiéndose establecer así una enfermedad [54].

Las plantas de maíz contienen una variedad de defensas constitutivas e inducidas [58]. El ácido salicílico de hormonas de planta (*SA*), el ácido jasmónico (*JA*) y el etileno (*ET*) juegan un papel importante en la regulación de estas defensas [59, 60]. Mientras el *SA* parece ser importante en la resistencia contra insectos perforadores y patógenos biotróficos, el *JA* y *ET* tienden a ser relevantes en la resistencia contra los herbívoros de mascar y patógenos necrotróficos [61]. Estas tres hormonas son conocidas por su influencia en la emisión de volátiles en la planta [62, 63]. Además, recientemente, se descubrió que algunos péptidos están involucrados en la señalización relacionada con la defensa en el maíz. El péptido inductor de plantas *ZmPep3* es importante en la regulación de la defensa contra herbívoros [64] y *ZmPep1* parece ser importante en la regulación de la resistencia frente a patógenos fúngicos [65]. También se espera que estos péptidos se encuentren presentes en teosintes, pero queda por determinar si su eficacia es diferente en plantas silvestres y cultivadas.

Las defensas directas de maíz contra insectos incluyen defensas físicas tales como lignina, un componente principal de las paredes celulares de la planta. Las altas concentraciones de lignina se han correlacionado con una mayor resistencia contra el barrenador europeo del maíz [66, 67, 68] y gusano cogollero [69]. Otra defensa física es sílice [70]. El sílice es tomado del suelo y está presente en los pastos en relativamente altas concentraciones [71]. Esto causa desgaste de las mandíbulas del insecto, la reducción de su crecimiento y, por ende el retraso en su desarrollo [72, 73]. El sílice está implicado también en la inducción de defensas químicas a herbívoros [70]. Como en el caso de la lignina, el sílice desempeña un papel importante en la mejora de la resistencia contra el barrenador europeo del maíz [74]. Las funciones de la lignina y el sílice en la resistencia a insectos en teosintes aún no se han estudiado.

Las defensas químicas de maíz incluyen inhibidores de la proteasa, moléculas que inhiben la digestión de proteínas en el intestino del insecto [75], y fitoalexinas, metabolitos secundarios de bajo peso molecular que son activos contra una amplia variedad de estresores bióticos [76]. También, una cisteína proteasa defensiva, *mir1-CP*, aumenta la resistencia de las plantas contra la alimentación de insectos tan diversos como *S. frugiperda*, pulgones, y *Diabrotica* spp. [77]. Actualmente está siendo probada la presencia de *mir1-CP* en teocintle. El *Maysin*, un flavonoide que aparece para proporcionar resistencia a *H. zea* y *S. frugiperda*, se ha detectado tanto en el maíz y teocintles [78]. Pero el ácido clorogénico, un metabolito secundario relacionado con la resistencia asociada a estrés, hasta ahora sólo se ha investigado en maíz [79]. En el endospermo, el maíz produce proteínas inactivadoras de ribosomas, N-glicosidasas tóxicas que pueden modificar rRNAs, el cual puede ya no ser traducido [80]. Estas proteínas parecen desempeñar un papel en la defensa contra diversos insectos [81].

La clase mejor estudiada de compuestos de defensa en el maíz es la de los benzoxazinoides [82]. De hecho, la alimentación de la oruga induce una variedad de benzoxazinoides en el maíz [83, 84] y estos compuestos son tóxicos para los insectos. También juegan un papel en la resistencia física contra el ataque de áfidos [85]. Los benzoxazinoides también se han detectado en *Z. mays* ssp. *parviglumis*, *Z. mays* ssp. *mexicana*, *Z. mays* ssp. *huehuetenanguensis* y *Z. diploperennis*, pero las concentraciones varían en cada una de ellas [86]. Los glucósidos benzoxazinoides, compuestos débilmente activos, se almacenan en la vacuola, y sólo tras el contacto con la enzima β -glucosidasa, que se encuentra en el plástido, son más tóxicos producidos como agluconas. El compuesto y la enzima entran en contacto cuando un patógeno o plaga ataca la planta [87]. La enzima β -glucosidasa también está presente en *Z. mays* ssp. *parviglumis*, *Z. mays* ssp. *mexicana*, *Z. mays* ssp. *huehuetenanguensis*, y *Z. diploperennis*, lo cual sugiere que las defensas en estos teosintes son similares a las de maíz [86].

Las concentraciones de benzoxazinoides pueden ser mayores o menores en *Z. mays* ssp. *parviglumis* que en el maíz, dependiendo de la variedades probadas [18]. El maíz puede haber perdido algo de sus defensas directas de la hoja durante la domesticación, como es el caso con respecto al barrenador especialista del tallo *Diatraea grandiosella*, que causa más daño en el maíz que en los teosintes *Z. mays* ssp. *parviglumis* y *Z. diploperennis*. [21]. Esta noción de que las defensas se reducen más en maíz domesticado es apoyada por estudios que muestran que *Z. mays* ssp. *parviglumis* y *Z. diploperennis* expresan niveles elevados de ciertos genes relacionados con la defensa del maíz en respuesta a la herbivoría por *S. frugiperda* [25], y que las larvas de *S. frugiperda* pueden desarrollarse mejor y más rápido en el maíz que en estos teosintes [24, 25]. El maíz y *Z. mays* ssp. *mexicana* responden de manera similar a la combinatoria herbívora de su raíz por *D. virgifera* y por *S. frugiperda*, pero de nuevo el teosinte se muestra ligeramente más resistentes a los dos herbívoros [88]. *Z. diploperennis* también parece ser más tolerante a la herbivoría que el maíz [89]. El hecho de que extractos obtenidos a partir de maíz y *Z. diploperennis* tienen efectos tóxicos sobre larvas de *S. frugiperda* [90] debería

facilitar la identificación de los metabolitos que son responsables de las diferencias observadas entre las plantas de maíz y teocintle. Similar al caso de *S. frugiperda*, el maíz parece ser más adecuado que *Z. mays* ssp. *parviglumis* y *Z. diploperennis* para el desarrollo de *D. maidis*, ya que los insectos se desarrollan mejor, más rápido y tienen una mayor fecundidad en el maíz^[22, 91]. Este efecto también podría ser cierto para los pulgones, ya que cuando se compara un maíz, un teocintle e híbridos de maíz-teocintle en un estudio de invernadero, sólo el maíz se encontró susceptible a la infestación por pulgón^[92]. Curiosamente, los microbios asociados a insectos herbívoros pueden afectar la respuesta de la planta a la alimentación herbívora^[93]. Los simbiositos *Wolbachia* de larvas de *D. virgifera* pueden ayudar los insectos para suprimir los mecanismos de defensa de las plantas maíz hospederas^[94], aunque un estudio más reciente informó que no hubo efectos de las bacterias *Wolbachia* sobre la resistencia de maíz^[95]. Si los microbios simbióticos ayudan a los insectos a suprimir las defensas de la planta huésped, sería interesante ver si los teosintes son igualmente susceptibles a esta manipulación como las plantas de maíz.

Mecanismos de resistencia a patógenos en teosinte:

Muchos de los mecanismos de resistencia a insectos mencionados anteriormente también participan en la resistencia a patógenos. Las Kauralexinas, fitoalexinas específicas, son activos contra patógenos^[76], así como las zealexinas, otra familia de fitoalexinas^[96]. Los Benzoxazinoides también juegan un papel en la resistencia contra el ataque de hongos^[85]. Como parte de una primera capa de inmunidad, el maíz también emplea componentes de defensa distintivos de la pared celular vegetal que ayudan a luchar contra una variedad de plagas. Por ejemplo, la lignina es conocida por ser un importante factor de resistencia contra *Fusarium graminearum*^[97] y *Aspergillus flavus*^[98]. Por otra parte, las plantas de maíz fortalecen la pared celular alrededor de los sitios fúngicos de penetración mediante el depósito de callosa^[99], y responden al ataque de patógenos biotróficos con una hipersensible respuesta^[100]. Las proteínas inactivadoras de ribosomas también pueden desempeñar un papel en la resistencia del maíz contra patógenos^[80, 100]. Hasta la fecha, no se tiene determinado en qué medida estos mecanismos de resistencia puedan tener la misma función en teosintes. Además, las plantas de maíz producen proteínas relacionadas con la patogénesis (PR) en respuesta al ataque de patógenos. Estudios de una población genética muestran que los genes *PR* están presentes en el genoma del teosinte^[101]. Con la excepción de un reciente estudio^[25] se sabe poco acerca de cómo los diferentes tipos de estreses afectan la expresión de genes *PR*. Una comparación de la secuencias de aminoácidos de la proteína PR 1 (PR-1) de *Z. mays* ssp. *parviglumis* (teosinte Balsas) (Acceso ABA34070.1), maíz (Acceso ACG39585.1) y *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Acceso NP_179068) muestra que se conserva PR-1 en todas las especies. Las tres secuencias comparten 14% de similitud por pares y 23 sitios idénticos (14%). Curiosamente, el teosinte Balsas y maíz comparten el 26% de similitud por pares y 6% de sitios idénticos, mientras que el teocintle y *A. thaliana* comparten el 54% de similitud por pares y el 54% de sitios idénticos. Queda por dilucidar si las diferencias en la secuencia son el resultado del proceso de domesticación o eventos evolutivos independientes.

Otro mecanismo de defensa que permanece inexplorado en teosintes es el proceso de reconocimiento de patrones moleculares asociado a patógenos (PAMP), un primer estrato de defensa bien caracterizado en el maíz^[102]. Los datos recientes sugieren la presencia de quinasas de tipo receptor y un dominio de repetición rico en leucina (LRR) en una región de teocintle de líneas de introgresión maíz-teocintle resistentes a *Ustilago maydis*^[103]. Sin embargo, aún no se ha esclarecido si la resistencia a patógenos potenciada en teosintes está correlacionada con una mayor diversidad de receptores PAMP.

En cuanto a la genética defensiva, las plantas de teosinte y maíz difieren en los perfiles de expresión de cuatro genes relacionados con la defensa ante *Spodoptera frugiperda*: de la proteína inducible por lesión (*wip1*), del inhibidor de proteasa de maíz (*mpi*), de la proteína relacionada con la patogénesis (*PR-1*) y de la *quitinasa*^[25].

Con excepción de la *quitinasa*, la alimentación del gusano cogollero induce la transcripción de genes de defensa en las plantas de teosinte, pero no en el maíz. Los patrones de expresión de los cuatro genes, sin embargo, difieren entre las plantas de *Zea*.

Moeller y Tiffin (2008) encontraron variación geográfica en la frecuencia de los alelos de defensa en todas las poblaciones de teosinte, en particular para el gen de defensa contra el gusano cogollero (*wip1*). El gen codifica un inhibidor de serín proteasa inducida por lesión que interfiere con la digestión de proteínas vegetales. Estos inhibidores de proteasas disminuyen el desarrollo y la supervivencia de los lepidópteros herbívoros^[104].

Wip1 se expresa en plantas de *Zea mays parviglumis* expuesta a *Spodoptera frugiperda* mientras que la transcripción de *Wip1* en maíz, *Zea mays parviglumis* no expuesta y *Zea diploperennis* no fue inducida por el gusano cogollero.

La expresión *mpi* es 5,5 veces mayor en *Zea mays parviglumis* expuesta al herbívoro después de 24 h que en plantas libres de *S. frugiperda*. La expresión de *mpi* en estas plantas fue significativamente mayor que en maíz y *Zea diploperennis*. Sin embargo después de 36 h de exposición al herbívoro, sólo *Zea diploperennis* expresa niveles de *mpi* mayores que las plantas sanas.

PR-1 aumenta en la expresión a las 24 h después de la exposición de *Zea parviglumis* al herbívoro. Los niveles de PR1 se elevan casi 10 veces comparados con plantas libres de insectos y después de 36 h las transcripciones de PR1 se mantienen altas (> 6 veces). Los niveles se incrementan a 3 veces en *Zea diploperennis*. La expresión de PR1 en ambos teosintes fue mayor que en *Zea parviglumis* no expuesta y que en maíz.

Con respecto a *quitinasa*, el maíz y *Zea diploperennis* expresan mayores niveles que *Zea parviglumis* expuesto y no expuesto. La expresión de *quitinasa* se conservó alta en maíz después de 24 h de exposición y fue significativamente mayor en comparación con *Zea parviglumis* no expuesto y *Zea diploperennis*^[25].

Consideraciones finales:

Como consideraciones finales podemos decir que, a pesar que el maíz y el teosinte sean expuestos a patógenos de variada naturaleza que les conlleve a sufrir una enfermedad e incluso su desaparición, estos poseen diversos mecanismos de defensa tanto de modo físico como actuaciones químicas. Conocer estos mecanismos servirá más adelante para preservar y mejorar los cultivos a nivel mundial sin perder de vista la parte orgánica evitando la manipulación genética de las especies. Además, de que apertura para seguir investigando el papel que juegan los reconocimientos moleculares de protección de estas especies ante diferentes adversidades y no solo con respecto a patógenos.

Conflicto de intereses:

Los autores declaramos que no existe conflicto de intereses para la publicación del presente artículo.

Referencias

1. Piperno DR, Ranere AJ, Holst I, Iriarte J, Dickau R. Starch grain and phytolith evidence for early ninth millennium BP maize from the Central Balsas River Valley, Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2009. 106 (13): 5019-24.
2. Flannery Kent V. The Origins of Agriculture; *Annual Review of Anthropology*. 1973. 271-310.
3. Sánchez González J. J. et al. Distribución y caracterización del teocintle; Libro Técnico No 2; Editorial SAGAR; 1998. INIFAP.
4. CONABIO. Distribución del teocintle en México. Proyecto Global de Países Nativos. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 2011. México.
5. Doebley JF and Iltis. Taxonomy of Zea (Gramineae) I. A subgeneric classification with key to taxa; *Amer. J. Bot.* 1980. 67: 982-93.
6. Espíndola Mateos S. Análisis electroforético de componentes en el complejo molecular lectina β -glucosidasa de coleoptilo de teosinte Zea diploperennis; Tesis de maestría. 2010; Unidad de Bioquímica e Inmunología, Instituto Tecnológico de Oaxaca.
7. Beadle GW. The origin of Zea mays. In *Origins of Agriculture*, edited by C. A. Reed. Mouton Press, The Hague. 1977. 615-35.
8. Hake S, Ross-Ibarra J. Genetic, evolutionary and plant breeding insights from the domestication of maize. *eLife* 2015.
9. Ellstrand NC, Garner LC, Hegde S, Guadagnuolo R, Blancas L. Spontaneous hybridization between maize and teosinte. *Journal of Heredity*. 2007. 98 (2): 183-7.
10. Wriought SI, Schroeder SG, Yamasaki M, Doebley JF, McMullen MD. et al. The effects of artificial selection of the maize genome. *Science*. 2005. 308 (5726): 1310-4.
11. Hufford MB, Bilinski P, Pyhaejaervi T, Ross-Ibarra J. Teosinte as a model system for population and ecological genomics. *Trends in Genetics*. 2012. 28 (12): 606-15.
12. Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*. 1989. 123: 585-95.
13. Wright SI, Gaut BS. Molecular population genetics and the search for adaptative evolution in plants. *Mol. Biol. Evol.* 2005. 22: 506-19.
14. Benz BF, Sánchez V and Santana M. Ecology and ethnobotany of Zea diploperennis: preliminary investigations; *Maydica*. 1990. 35: 85-98.
15. Doebley JF. The maize and teosinte male inflorescence: A numerical taxonomic study; *Ann. Missouri Bot. Gard.* 1983: 32-70.
16. Iltis HH and Doebley JF. Taxonomic of Zea (Gramineae) II. Subspecific categories in the Zea mays complex and a generic synopsis. *Amer. J. Bot.* 1980. 67: 994-1004.
17. Smith JSC, Goodman MM and Lester RN. Variation within teosinte. I. Numerical analysis of morphological data. *Econ. Bot.* 1981. 35: 187-203.
18. Maag D, Erb M, Bernal JS, Wolfender J-L, Turlings TCJ, Glauser G. Maize Domestication and Anti-Herbivore Defences: Leaf-Specific Dynamics during Early Ontogeny of Maize and Its Wild Ancestors. *PLoS ONE*. 2015. 10(8): e0135722. doi:10.1371/journal.pone.0135722.
19. Doebley J. The genetics of maize evolution. *Annual Review of Genetics*. 2004 38: 37–59.
20. Chen YH, Gols R, Benrey B. Crop domestication and its impact on naturally selected trophic interactions. *Annu Rev Entomol.* 2015. 60: 35-58.
21. Rosenthal JP, Dirzo R. Effects of life history, domestication and agronomic selection on plant defense against insects: evidence from maizes and wild relatives. *Evolutionary Ecology*. 1997. 11: 337–55.
22. Dávila-Flores AM, DeWitt TJ, Bernal JS. Facilitated by nature and agriculture: performance of a specialist herbivore improves with host-plant life history evolution, domestication, and breeding. *Oecologia*. 2013. 173: 1425–37.

23. Bellota E, Medina RF, Bernal JS. Physical leaf defenses – altered by *Zea* life-history evolution, domestication, and breeding – mediate oviposition preference of a specialist leafhopper. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2013. 149: 185–95.
24. Takahashi CG, Kalns LL, Bernal JS. Plant defense against fall armyworm in micro-cytpatric maize (*Zea mays* spp *mays*) and Balsas teosinte (*Zea mays* spp *parviglumis*). *Entomologia Experimentalist et Applicata*. 2012. 145 (3): 191-200.
25. Szczepaniec A, Widney SE, Bernal JS, Eubanks MD. Higher expression of induced defenses in teosintes (*Zea* spp.) is correlated with greated resistance to fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2013. 146 (2): 242-51.
26. De Lange E. S, Balmer D, Mauch-Mani B, Turlings TCJ. Insect and pathogen attack and resistance in maize and its wild ancestors, the teosintes. *New Phytologist*. 2014. 204 (2): 329-41.
27. Gols R, Bullock J, Dicke M, Bukovinszky T, Harvey J. Smelling the wood from the trees: non-linear parasitoid responses to volatile attractants produced by wild and cultivated cabbage. *Journal of Chemical Ecology*. 2011. 37: 795–807.
28. Rodriguez-Saona C, Vorsa N, Singh AP, Johnson-Cicalese J, Szendrei Z, Mescher MC, Frost CJ. Tracing the history of plant traits under domestication in cranberries: potential consequences on anti-herbivore defenses. *Journal of Experimental Botany*. 2011. 62: 2633–44.
29. Macfadyen S, Bohan DA. Crop domestication and the disruption of species interactions. *Basic and Applied Ecology*. 2010. 11: 116–25.
30. Rasmann S, Köllner TG, Degenhardt J, Hiltbold I, Toepfer S, Kuhlmann U, Gershenzon J, Turlings TCJ. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature*. 2005. 434: 732–7.
31. Köllner TG, Held M, Lenk C, Hiltbold I, Turlings TCJ, Gershenzon J, Degenhardt J. A maize (E)- β -caryophyllene synthase implicated in indirect defense responses against herbivores is not expressed in most American maize varieties. *Plant Cell*. 2008. 20: 482–94.
32. Sánchez González JJ, Ruiz Corral JA. Teosinte distribution in Mexico. In: Serratos JA, Willcox MC, Castillo F, eds. *Proceedings of a forum – gene flow among maize landraces, improved maize varieties, and teosinte: implications for transgenic maize*. Mexico City, Mexico: CIMMYT. 1995. 18–39.
33. Painter RH. Insects on corn and teosinte in Guatemala. *Journal of Economic Entomology*. 1955. 48: 36–42.
34. Moya-Raygoza G. Evaluación de la presencia y daño de los insectos rizófagos de *Zea mays* sobre *Zea diploperennis* en la Sierra de Manantlán, Jalisco. Masters thesis. 1987. University of Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, Mexico.
35. Moya-Raygoza G, Bedoy V, Santana E. Seasonal patterns of insect abundance in natural patches of *Zea diploperennis*. *Maydica*. 1990. 35: 177–82.
36. Moya-Raygoza G. Diversity of leafhoppers and their hymenopterous parasitoids in maize, teosinte and gamagrass related ecosystems. *Maydica*. 1994. 39: 225–30.
37. Melhus IE. A preliminary study of diseases of corn and some related hosts in Guatemala. *Iowa State College Journal of Science*. 1953. 27: 519–36.
38. Robert AM. Host ranges and races of the corn rusts. *Phytopathology*. 1962. 52: 1010–2.
39. Eddins AH. Infection of corn plants by *Physoderma zae-maydis* Shaw. *Journal of Agricultural Research*. 1933. 46: 241–53.
40. Borlaug NE. Diseases of teosinte in Mexico. *Phytopathology*. 1946. 36: 395.
41. Fuentes SF, Lourdes de la Isla M, Ullstrup AJ, Rodríguez AE. *Claviceps gigantea*, a new pathogen of maize in Mexico. *Phytopathology*. 1964. 54: 379–81.
42. Steenkamp ET, Coutinho TA, Desjardins AE, Wingfield BD, Marasas WFO, Wingfield MJ. *Gibberella fujikuroi* mating population E is associated with maize and teosinte. *Molecular Plant Pathology*. 2001. 2: 215–21.
43. Hesseltnine CW, Ellis JJ. *Helminthosporium*: secondary metabolites, southern leaf blight of corn, and biology. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 1971. 19: 707–17.
44. Martínez-Soriano J, Avina-Padilla K. Ustilago and the accidental domestication of maize. *Journal of Cereal Science*. 2009. 50: 302–3.
45. Vidaver AM, Carlson RR. Leaf spot of field corn caused by *Pseudomonas andropogonis*. *Plant Disease Reporter*. 1978. 62: 213–6.
46. Hiura M. Further note on the downy mildew of *Setaria italica*. *Japanese Journal of Plant Protection*. 1930. 17: 7.
47. Kenneth R. Downy mildews of graminaceous crops. In: Kenneth RG, ed. *The downy mildews*. London, UK: Academic Press. 1981. 367–94.
48. Suma S, Magarey RC. Downy mildew. In: Rott P, Bayley RA, Comstock JC, Croft BJ, Saumtally AS, eds. *A guide to sugarcane diseases*. Montpellier, France: CIRAD-ISSCT. 2000. 90–5.
49. Basandrai AK, Singh A. Fungal diseases of maize. In: Gupta VK, Paul YS, eds. *Diseases of field crops*. New Delhi, India: Indus Publishing Company. 2002. 102–27.
50. Smith DR, White DG. Diseases of corn. In: Sprague GF, Dudley JW, eds. *Corn and corn improvement*. Madison, WI, USA: American Society of Agronomy. 1988. 687–766.
51. Nault LR. Maize bushy stunt and corn stunt: a comparison of disease symptoms, pathogen and host ranges, and vectors. *Phytopathology*. 1980. 70: 659–62.
52. Nault LR, Gingery RE, Gordon DT. Leafhopper transmission and host range of maize rayado fino virus. *Phytopathology*. 1980. 70: 709–712.

53. Gómez R, León P. Maize rayado fino and related viruses. In: Koenig R, ed. The plant viruses. New York, NY, USA: Plenum Press. 1988. 213–33.
54. García P. E., Lozoya G. E. Genes de resistencia a enfermedades en plantas. *Revista Mexicana de Fitopatología*. 2004. 22(3): 414-22.
55. Dicke M, Hilker M. Induced plant defenses: from molecular biology to evolutionary ecology. *Basic and Applied Ecology*. 2003. 4: 3-14.
56. Kessler A, Baldwin IT. Plant responses to insect herbivory: the emerging molecular analysis. *Annual Review of Plant Biology*. 2002. 53: 299-328.
57. Agrawal AA. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*. 2001. 294 (5541). 321-6.
58. Morris SW, Vernooij B, Titatarn S, Starrett M, Thomas S, Wiltse CC, Frederiksen RA, Bhandhufalck A, Hulbert S, Uknes S. Induced resistance responses in maize. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 1998. 11: 643–58.
59. Balmer D, Planchamp C, Mauch-Mani B. On the move: induced resistance in monocots. *Journal of Experimental Botany*. 2013. 64: 1249–61.
60. Lyons R, Manners JM, Kazan K. Jasmonate biosynthesis and signaling in monocots: a comparative overview. *Plant Cell Reports*. 2013. 32: 815–27.
61. Glazebrook J. Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens. *Annual Review of Phytopathology*. 2005. 43: 205–27.
62. Schmelz EA, Alborn HT, Tumlinson JH. Synergistic interactions between volicitin, jasmonic acid and ethylene mediate insect-induced volatile emission in *Zea mays*. *Physiologia Plantarum*. 2003. 117: 403–12.
63. Sobhy IS, Erb M, Sarhan AA, El-Husseini MM, Mandour NS, Turlings TCJ. Less is more: treatment with BTH and laminarin reduces herbivore-induced volatile emissions in maize but increases parasitoid attraction. *Journal of Chemical Ecology*. 2012. 38: 348–60.
64. Huffaker A, Pearce G, Veyrat N, Erb M, Turlings TCJ, Sartor R, Shen Z, Briggs SP, Vaughan MM, Alborn HT et al. Plant elicitor peptides are conserved signals regulating direct and indirect antiherbivore defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 2013. 110: 5707–12.
65. Huffaker A, Dafoe NJ, Schmelz EA. ZmPep1, an ortholog of Arabidopsis elicitor peptide 1, regulates maize innate immunity and enhances disease resistance. *Plant Physiology*. 2011. 155: 1325–38.
66. Rojanaridpiched C, Gracen VE, Everett HL, Coors JF, Pugh BF, Bouthyette P. Multiple factor resistance in maize to European corn-borer. *Maydica*. 1984. 29: 305–15.
67. Coors JG. Resistance to the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Huber), in maize, *Zea mays* L., as affected by soil silica, plant silica, structural carbohydrates, and lignin. In: Gabelman WH, Loughman BC eds. Genetic aspects of plant mineral nutrition. Dordrecht, the Netherlands: Martinus Nijhoff Publishers. 1987. 445–56.
68. Ostrander BM, Coors JG. Relationship between plant composition and European corn borer resistance in three maize populations. *Crop Science*. 1997. 37: 1741–45.
69. Hedin P, Davis F, Williams WP, Hicks R, Fisher T. Hemicellulose is an important leaf-feeding resistance factor in corn to the fall armyworm. *Journal of Chemical Ecology*. 1996. 22: 1655–68.
70. Reynolds OL, Keeping MG, Meyer JH. Silicon-augmented resistance of plants to herbivorous insects: a review. *Annals of Applied Biology*. 2009. 155: 171–86.
71. Russel EW. Soil conditions and plant growth. New York, NY, USA. 1961. Longmans Green.
72. Goussain M. M., Moraes JC, Carvalho JG, Nogueira NL, Rossi ML. Efeito da aplicação de silício em plantas de milho no desenvolvimento biológico da lagartada cartucho *Spodoptera frugiperda* (J.E.Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). *Neotropical Entomology*. 2002. 31: 305–10.
73. Massey FP, Hartley SE. Physical defenses wear you down: progressive and irreversible impacts of silica on insect herbivores. *Journal of Animal Ecology*. 2009. 78: 281–91.
74. Buendgen MR, Coors JG, Grombacher AW, Russell WA. European corn borer resistance and cell wall composition of three maize populations. *Crop Science*. 1990. 30: 505–10.
75. Erb M, Flors V, Karlen D, de Lange E, Planchamp C, D'Alessandro M, Turlings TCJ, Ton J. Signal signature of aboveground-induced resistance upon belowground herbivory in maize. *Plant Journal*. 2009. 59: 292–302.
76. Schmelz EA, Kaplan F, Huffaker A, Dafoe NJ, Vaughan MM, Ni X, Rocca JR, Alborn HT, Teal PE. Identity, regulation, and activity of inducible diterpenoid phytoalexins in maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 2011. 108: 5455–60.
77. Lopez L, Camas A, Shivaji R, Ankala A, Williams P, Luthe D. Mir1-CP, a novel defense cysteine protease accumulates in maize vascular tissues in response to herbivory. *Planta*. 2007. 226: 517–27.
78. Gueldner RC, Snook ME, Wiseman BR, Widstrom NW, Himmelsbach DS, Costello CE. Maysin in corn, teosinte, and centipede grass. In: Hedin PA, ed. Naturally occurring pest bioregulators. Washington, DC, USA: American Chemical Society. 1991. 251–63.
79. Erb M, Gordon-Weeks R, Flors V, Camanes G, Turlings TCJ, Ton J. Belowground ABA boosts aboveground production of DIMBOA and primes induction of chlorogenic acid in maize. *Plant Signaling & Behavior*. 2009b. 4: 636–38.
80. Nielsen K, Boston RS. Ribosome-inactivating proteins: a plant perspective. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 2001. 52: 785–816.
81. Dowd PF, Mehta AD, Boston RS. Relative toxicity of the maize endosperm ribosome-inactivating protein to insects. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 1998. 46: 3775–79.

82. Balmer D, Flors V, Glauser G, Mauch-Mani B. Metabolomics of cereals under biotic stress: current knowledge and techniques. *Frontiers in Plant Science*. 2013. 4:82.
83. Erb M, Gordon-Weeks R, Flors V, Camanes G, Turlings TCJ, Ton J. Belowground ABA boosts aboveground production of DIMBOA and primes induction of chlorogenic acid in maize. *Plant Signaling & Behavior*. 2009a. 4: 636–38.
84. Glauser G, Marti G, Villard N, Doyen GA, Wolfender J-L, Turlings TCJ, Erb M. Induction and detoxification of maize 1,4-benzoxazin-3-ones by insect herbivores. *Plant Journal*. 2011. 68: 901–11.
85. Ahmad S, Veyrat N, Gordon-Weeks R, Zhang Y, Martin J, Smart L, Glauser G, Erb M, Flors V, Frey M et al. Benzoxazinoid metabolites regulate innate immunity against aphids and fungi in maize. *Plant Physiology*. 2011. 157: 317–27.
86. Shahid M, Esen A. DIMBOA-glu concentration in different taxa of teosinte. *Maize Genetics Cooperation Newsletter*. 1998. 72: 23–24.
87. Frey M, Schullehner K, Dick R, Fiesselmann A, Gierl A. Benzoxazinoid biosynthesis, a model for evolution of secondary metabolic pathways in plants. *Phytochemistry*. 2009. 70: 1645–51.
88. Erb M, Robert CAM, Hibbard BE, Turlings TCJ. Sequence of arrival determines plant-mediated interactions between herbivores. *Journal of Ecology*. 2011. 99: 7–15.
89. Rosenthal JP, Welter SC. Tolerance to herbivory by a stem-boring caterpillar in architecturally distinct maize and wild relatives. *Oecologia*. 1995. 102: 146–55.
90. Farías-Rivera LA, Hernández-Mendoza JL, Molina-Ochoa J, Pescador-Rubio A. Effect of leaf extracts of teosinte, *Zea diploperennis* L., and a Mexican maize variety, criollo ‘Urapeño’, on the growth and survival of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *The Florida Entomologist*. 2003. 86: 239–43.
91. Nault LR, Madden LV. Ecological strategies of *Dalbulus* leafhoppers. *Ecological Entomology*. 1985. 10: 57–63.
92. Gernert WB. Aphis immunity of teosinte-corn hybrids. *Science*. 1917. 46: 390–392.
93. Zhu F, Poelman EH, Dicke M. Insect herbivore-associated organisms affect plant responses to herbivory. *New Phytologist*. 2014. 204: 315–21.
94. Barr KL, Hearne LB, Briesacher S, Clark TL, Davis GE. Microbial symbionts in insects influence down-regulation of defense genes in maize. *PLoS ONE*. 2010. 5: e11339.
95. Robert CAM, Frank D, Leach K, Turlings TCJ, Hibbard B, Erb M. Direct and indirect plant defenses are not suppressed by endosymbionts of a specialist root herbivore. *Journal of Chemical Ecology*. 2013. 39: 507–15.
96. Huffaker A, Kaplan F, Vaughan MM, Dafoe NJ, Ni X, Rocca JR, Alborn HT, Teal PEA, Schmelz EA. Novel acidic sesquiterpenoids constitute a dominant class of pathogen-induced phytoalexins in maize. *Plant Physiology*. 2011b. 156: 2082–97.
97. Santiago R, Reid LM, Arnason JT, Zhu X, Martinez N, Malvar RA. Phenolics in maize genotypes differing in susceptibility to *Gibberella* stalk rot (*Fusarium graminearum* Schwabe). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2007. 55: 5186–93.
98. Spangler LM. Impact of lignin and caffeoyl coenzyme a O-methyltransferase 1 on *Aspergillus flavus* growth in maize cobs. Master thesis. 2008. The Pennsylvania State University, State College, PA, USA.
99. Morris SW, Vernooij B, Titatarn S, Starrett M, Thomas S, Wiltse CC, Frederiksen RA, Bhandhufalck A, Hulbert S, Uknes S. Induced resistance responses in maize. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 1998. 11: 643–58.
100. Maddaloni M, Forlani F, Balmas V, Donini G, Stasse L, Corazza L, Motto M. Tolerance to the fungal pathogen *Rhizoctonia solani* AG4 of transgenic tobacco expressing the maize ribosome-inactivating protein b-32. *Transgenic Research*. 1997. 6: 393–402.
101. Moeller DA, Tiffin P. Genetic diversity and the evolutionary history of plant immunity genes in two species of *Zea*. *Molecular Biology and Evolution*. 2005. 22: 2480–90.
102. Balmer D, Planchamp C, Mauch-Mani B. On the move: induced resistance in monocots. *Journal of Experimental Botany*. 2013. 64: 1249–61.
103. Chavan S. Identification of new sources of resistance against *Ustilago maydis* from the wild progenitor teosinte. Doctor Thesis. 2014. Faculty of The University of Georgia in Partial. Athens, Georgia
104. Moeller DA & Tiffin P. Geographic variation in adaptation at the molecular level: a case study of plant immunity genes. *Evolution*. 2008. 62: 3069–81.