

**PATRÓN DE HERENCIA PARA LA POLIEMBRIONÍA EN DOS
POBLACIONES EXPERIMENTALES DE MAÍZ**

HERMES REBOLLOZA HERNÁNDEZ

TESIS

**Presentada como requisito parcial
para obtener el grado de:**

**MAESTRO EN CIENCIAS
EN FITOMEJORAMIENTO**



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA

ANTONIO NARRO

Buenavista, Coahuila, México

Marzo, 2010

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

DIRECCIÓN DE POSTGRADO

**PATRÓN DE HERENCIA PARA LA POLIEMBRIONÍA EN DOS
POBLACIONES EXPERIMENTALES DE MAÍZ**

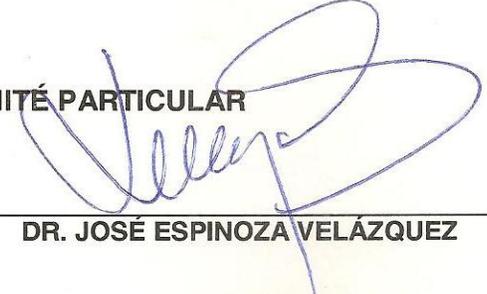
**TESIS POR
HERMES REBOLLOZA HERNÁNDEZ**

Elaborada bajo la supervisión del Comité Particular de Asesoría y
aprobada como requisito parcial para optar al grado de:

**MAESTRÍA EN CIENCIAS
EN FITOMEJORAMIENTO**

COMITÉ PARTICULAR

Asesor principal



DR. JOSÉ ESPINOZA VELÁZQUEZ

Asesor:

DR. VÍCTOR MANUEL ZAMORA VILLA

Asesor:

M.C. DANIEL SÁMANO GARDUÑO



DR. JERÓNIMO LANDEROS FLORES

Director de Postgrado

Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. Marzo de 2010.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. José Espinoza Velázquez, por su temple, conducta y dirección en los procesos de mi formación profesional de maestría; **Al Dr. Víctor Manuel Zamora Villa**, por sus enseñanzas integrales; así mismo al **M. C. Daniel Sámano Garduño**.

Agradezco al Dr. Jerónimo Landeros Flores, por su apoyo en las gestiones que culminaron en la obtención del grado académico.

Agradezco al Dr. Víctor Manuel González Vázquez, al Ing. Raúl Gándara Huitrón, y los C. Rogelio Burciaga Vera y Catarino Clemente Zamora por su apoyo en las tareas y labores de campo que permitieron la realización y culminación del trabajo de investigación.

Agradezco a la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro; así mismo al personal administrativo, tanto de la Dirección de Posgrado como del Departamento de Fitomejoramiento e Instituto Mexicano del Maíz; por haberme apoyado en las gestiones que culminaron en la obtención del grado académico.

DEDICATORIA

Es el fruto que brindo a mi **Esposa Maricruz Teresa**, a mis hijas **Indira Tonalli, Mariher Ayonectili y Yaiza Ileana**.

A mis padres, **J. Jesús y Candelaria**; a quienes entrego una cosecha más de sus esfuerzos, sacrificios y confianza; dedico también la presente a mi hermana **Karla** y cuñado **Alejandro**; a mi hermano y cuñada; **Yus y María Teresa Angélica**; así como a mi hermano y cuñada **Zoser y Perla Aurora**.

A mis sobrinos **Omar Alejandro, Zoser Brandon Arath y Ámbar María, Iván Octavio, Yus Gael y Alán Jerik**.

COMPENDIO

**PATRÓN DE HERENCIA PARA LA POLIEMBRIONÍA EN DOS
POBLACIONES EXPERIMENTALES DE MAÍZ**

POR

HERMES REBOLLOZA HERNÁNDEZ

**MAESTRÍA EN CIENCIAS
EN FITOMEJORAMIENTO**

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO
BUENAVISTA, COAHUILA, MÉXICO, MARZO, 2010**

DR. JOSÉ ESPINOZA VELÁZQUEZ ---Asesor---

Palabras clave: *Zea mays* L., poliembrionía, herencia, análisis genético mendeliano, epistasis.

Este trabajo de investigación plantea un patrón de herencia para la poliembrionía (PE) observada en dos poblaciones experimentales de maíz (*Zea mays* L.); se propone que la acción de dos loci con dominancia completa, epistáticos uno sobre el otro cuando presentan alelos dominantes, controlan la

expresión de planta normal por semilla, mientras que la condición doble recesivo permite la expresión de la PE. El análisis genético incluyó evaluación de filiales F_1 , F_2 y RC_1 ; para ello, dos poblaciones poliembriónicas, IMM-UAAAN-BAP (en breve, D), e IMM-UAAAN-NAP (C) fueron cruzadas con ocho materiales, seis comerciales, un híbrido simple experimental (Exp 1) y una población de alto contenido de aceite (HOC), proveniente de CIMMYT (Exp 2), lo cual permitió constituir 16 grupos F_1 (ciclo O-I, 2007/08, en Tepalcingo, Mor.); a partir de éstos, fueron generadas las respectivas 16 F_2 (ciclo P-V, 2008, Buenavista, Coah.); también, cruas de F_1 hacia D y C (RC_1) fueron generadas durante P-V, 2009, en Buenavista, Coah. Las variables de respuesta: frecuencia de emergencia (FE), frecuencia de plántulas anormales (FA) y frecuencia de poliembriónía (FPE); los tamaños de muestra en los diversos experimentos, estuvieron en el rango de 200 a 6000 semillas; la evaluación de los diversos grupos experimentales fue desarrollada bajo condiciones de invernadero y campo, con excepción de RC_1 que se experimentó sólo bajo invernadero (plántulas de dos semanas de edad); el diseño experimental en todo caso fue de bloques completos al azar, con 4 y 5 repeticiones para campo e invernadero, respectivamente. La segregación PE en F_2 se probó con la H_0 : 15:1, (plantas PE, genotipos doble recesivos) y H_0 : 12:4 para retrocruzas; la prueba de hipótesis fue con X^2 , 1 g.l.

Los resultados indicaron que la PE no se expresa a nivel de F_1 pero reaparece en F_2 y RC_1 en proporciones de 3 a 7%, y de 13 a 22%

respectivamente; estas proporciones son compatibles a las hipótesis bajo prueba, con la consideración de casos de penetrancia incompleta reducen la proporción esperada (de acuerdo a las hipótesis) en 10 a 50%, en función de la fuente de PE (polinizadores) de que se trate y del material exótico asociado; el carácter PE penetró completamente en F_2 [comercial 2, 4, Exp 1, x C y D] y parcialmente en los grupos F_2 [comercial 1, 3, 5, 6, Exp 2, x C y D], tanto en invernadero y campo. Las diferencias ($P \leq 0.01$) entre grupos en combinación con D y C para la FPE, evidencian la respuesta gradual y diferente en la expresión del carácter; la prueba de t permitió dilucidar que los resultados fueron consistentes, sea presentando la proporción esperada o reduciéndola en alguna medida (20 a 50%), independientemente del progenitor masculino en la cruce de origen (F_1).

La penetrancia incompleta del carácter PE en las RC_1 hacia D fue de manera generalizada, mientras que en las RC_1 hacia C fue de manera gradual y diferente, ocasionando diferencias ($P \leq 0.01$) entre polinizadores; esto derivó en un comportamiento diferencial al comparar los promedios de ambas RC_1 , que tienen el mismo progenitor femenino en la cruce de origen (las F_1). Las evidencias apoyan fuertemente la propuesta de que la PE es un carácter heredable, cualitativo, controlado por dos loci con interacción epistática del tipo 15:1.

Adicionalmente a las pruebas de hipótesis para el patrón de herencia de la PE, se llevaron a cabo dos ensayos de rendimiento con la finalidad de obtener información preliminar sobre el comportamiento agronómico de las combinaciones germoplásmicas de fuentes exóticas (maíces comerciales y experimentales) en cruza con las poblaciones poliembriónicas (D y C), ya que en la línea de trabajo de estos temas, se pretende llevar a cabo la reconstitución genética de las poblaciones PE, agregando muestras de genes que contribuyan a potenciar atributos agronómicos. Para ello, Los grupos F_1 y las poblaciones C y D fueron establecidas en las localidades: Buenavista, Coah., y Calvillo, Ags., ciclo P-V 2008. El diseño experimental fue en bloques completos al azar con 2 y 3 repeticiones, respectivamente. Dado las buenas características resultantes (rendimiento de mazorca ha^{-1} , días a floración, inserción de mazorca, y porcentaje de germinación) los datos sugieren realizar la reconstitución de C a partir de segregantes F_2 que exhiban el carácter PE en las combinaciones con Com 1, 3, 6, y Exp 2; mientras que D puede favorecerse con Com 1, 2, 4, 5.

ABSTRACT

**INHERITANCE PATTERN FOR POLYEMBRYONY IN TWO EXPERIMENTAL
MAIZE POPULATIONS**

BY

HERMES REBOLLOZA HERNÁNDEZ

MASTER OF SCIENCE DEGREE IN PLANT BREEDING

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO
BUENAVISTA, SALTILLO, COAHUILA, MÉXICO, MARCH, 2010**

DR. JOSÉ ESPINOZA VELÁZQUEZ - - -advisor- - -

Index words: *Zea mays* L., polyembryony, inheritance, Mendelian genetic analysis, epistasis interaction.

This research work deals with a probable inheritance pattern for polyembryony (PE) observed in two experimental maize populations (*Zea mays* L.); it is proposed that single plant per germinated seed (normal condition) is controlled by two loci, epistatic one to each other when dominant; the cases of PE are due only under double homocigous recessives. The genetic analysis

evaluates filials F_1 , F_2 , and BC_1 , which were generated by crossing two PE populations, named IMM-UAAAN-BAP (D in short) and IMM-UAAAN-NAP (C) with eight Non-PE materials, six commercial hybrids, one experimental simple cross (Exp 1) and one high oil corn population from CIMMYT (Exp 2). In doing so, 16 F_1 cross were obtained (B cycle, 2007/2008, Tepalcingo, Mor.); from these, the proper 16 F_2 groups were generated (A cycle, 2008, Buenavista, Coah.); also, F_1 were back crossed (BC_1) to D and C (A cycle, 2009, Buenavista, Coah.). Response variables were percentages: of germination (FE), abnormal seedlings (FA) and polyembryony (FPE). Seed samples used in the different experiments ranged from 200 to 6000. Filials evaluation was done under field and greenhouse conditions but BC_1 under greenhouse only (seedlings of two weeks). A complete random blocks design was used in all experiments, with 4 and 5 repetitions for field and greenhouse evaluations, respectively. The segregation analysis was done with the H_0 : 15:1 (for F_2) and H_0 : 12:4 (for BC_1), applying X^2 , 1 d.f. tests.

Results indicated that PE is not expressed in F_1 but reappears in F_2 and BC_1 in proportions of 3 to 7 % and 13 to 22 % respectively. These frequencies are compatible with the tested hypothesis if one takes into account the incomplete penetrance in a range of 10 to 50 % depending on the PE pollinator and/or the exotic germplasm source; the PE trait penetrated completely in groups F_2 [com 2, 4, Exp 1, x C and D], while in F_2 groups [com 1, 3, 5, 6 and Exp 2, x C and D] the penetrance was incomplete; these performance were

observed under field and greenhouse evaluations. The statistical differences ($P \leq 0.01$) for FPE in both germplasm groups are strong evidences for the gradual end different trait expressions. The t test confirmed the consistency of results in all experiments, showing the right expected proportions or reducing them in some degree (20 to 50%), no matter which pollinator was in the first crossing (F_1). The incomplete penetrance of PE trait in BC_1 toward D was generalized meanwhile the one to C was gradual and different leading to statistical differences ($P < 0.01$) among pollinators; these situation led to differences between means of the PE proportion's reduction amount in spite of having the same maternal parents in the former cross (F_1). The evidences strongly support that PE is a qualitative inherited trait, under the control of two dominant loci, epistatic interaction of the type 15:1.

Additional to the hipótesis testing for the PE trait inheritance pattern, there were developed two yield assays in order to obtain preliminary information about the agronomic performance from the maize germplasm combination among exotic and polyembryonic (D and C) sources. It is this program's further objective the possibility of genetic reconstitution of those PE experimental populations, adding new gene sources to potentialize their agronomic attributes. In this context, the 16 F_1 groups, D and C populations samples were sowed in two experiments, locations Buenavista, Coah. and Calvillo, Ags. In the A cicle, 2008. A complete block design was used in both experiments, 2 and 3 repetitions respectively. Given the good behavior of some groups combinations

in traits as: ear yield ha^{-1} , days to tasseling, ear insertion, and germination percentage, it was suggested that population C could be favored by adding genes from materials of the kind of Com 1, 3, 6, and Exp 2; meanwhile D can be favoured with Com 1, 2, 4, and 5.

ÍNDICE DE CONTENIDO

	Página
ÍNDICE DE CUADROS	1
INTRODUCCIÓN	3
Objetivos.....	6
Hipótesis.....	6
REVISIÓN DE LITERATURA	7
Poliembrionía.....	7
Mecanismos genéticos que controlan la Poliembrionía en maíz.....	9
Epistasis.....	12
Retrocruza.....	12
Penetrancia y Expresividad.....	13
Análisis genético de caracteres cuantitativos y cualitativos.....	14
MATERIALES Y MÉTODOS	16
Material genético.....	16
Descripción de Experimentos.....	17
Evaluación, campo e invernadero para análisis genético del caracter PE.....	17
Variables de respuesta para PE, invernadero y campo.....	19
Análisis estadístico.....	20

Evaluación agronómica de grupos F ₁	21
Variables de respuesta para ensayos de rendimiento.....	21
Análisis línea por probador.....	22
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	24
Validación del patrón de herencia.....	24
F1, invernadero y campo.....	31
F ₂ , Invernadero y Campo.....	32
RC ₁ , Retrocruzas.....	36
Reconstitución de las Poblaciones BAP y NAP a través de cruzamientos con materiales No-PE.....	37
CONCLUSIONES.....	43
RESUMEN.....	44
LITERATURA CITADA.....	46
APÉNDICE.....	50
ARTÍCULO	52

ÍNDICE DE CUADROS

	Página
Cuadro 3.1. Material genético base, utilizado en la evaluación.	16
Cuadro 3.2. Localización de experimentos.	17
Cuadro 4.1. Promedio y desviación standard de dos repeticiones del número de plántulas emergidas y PE en grupos F ₁ , evaluados en invernadero.	25
Cuadro 4.2. Valores promedio y desviación standard de cinco repeticiones por variable, en cada grupo germoplásmico F ₂ , y significancia de “t” entre frecuencias de la variable en cada grupo. Evaluados en invernadero.	26
Cuadro 4.3. Valores promedio de cinco repeticiones por variable de las retrocruzas hacia los polinizadores, y significancia de “t” entre frecuencias de la variable en cada grupo en invernadero.	27
Cuadro 4.4. Promedio de tres y cuatro repeticiones del número de plántulas emergidas (E) y poliembriónicas (PE) de F ₁ y F ₂ , respectivamente, evaluados en campo y significancia de “t” entre frecuencias de la variable en cada grupo.	28
Cuadro 4.5. Cuadrados medios de 3 caracteres en combinaciones germoplásmicas F ₂ y retrocruzas evaluadas en invernadero. Saltillo, Coahuila. 2009.	29
Cuadro 4.6. Cuadrados medios de caracteres en combinaciones germoplásmicas F ₂ evaluadas en campo.	31
Cuadro 4.7. χ^2 calculada en invernadero y campo para el análisis genético.	34

Cuadro 4.8. Número y frecuencia de plántulas PE registradas en invernadero en grupos F_1 y F_2 .	35
Cuadro 4.9. Número y frecuencia de plántulas PE registradas en campo de grupos F_1 y F_2 .	35
Cuadro 4.10. Número y frecuencia de plántulas PE, registradas en invernadero en la retrocruza hacia los polinizadores D y C.	37
Cuadro 4.11. Promedios y desviación standard de caracteres agronómicos de cruzas y progenitores en Buenavista, Coah. y Calvillo, Ags.	38
Cuadro 4.12. Cuadrados medios del análisis combinado para caracteres agronómicos evaluados en Buenavista, Coahuila y Calvillo, Aguascalientes. 2008.	39
Cuadro 4.13. Promedios de caracteres agronómicos de campo e invernadero de cruzas y progenitores masculinos.	41

I. INTRODUCCIÓN

La condición de semilla prolífica o poliembrionía en maíz (PE) es un carácter con potencial en rendimiento agronómico y calidad nutrimental del grano (Espinoza *et al.*; 1998). La PE genera más de un embrión por semilla, reportada en varias especies de plantas superiores y puede generarse de varias formas durante la embriogénesis (Webber, 1940; Erdelska, 1996). Experimentalmente, la PE fue observada en semillas de maíz irradiadas con rayos X a granos de polen (Morgan y Rappleye, 1951) con proporciones menores de 20%, en función de la dosis creciente de radiación. También, Pesev *et al.* (1976) utilizaron la condición gemelar para generar líneas endogámicas a partir de una población con plantas que presentaron dos embriones; las líneas generadas presentaron proporciones variables de plantas gemelas (2 a 25%), reportando además comportamientos especiales en la división meiótica, así como niveles superiores en contenidos de lisina y aceites en grano.

La utilización de la PE en el diseño de variedades de maíz permitiría impulsar la eficiencia de los sistemas agropecuarios, resaltando el ahorro en el número de semillas y la producción de materia seca ha^{-1} , e incrementar la calidad nutrimental del grano; razones suficientes para conocer y llegar a tener un dominio de los mecanismos genéticos que la controlan. Al respecto, se conoce que la PE puede regirse tanto por genes simples mendelianos como por genes cuantitativos; en el primer caso, se conoce una mutación recesiva designada como alelo *ig*, “indeterminated gametophite”; dicho gen, en condición

homocigótica genera 6% de poliembrionía, y 3% de monoploidía (Hallauer y Miranda, 1988). Otro reporte (Pilu, 2000) señala que la PE se debe a la acción de un gen recesivo. La PE, tratada como un carácter cuantitativo puede apreciarse en Pesev *et al.* (1976), quienes por medio de selección y generación de líneas endogámicas observaron un incremento de la frecuencia de la PE. En México, investigadores del Instituto Mexicano del Maíz “Dr. Mario E. Castro Gil” de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (IMM-UAAAN) han desarrollado poblaciones de interés poliembriónico; las primeras investigaciones permitieron establecer que la condición gemelar obedecía a un patrón de herencia cuantitativo (Castro, 1979; Rodríguez, 1981), con una heredabilidad cercana a 70%, calculada por vía de progenie-progenitor promedio (Espinoza *et al.*, 1998).

Por otra parte, se sabe que las poblaciones del IMM-UAAAN-BAP, Braquítica de alta Poliembrionía (en lo sucesivo se denotará con la letra D) e IMM-UAAAN-NAP, Normal de alta Poliembrionía (en lo sucesivo se denotará con la letra C); no poseen el gen *ig*, y las evidencias sobre euploidía se refieren a la presencia de tejidos somáticos triploides, pero no individuos monoploides (Espinoza *et al.*, 2000).

En relación a la experimentación que sitúa a la PE como un carácter cuantitativo en las poblaciones del IMM-UAAAN, datos de cinco ciclos de selección directa (poblaciones PE, D y C) y reversa (poblaciones No-PE, A y B), Espinoza y Vega (2000) calcularon valores de heredabilidad realizada (cociente

al dividir respuesta a la selección sobre diferencial de selección R/D) del orden de 11 y 14% para el incremento en la poliembrionía; mientras que en las dos poblaciones de selección reversa, en contra de la PE, la R/D fue de 70 a 80%; cabe destacar que la selección reversa fue aplicada a los grupos que presentaban una PE acumulada de 55%, donde la respuesta a la selección en contra de la PE fue alta, logrando reducirla a proporciones menores a 10% en sólo cinco ciclos; en ese tiempo, los autores proponen que la herencia de la poliembrionía es cuantitativa.

Un punto relevante es que la selección recurrente practicada para concentrar la PE en los maíces IMM-UAAAN a lo largo de 20 ciclos (1972 a 2008) ha resultado en frecuencias de 65 a 70%; la ganancia de selección se redujo considerablemente a partir de 1996, lo que parece haber alcanzado un techo infranqueable por selección. Dado el caso, es tiempo de revisar la propuesta de herencia cuantitativa para la PE en estas poblaciones, a través de un análisis genético apropiado para caracteres de herencia simple.

Los datos provenientes de experimentos realizados con poblaciones PE, dan indicio de un modelo alternativo a los antes citados. La información parcial proviene de progenies segregantes al combinar germoplasma PE con fuentes normales. En esta perspectiva, se propone un nuevo patrón de herencia para la poliembrionía en los maíces del IMM-UAAAN, bajo los siguientes.

Objetivos:

Probar y validar el modelo de dos loci con interacción epistática y dominancia completa en ambos pares de genes a través del análisis mendeliano de la segregación de progenies F_1 , F_2 y RC_1 en dos poblaciones PE experimentales del Instituto Mexicano del Maíz de la UAAAN.

Obtener información de caracteres agronómicos de grupos F_1 a través del establecimiento de ensayos de rendimiento y evaluación de invernadero para dilucidar las mejores opciones de materiales No-PE para la reconstitución genética de D y C a mediano plazo.

Hipótesis:

El carácter Poliembrionía de las poblaciones experimentales IMM-UAAAN está gobernado por la interacción epistática de dos loci con dominancia completa en ambos pares de genes, cuya manifestación fenotípica es de penetrancia incompleta (70 a 80%) y expresividad variable.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

Poliembrionía

La poliembrionía (PE) es un carácter que genera más de un embrión por semilla; el fenómeno se reporta para varias especies, géneros y familias de plantas superiores de angiospermas y gimnospermas. Webber (1940) clasifica a la PE como: 1) *Poliembrionía esporofítica*: los embriones esporofíticos se derivan, ya sea de las células de la nucela o del integumento, estas células se dividen, crecen y se desarrollan dentro del saco embrionario, lo que genera de uno a varios embriones, reemplazando la formación del embrión gamético; no define si el estímulo de la polinización y fertilización repercute en la formación de los embriones; 2) *Poliembrionía segmentada ó dividida (cleavaje)*: resulta de la separación y/o división del cigoto en dos o más unidades, las cuales se desarrollan en embriones separados, son monocigóticos, por lo que las plantas resultantes son idénticas; 3) *Poliembrionía simple*: en gimnospermas, se caracteriza por la formación de óvulos múltiples a partir de una megaspora (célula madre), los cuales se fusionan con núcleos generativos provenientes del polen y; 4) *Poliembrionía euploide*: genera plantas tanto monoploides como euploides, reportado en varios géneros de plantas, mayormente en gramíneas.

El mismo autor reporta que existe *Poliembrionía Verdadera y falsa*; y define a la primera como la producción de embriones múltiples dentro del saco embrionario, mientras que la falsa poliembrionía es la producción múltiple de

embriones derivados de varios sacos embrionarios, estos últimos se forman a partir de: a) megasporocitos (célula madre) de diferente nucela; b) de dos o más megasporocitos, megasporas hermanas ubicados en la misma nucela y; c) del megasporocito normal y apospórico de la misma nucela.

El análisis histológico permitió distinguir los tipos principales de poliembrionía en maíz. En esta perspectiva; considerando el origen de los embriones, su localización en el grano ó carióspside, diferencias morfológicas, y el tipo de germinación; Erdelska (1996), plantea que la PE se origina por embriones gemelos, los cuales provienen de sacos embrionarios múltiples que están colocados en lados opuestos del grano, no comparten tejidos y/o estructuras y su germinación es independiente; así mismo, refiere casos de plántulas gemelas o tripletes originados de células individuales del saco embrionario o de ovocélulas múltiples, las cuales están estrechamente unidas, sólo las separan capas epidérmicas, comparten el endospermo, las plúmulas y las radículas son independientes. Por último, reporta embriones múltiples originados por la multiplicación de la célula huevo (cleavaje), de manera espontánea o después de la inducción de algún estímulo; los embriones comparten un soporte común, parte del escutelo y capas superficiales de la radícula, por lo tanto, su germinación es con un sistema radical complejo y con plúmulas separadas.

La poliembrionía inducida es un caso realizado por Morgan y Rappleeye (1951), al irradiar polen de una línea pura con rayos X a las dosis de 600, 2600 y 3720 r; posteriormente, con plantas de la misma línea (no irradiada), utilizadas como progenitor femenino, fueron fecundadas con el polen irradiado; en la progenie de este cruzamiento, estos investigadores reportaron plántulas múltiples (dobles y triples) en la frecuencia de 1.6, 12.7, y 18.1%, para dosis de 600, 2600 y 3720 r, respectivamente.

En México, la identificación de semillas de maíz con capacidad de generar de manera natural, plantas gemelas simultáneas, que desarrollan productivamente, fue detectada en una población denominada “selección superenana” por investigadores del Instituto Mexicano del Maíz “Dr. Mario E. Castro Gil” de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (IMM-UAAAN); la frecuencia inicial del carácter fue de 1 a 2%, y a partir de procedimientos de selección recurrente, se logró incrementar la frecuencia a niveles de 33 % en los primeros cuatro ciclos (Castro y Rodríguez, 1978; Castro, 1979).

Mecanismos genéticos que controlan la Poliembrionía en maíz

Los mecanismos propuestos para el control genético de la PE en maíz son de dos tipos, genes mayores, recesivos, y cuantitativos. Para el primer caso, la PE descrita por Hallauer y Miranda (1988), refiere una mutación recesiva designada “gametofito indeterminado” (alelo, *ig*) que afecta al saco

embrionario de los individuos homocigotos; los efectos de este gen son: plantas mutantes homocigóticas con genotipo *igig* (estériles); los cariósides en plantas homocigóticas *igig* y plantas heterocigóticas *Igig* son abortivos ó defectuosos en el orden del 50 y 25%, respectivamente; el 6% son semillas poliembriónicas con endospermo normal cuyo gen *ig* lo recibieron del progenitor femenino con genotipo *Igig* o *igig*; y monoploidía en el 3% de los casos de cruza con progenitores femeninos con genotipo *igig*. De tal modo, que el gen *ig* también ocasiona la pérdida de las funciones normales del desarrollo del gametofito femenino. En el mismo orden, la herencia mendeliana de la PE reportada por Pilu (2000); hace referencia de un mutante mono-génico recesivo, cuyo homocigoto permite la expresión del carácter.

En otras especies pertenecientes a la familia de las gramíneas, como el centeno; Linancero y Vázquez (1994), refieren la presencia de un gen mutante monogénico, el cual codificó un alto contenido de semillas poliembriónicas en la progenie de plantas regeneradas a través de cultivo de tejidos; la mutación indujo el desarrollo de embriones extra, alteró la división celular (mitosis y meiosis). El análisis genético indicó que el desarrollo de semillas poliembriónicas es un carácter heredable controlado por un gen dominante; así mismo, reportaron que la expresión del fenotipo del progenitor femenino puede tener un citoplasma específico.

Retomando la PE en maíz, desde el punto de vista cuantitativo, existen varios informes en la literatura que así lo aluden, como el reportado por Pesev

et al. (1976) quienes desarrollaron un programa de selección para el carácter PE a partir de una población base donde apareció el carácter de manera natural, en muy baja frecuencia; generaron 14 líneas endogámicas, las cuales documentaron frecuencias de 2 a 25%, considerada por los autores como una respuesta positiva.

En México, investigadores del Instituto Mexicano del Maíz de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (IMM-UAAAN) reportan que la PE de dos poblaciones experimentales es de índole cuantitativo; en las últimas tres décadas han aplicado selección recurrente a la población fundadora (Castro, 1973 y 1979; Rodríguez, 1981). De entonces a la fecha, la frecuencia en PE ha pasado de 1.5% (población de origen) a 70% en las poblaciones actuales, identificadas como D, enanas de alta PE, y C, porte normal, alta PE. El manejo de éstas por los investigadores es través de cruzas meso-fraternales, evaluando el comportamiento de familias de medio hermano en invernadero y campo. Con la finalidad de contar con poblaciones control a las de tipo PE (D y C), a partir de 1996 se inició un proceso de selección reversa, generando dos versiones, la A (enana, baja PE) y B (alta, de baja PE) las cuales pasaron de una frecuencia PE inicial de 55% a una actual, menor a 3% (Espinoza y Vega, 2000).

En resumen, la PE bajo estudio por los investigadores del IMM-UAAAN ha sido concentrada en dos poblaciones (D y C) altamente PE bajo la

suposición de herencia cuantitativa; sin embargo, dada la invariante condición de recesividad en las progenies cuando éstas poblaciones se cruzan con materiales No-PE, e incluso, cuando se generan líneas de endogamia, nivel S_1 y S_2 donde la condición de homocigosis no influye de manera significativa a incrementar la frecuencia PE (Musito *et al.*, 2008), parece necesario replantear hipótesis sobre el mecanismo de herencia de la PE en estos maíces.

Epistasis

La epistasis es un mecanismo genético, aplicable a genes que influyen en características cualitativas y cuantitativas; en el primero de estos, los análisis genéticos involucran a la interacción de dos pares de genes ubicados en cromosomas diferentes, que afectan un mismo carácter. La interacción entre loci es variada, en función de la dominancia o recesividad del alelo epistático y/o hipostático. Los tipos de epistasis más comunes son: dominante simple (12:3:1); simple recesiva (9:3:4); con efecto acumulativo (9:6:1); doble dominante (15:1); doble recesiva (9:7) e interacción entre genes dominantes y recesivos (13:3), (Strickberger, 1978).

Retrocruza

La retrocruza o cruce de prueba es el cruzamiento de la progenie F_1 hacia el progenitor recurrente, y en ocasiones a cualquiera de los dos progenitores; son clásicos en el análisis genético para probar patrones de herencia bajo la suposición de herencia cualitativa; otro aplicación es en programas de mejoramiento genético para incorporar caracteres cualitativos a

variedades comerciales o a poblaciones experimentales; al respecto, Ramírez (1995) con el propósito de mejorar poblaciones criollas de maíz, a partir de 21 variedades criollas y cinco mejoradas generaron 105 cruza F_1 , realizó RC_1 con los criollos, cuya descendencia fue evaluada para seleccionar los mejores y retrocruzarlos con los progenitores mejorados. Por otra parte, Barrera (1998), encontró significancia estadística en los caracteres rendimiento y altura de planta, al generar líneas a partir de razas de maíz, ambos casos, utilizaron la retrocruza limitada de Márquez (1990).

Penetrancia y Expresividad

La penetrancia se define como el porcentaje de individuos con el alelo bajo observación, que exhibe al fenotipo asociado a ese alelo. Las razones posibles de que existan individuos que tienen un genotipo y no expresen su fenotipo correspondiente son: 1) la influencia del ambiente, ya que los individuos con el mismo genotipo pueden mostrar un rango de expresión fenotípica dependiendo del ambiente; 2) influencia de otros genes del tipo modificadores, genes epistáticos, o supresores en el resto del genoma, los cuales se activan para impedir la expresión de un fenotipo en particular y; por último, 3) el efecto secundario de un fenotipo mutante, estos efectos causan la ausencia de la función de un gen.

La penetrancia completa permite distinguir fenotipos mutantes de los de tipo normal debido a que la mutación es cien por ciento penetrable. Sin

embargo, muchas mutaciones muestran penetrancia incompleta debido a que cada genotipo no expresa su fenotipo correspondiente. (Griffiths *et al.*, 2005).

La expresividad describe el rango de expresión fenotípica; mide el grado con el que un alelo determinado está expresado a nivel fenotípico; en otros términos, es la medición de la intensidad de la expresividad del fenotipo. Los grados diferentes de expresión en individuos se deben a la variación en la constitución alélica del resto del genoma o los factores ambientales. (Griffiths *et al.*, 2005).

En resumen, los términos de penetrancia y expresividad cuantifican la expresión genética por variaciones ambientales y fondos genéticos; ellos miden, respectivamente, el porcentaje de casos en el cual el gen está expresado y el nivel de expresión (Griffiths *et al.*, 2005).

Análisis genético de caracteres cuantitativos y cualitativos

El análisis genético de caracteres cualitativos, y en ocasiones cuantitativos, requiere evaluar filiales F_1 , F_2 y realizar RC_1 para determinar efectos genéticos epistáticos. Al respecto, Eta-Ndu y Openshaw (1999) derivaron cruza F_1 ; a partir de éstas generaron progenies F_2 ; las cuales autofecundaron y retrocruzaron hacia F_1 y las líneas paternas para probar efectos epistáticos de genes que controlan rendimiento de grano. El estudio se

realizó en dos localidades de Minnesota, EUA, por dos años, emplearon un diseño de bloques al azar con dos repeticiones en arreglo de parcelas divididas; los resultados sugirieron la presencia de interacción no alélica.

La estrategia del análisis genético, a través de filiales F_1 , F_2 y RC_1 , es útil para determinar el tipo de herencia de caracteres cualitativos. Al respecto, Meng *et al.* (2007) estudiaron la herencia del carácter espiga con mayor y menor esterilidad en maíz y reportaron una frecuencia de 12.8:1 en la población segregante F_2 y de 2.7:1 en RC_1 para espigas con menor esterilidad. La prueba de X^2 indicó que las variantes con menor esterilidad está determinada por una herencia paterna de dos genes doble dominantes. De manera análoga, Knauff *et al.* (1991) en el análisis genético para el carácter color de la testa en cacahuate, al cruzar dos materiales con testa blanca, directa y recíprocamente, encontraron en filiales F_2 , la proporción segregante 15:1, blancos: rosa, en ambas direcciones de cruce; estos resultados indicaron que dos loci independientes, con completa dominancia en cada locus, determinan el color blanco de la testa. En este contexto, existe el reporte de que los caracteres cualitativos son poco influenciados por el ambiente (Balestri *et al.*, 2008), quienes no encontraron diferencias en la frecuencia de plantas gemelas en la especie *Posidonia oceánica* al estudiarla a través de años (ciclos), en la misma localidad.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

Material Genético

El material genético utilizado (Cuadro 3.1) lo constituyeron las poblaciones: IMM-UAAAN-BAP, en lo sucesivo D (maíces enanos, alta PE), IMM-UAAAN-NAP, en lo sucesivo C (Maíces porte normal, alta PE); una cruce simple AN-30- IMM-UAAAN (Exp 1); la población Tuxpeño-HOC (Exp 2); seis híbridos comerciales; así como las 16 combinaciones germoplásmicas (F_1), resultantes al cruzar los materiales No-PE con las poblaciones PE; sus respectivas F_2 y retro-cruzas (RC1).

Cuadro 3.1. Material genético base, utilizado en la evaluación.

Núm. de Material	Denominación	Fuente
1	Com 1	Pionner
2	Com 2	Asgrow
3	Com 3	Dekalb
4	Com 4	Asgrow
5	Exp 2	Cimmyt
6	Com 5	Dekalb
7	Exp 1	IMM-UAAAN
8	Com 6	Asgrow
	D y C	IMM-UAAAN
	F_1 , F_2 y RC ₁	(Com y Exp) x C; x D

Cuadro 3.2. Localización de experimentos.

Localidad	Lat. N	Long W	Altitud (msnm)	Precipitación (mm)	Clima
[†] Invernadero y Campo experimental de la UAAAN Buenavista, Coah.	25° 23'	101° 00'	1743	445	Templado (19°C)
^{††} Campo experimental del CBTA No. 61. Calvillo, Ags.	21° 50'	102° 42'	1665	600	Semiseco, semicálido (19 °C)
^{†††} Campo experimental "Dr. Mario E. Castro Gil". Tepalcingo, Mor.	18° 26'	98° 18'	1100	912	Cálido (20.5 °C)

Fuente: [†] datos CETENAL, México 1975^a; ^{††} datos CNA, 2008 y ^{†††} datos Taboada *et al*, 1993.

Descripción de Experimentos

1. Evaluación, campo e invernadero para análisis genético del carácter PE

El establecimiento y manejo de experimentos con grupos F₁, F₂ se llevaron a cabo bajo condiciones de campo e invernadero en Buenavista, Coah. y en el campo experimental "Dr. Mario E. Castro Gil" de la UAAAN en Tepalcingo, Mor. Las RC₁ se generaron y evaluaron sólo en invernadero, instalaciones de la UAAAN en Buenavista.

Los grupos F_1 se obtuvieron en el ciclo O-I 2007/08 en Tepalcingo, Mor.; éstos fueron sembrados en Buenavista, Saltillo, Coah., ciclo P-V, 2008; a través de cruza fraternales entre F_1 del mismo grupo, se obtuvieron las respectivas 16 F_2 ; en este mismo ciclo se incrementaron las poblaciones C y D; las retrocruzas de todos los grupos F_1 hacia las poblaciones PE fue en esta misma localidad, pero en el ciclo P-V, 2009.

La evaluación de invernadero se llevó a cabo en fechas de verano y otoño, 2009 e involucró a todos los grupos F_1 , F_2 y RC_1 , así como las poblaciones C y D.

La evaluación en campo contempló los 16 grupos F_1 ; y las F_2 de sólo cuatro materiales No-PE en combinación con C o D (como polinizadores): Los primeros fueron evaluados en Buenavista, ciclo P-V, 2008; y los segundos en las localidades de Tepalcingo (O-I, 2008/09) y Buenavista (P-V, 2009), con la salvedad de que los cuatro grupos No-PE x C se evaluaron solamente en Tepalcingo.

El tamaño de muestra en experimentación de invernadero fue de 200 semillas (dos repeticiones de 100) para F_1 ; 1000 semillas (cinco repeticiones de 200) para grupos F_2 y RC_1 . La unidad experimental la constituyó una charola de germinación con 100 semillas para F_1 y dos charolas de 100 semillas para grupos F_2 y RC_1 ; el sustrato de siembra fue una mezcla v/v 60:40 de tierra de bosque mas Peat moss (Pro-mix Bx, Premier-Canadá Co., Quebec).

Los tamaños de muestra y unidad experimental en la evaluación de campo para grupos F_1 (Buenavista P-V, 2008), F_2 (Tepalcingo, O-I, 08/09) y F_2 (Buenavista, P-V, 2009) fueron, en el mismo orden: 462 semillas en 7 surcos de 5 m; 5 000 semillas, 12 surcos de 18 m; y 6 000 semillas, 12 surcos de 22 m. La distancia entre surcos fue de 0.8 m en las tres evaluaciones. El manejo de los lotes experimentales fue bajo riego y fertilización con la formula (80 N: 80 P: 00 K); control mecánico de malezas, y químico de plagas.

Variables de respuesta para PE, invernadero y campo

Frecuencia de emergencia (FE). Se determinó por la proporción entre número de plántulas emergidas con relación al número de semillas sembradas en la unidad experimental, expresada en porciento.

Frecuencia de poliembrionía (FPE). Proporción entre número de casos con dos o más plántulas por semilla en relación al número de plántulas emergidas en la unidad experimental, expresada en porciento.

Frecuencia de anormalidades (FA). Proporción entre número de plántulas que presentaron cualquier anormalidad con respecto al fenotipo del grupo (plantas tipo) en función al número de plántulas emergidas en la unidad experimental, expresado en porciento.

La determinación de las variables, en las evaluaciones de los grupos F_1 , F_2 y RC_1 fue en plántulas de dos y tres semanas de edad para invernadero y campo, respectivamente.

Análisis estadístico

El diseño experimental para las evaluaciones de invernadero y campo fue en bloques completos al azar; dos y tres repeticiones en grupos F_1 , respectivamente; cinco repeticiones para F_2 y RC_1 (invernadero); y cuatro para F_2 en campo.

Los datos de número de plántulas emergidas y número de plántulas poliembriónicas de cada unidad experimental, tanto invernadero como campo, se utilizaron para realizar la prueba de X^2 (bondad de ajuste) para las proporciones esperadas de 15:1 y 12:4 en F_2 y RC_1 , respectivamente. Dado que la X^2 fue realizada para cada repetición en cada experimento, procedió aplicar una X^2 de homogeneidad para validar el cálculo de las frecuencias de PE a partir de los datos globales en cada experimento F_2 y RC_1 , resultando procedente en todo caso; el cálculo del estadístico, datos globales, fue

realizado a través de la fórmula: $X_{Cal}^2 = \sum_{i=1}^n [(O_i - E_i)]^2 / E_i$ (Spiegel, 1996).

El análisis de varianza para FE, FPE y FA, datos de invernadero y campo, se realizó con el paquete estadístico (SAS, 1999); la varianza de la fuente “cruzas” se particionó en sus componentes, y se diseñó un contraste comparando el efecto de las poblaciones C y D (en cruza con los materiales No-

PE). Dada la forma de generar los grupos iniciales, donde las hembras de materiales No-PE fueron polinizadas por C o D (F_1 's) y de aquí a F_2 y RC_1 , parece relevante comparar su comportamiento a través de polinizadores por medio de pruebas de t .

2. Evaluación agronómica de grupos F_1

El alto potencial productivo de los diversos materiales No-PE utilizados en este trabajo pudiera ser aprovechable, al combinarlos con las poblaciones PE, para observar su comportamiento agronómico, y decidir cuáles son los mejores para una eventual inclusión en la reconstitución genética de las poblaciones C y D en el corto plazo. Con este propósito, los 16 grupos F_1 y muestras de las poblaciones C y D, fueron sembrados en dos ensayos de rendimiento, en las localidades de Buenavista, Coah. y Calvillo, Ags., ciclo P-V, 2008. El diseño experimental fue bloques completos al azar con 2 y 3 repeticiones, unidad experimental de seis y tres surcos de 5 m de largo, respectivamente; distancia entre surcos de 0.8 m y entre plantas 0.22 m. Cada surco recibió 22 semillas, una por golpe. La parcela útil en cada ensayo la constituyeron los dos surcos centrales.

Variables de respuesta para ensayos de rendimiento

Floración Masculina (FM). Consiste en la cuantificación del número de días transcurridos desde la fecha de siembra hasta que el cincuenta por ciento de las

plantas en la parcela útil se encontraron en la etapa de dehiscencia de polen (antes).

Inserción de mazorca (IM). Se determinó como la proporción entre la altura de mazorca principal con respecto a la altura de planta, expresada en por ciento.

Rendimiento de mazorca, ajustado al 15.5% de humedad (R). Se cosechó la totalidad de plantas en la parcela útil y su peso de campo fue manejado de acuerdo a los cálculos habituales para esta variable hasta expresar el rendimiento de mazorca al 15.5% de humedad. Dada la posibilidad de plantas faltantes en las parcelas, todos los experimentos, se aplicó un ajuste por covarianza para cada localidad.

Los ensayos de rendimiento fueron establecidos en un diseño de bloques completos al azar. Los análisis de varianza fueron ejecutados por localidad y de manera combinada; al no detectar interacción entre cruzas y ambientes, se decidió por el ANVA combinado. El modelo lineal para este análisis fue: $Y_{ijk} = \mu + L_i + \beta_{j(i)} + T_k + LT_{ik} + E_{ijk}$ el cual refiere: la i-ésima localidad; j-ésimo bloque dentro de la i-ésima localidad; k-ésimo cruzamiento; i-ésima localidad por el k-ésimo cruzamiento; y Error experimental.

Análisis línea por probador

Las variables de campo FM, IM, R, y FE de invernadero, se adaptaron y analizaron a la estrategia de línea por probador (Singh y Chaudhary, 1985). El

modelo lineal fue: $Y_{ijkl} = \mu + L_i + B_{j(i)} + H_k + P_l + HP_{kl} + LH_{ik} + LP_{il} + LHP_{ikl} + E_{ijkl}$

éste refiere: la i-ésima localidad; j-ésimo bloque dentro de la i-ésima localidad; k-ésimo cruza; i-ésima población; interacción entre la k-ésima cruza y la i-ésima población; interacción entre la i-ésima localidad y la k-ésima cruza; interacción entre la i-ésima localidad y el l-ésima población; interacción entre la p-ésima localidad, la k-ésima cruza y el l-ésima población; y Error experimental.

Los análisis de varianza y comparación de medias se llevaron a cabo con el paquete estadístico del Statistical Analysis System [SAS Institute Inc., 1999].

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados son discutidos siguiendo el orden generacional de grupos F_1 , F_2 y RC_1 , evaluados bajo condiciones de campo e invernadero. En todo momento se hace alusión a las pruebas estadísticas de X^2 , t y los análisis de varianza aplicadas; estas herramientas fueron fundamentales en la determinación del análisis genético del carácter PE.

Finalmente se presentan los resultados concernientes a los ensayos de rendimiento, los cuales permitieron decidir sobre las mejores cruzas para su eventual inclusión en la reconstitución genética de las poblaciones C y D en el corto y mediano plazo.

1. Validación del patrón de herencia

Los valores promedio de las variables por grupo germoplásmico, generaciones y condiciones experimentales, aparecen en los Cuadros 4.1 al 4.4. La emergencia general de plántulas (FE), de los materiales utilizados en el análisis genético del carácter PE presentó un rango de 91 a 97% bajo invernadero, y de 81 a 91% en campo, con una ligera ventaja en los resultados F_1 . Los resultados de la variable emergencia, tanto de invernadero como de campo, fueron satisfactorios y dieron confiabilidad a los experimentos.

La variable FA, “plántulas anormales”, es una característica notable en las poblaciones PE (la proporción general está en el rango de 6 a 18%); la combinación de estos con germoplasma externo (Exótico) resarce la condición normal de plántulas, esto se observó en casos de F₁ y F₂ (Cuadro 4,1 y 4.2),

Cuadro 4.1. Promedio y desviación standard de dos repeticiones del número de plántulas emergidas y PE en grupos F₁, evaluados en invernadero.

Progenitores ♀ / ♂	Plántulas emergidas		Plántulas poliembriónicas		Plántulas anormales	
	D	C	D	C	D	C
Com 1	97 ± 1	99 ± 1	0/0		3 ± 2	3 ± 1
Com 2	96 ± 4	98 ± 1	0/0		6 ± 3	6 ± 1
Com 3	97 ± 2	97 ± 1	0/0		5 ± 1	4 ± 1
Com 4	99 ± 1	95 ± 3	0/0		4 ± 1	5 ± 1
Com 5	93 ± 3	86 ± 3	0/0		8 ± 3	11 ± 2
Com 6	99 ± 1	100 ± 0	0/0		2 ± 1	2 ± 1
Exp 1	97 ± 1	88 ± 1	0/0		3 ± 1	5 ± 1
Exp 2	96 ± 3	96 ± 1	0/0		4 ± 1	1 ± 1
Promedio Gral.	97 ± 4	95 ± 10	0/0		4 ± 2	5 ± 3
Polinizadores	92 ± 2	97 ± 6	59 ± 8	74 ± 6	18 ± 1	11 ± 1

Tamaño de muestra = 200 semillas; unidad experimental = 100 semillas; los valores en cada subclase: el dato superior corresponde a las cruzas con el polinizador D y el inferior con el polinizador C.

Cuadro 4.2. Valores promedio y desviación standard de cinco repeticiones por variable, en cada grupo germoplásmico F₂, y significancia de “t” entre frecuencias de la variable en cada grupo. Evaluados en invernadero.

♀ / ♂ en F ₁	Emergencia de plantas		Plantas poliembriónicas		Plantas anormales				
	D	C	D	C	D	C			
Com 1	195 ± 2	184 ± 14	*	6 ± 2	6 ± 2	2 ± 1	3 ± 1		
Com 2	193 ± 3	191 ± 6		11 ± 3	12 ± 2	3 ± 1	3 ± 3		
Com 3	197 ± 3	195 ± 3		6 ± 2	8 ± 4	2 ± 1	3 ± 2		
Com 4	195 ± 5	195 ± 2		11 ± 1	13 ± 3	3 ± 1	6 ± 1	**	
Com 5	197 ± 2	170 ± 9	**	7 ± 3	12 ± 1	**	5 ± 1	9 ± 1	**
Com 6	191 ± 7	185 ± 16		8 ± 1	7 ± 3	1 ± 1	6 ± 5	**	
Exp 1	193 ± 5	186 ± 7		9 ± 2	11 ± 2	5 ± 1	2 ± 2		
Exp 2	193 ± 3	195 ± 3		9 ± 3	8 ± 1	4 ± 1	3 ± 1		
Promedio general	194 ± 4	188 ± 11		9 ± 3	10 ± 3	3 ± 2	4 ± 3		
Polinizadores	185 ± 8	174 ± 16		128 ± 9	125 ± 33	23 ± 6	4 ± 1		

Tamaño de unidad experimental = 200 semillas; los valores en cada subclase: el dato superior corresponde a las cruzas con el polinizador D y el inferior con el polinizador C; *, ** = Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad.

donde la variable presentó niveles muy bajos, menores a 3%; por otra parte, al hacer crecer la proporción de germoplasma PE, como es el caso de los grupos RC₁ (75% PE: 25% Exóticos), la proporción general de plántulas anormales alcanzó 9%, notablemente en la vera de las poblaciones PE (Cuadro 4.3).

Cuadro 4.3. Valores promedio de cinco repeticiones por variable de las retrocruzas hacia los polinizadores, y significancia de “t” entre frecuencias de la variable en cada grupo en invernadero.

Material	Retrocruza (RC ₁)				
	Emergencia de plantas		Plantas poliembriónicas	Plantas anormales	
Com 1	182 ± 3/187 ± 4		27 ± 2/37 ± 4	** 15 ± 2/18 ± 2	
Com 2	183 ± 6/182 ± 2	**	31 ± 4/34 ± 3	19 ± 3/16 ± 4	
Com 3	188 ± 4/172 ± 5		25 ± 2/35 ± 8	** 17 ± 5/19 ± 4	
Com 4	194 ± 1/193 ± 3		33 ± 5/42 ± 4	** 15 ± 4/18 ± 4	
Com 5	188 ± 3/184 ± 4		27 ± 5/28 ± 2	18 ± 6/16 ± 4	
Com 6	190 ± 3/177 ± 7	**	37 ± 5/28 ± 3	* 15 ± 4/22 ± 2	**
Exp 1	185 ± 6/176 ± 5	**	30 ± 10/34 ± 5	* 17 ± 5/27 ± 4	**
Exp 2	191 ± 2/191 ± 3		30 ± 5/41 ± 5	** 17 ± 4/17 ± 4	
Promedio general	188 ± 5/183 ± 8		30 ± 6/35 ± 6	17 ± 4/19 ± 5	
Polinizadores	178 ± 16/178 ± 4		96 ± 4/90 ± 12	27 ± 5/32 ± 4	

Tamaño de unidad experimental = 200 semillas; los valores en cada subclase: el dato superior corresponde a las retrocruzas hacia el polinizador D y el inferior hacia el polinizador C; *, ** = Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad.

La variable FPE, “Proporción de poliembrionía” por ser de importancia central en el tema, es discutida en los apartados relativos a las generaciones.

La aplicación de análisis de varianza a los datos de campo e invernadero buscaron detectar información complementaria a las pruebas de hipótesis sobre el patrón de herencia propuesto (pruebas de X^2); por ello, en los ANVA se prueba sobre diferencias entre cruzas, efecto de la fuente de PE (polinizadores D y C), e impacto de diferentes ambientes sobre la expresión del carácter.

Cuadro 4.4. Promedio de tres y cuatro repeticiones del número de plántulas emergidas (E) y poliembriónicas (PE) de F₁ y F₂, respectivamente, evaluados en campo y significancia de “t” entre frecuencias de la variable en cada grupo.

♀ / ♂ en F ₁	†F ₁		††F ₂		†††F ₂	
	E	PE	E	PE	E	PE
Com 1	136 ± 28	0	1 118 ± 113	35 ± 6	1 233 ± 20	51 ± 3
	128 ± 16	0	1 042 ± 36	42 ± 4	nd	Nd
Com 2	134 ± 14	0	1 156 ± 84	62 ± 8	** 1 277 ± 174	68 ± 9
	128 ± 18	0	1 201 ± 26	47 ± 2	nd	Nd
Com 5	126 ± 19	0	1 058 ± 101	* 48 ± 4	1 366 ± 135	61 ± 5
	126 ± 17	0	1 184 ± 53	55 ± 4	nd	Nd
Com 6	133 ± 15	0	772 ± 23	* 8 ± 5	* 1 203 ± 23	51 ± 7
	145 ± 20	0	1 051 ± 86	50 ± 11	nd	Nd
Promedio	130 ± 19	0	1 026 ± 174	43 ± 14	1 270 ± 118	58 ± 9
	131 ± 18	0	1 119 ± 90	49 ± 7	nd	Nd
Polinizadores	108 ± 13	55 ± 5	nd	nd	1 281 ± 153	825 ± 61
	103 ± 12	56 ± 6	nd	nd	1 231 ± 125	788 ± 73

El dato superior corresponde a la cruz con D y el inferior con C; †Tamaño de muestra = 462 semillas; unidad experimental = 154 semillas, Buenavista, Coah. ciclo P/V 2008. †† Evaluación en O/I 2008/2009 en Tepalcingo, Morelos, unidad exptal. = 1250 semillas (excepto Com 6, sólo 800); †††Evaluado en Buenavista, Coah. 2009, unidad exptal. = 1500 semillas; *, ** = significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad; nd = no disponible.

La fuente de variación “cruzas” fue estadísticamente significativa en todos los análisis aplicados (Cuadros 4.5 y 4.6); previsiblemente, los grupos segregantes de la cruz inicial entre exóticos y polinizadores PE pudieran diferir en su control del monto de expresión (penetrancia incompleta) de la poliembriónía, sea en proporciones esperadas F₂ ó RC₁. En estos últimos, la

dosis mayoritaria de germoplasma PE (75:25) pudiera amortiguar la reducción de expresión del carácter pero no deshacer las diferencias entre los diversos grupos. Datos de invernadero (Cuadro 4.5) documentan que en F₂ la partición de la varianza de cruza asigna diferencias (P ≤ 0.01) dentro de población polinizadora, más no detecta diferencia entre ellas; es decir, los grupos tienen un comportamiento equivalente en sus segregantes sin importar la procedencia (fuente) de la poliembrionía.

Cuadro 4.5. Cuadrados medios de 3 caracteres en combinaciones germoplásmicas F₂ y retrocruzas evaluadas en invernadero. Saltillo, Coahuila. 2009.

Fuente de Variación	GL	F ₂			RC ₁		
		FE	FPE	FA	FE	FPE	FA
Repeticiones	4	0.001	0.00002	0.0002*	0.0014*	0.0003	0.0004
Cruzas	15	0.006**	0.00085**	0.0006**	0.0048**	0.0035**	0.0019**
Población D	7	0.001	0.00045**	0.0002**	0.0022**	0.0017	0.0004
Población C	7	0.009**	0.00127**	0.0010**	0.0064**	0.0031**	0.0029**
Pobs. D & C	1	0.020**	0.00072	0.0012*	0.0125**	0.0202**	0.0057**
Error	60	0.001	0.0002	0.0001	0.0004	0.0007	0.0005
CV (%)		3.6	26.2	42.3	2.2	14.8	23.3
Frecuencia (promedio)		0.95	0.05	0.02	0.93	0.18	0.09

GL = Grados de libertad; FE = Frecuencia de emergencia; FPE = Frecuencia de poliembrionía; FA = Frecuencia de plántulas anormales; CV = Coeficiente de variación; *, ** = Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad.

Por otra parte, en los grupos segregantes RC₁, el ANVA señala diferencias entre poblaciones (P ≤ 0.01) resaltando comportamiento similar entre

grupos polinizados por D; esto se debió probablemente a que en estos grupos se suscitó un grado semejante en el monto de obstrucción a la proporción esperada de 4/16 para casos PE; la media global para el monto de obstrucción a lo esperado, incluyendo datos de campo e invernadero (Cuadros 4.2 a 4.4), señala a las combinaciones con D como las de mayor reducción (32 % vs. 23 % de combinaciones con C).

Los ANVA para datos de campo, segregantes F_2 (Cuadro 4.6) fueron centralmente iguales a los generados para datos invernadero; las diferencias se originan básicamente por la fuente de datos utilizada; de los tres análisis presentados, el primero incluye solamente ocho (del total de 16) grupos germoplásmicos segregantes (cuatro por cada polinizador, misma fuente materna) establecidos en Tepalcingo, Mor., O-I, 2008/2009; el segundo, sólo los cuatro grupos por D, establecidos en Buenavista, Coah. (P/V, 2009); y el tercero, un análisis combinado aplicado a datos de los cuatro grupos por D en las dos localidades. Al igual que en F_2 invernadero, los tres análisis detectan diferencias entre cruzas; el comportamiento de éstas es indistinto a la fuente polinizadora de origen; y la consistencia en el monto de la proporción expresada de PE, es independiente de la localidad donde se observe.

Cuadro 4.6. Cuadrados medios de caracteres en combinaciones germoplásmicas F₂ evaluadas en campo.

FV	†F ₂		GL	††F ₂			FV	†††F ₂	
	GL	FPE		FE	FPE	FA		GL	FPE
R	3	0.00002	3	0.010	0.00001	0.0007	L	1	0.00011
Cruzas	7	0.00018**	3	0.009	0.00012*	0.0016*	R / L	6	0.00002
Población 1	3	0.00036**					Cruza	3	0.00044**
Población 2	3	0.00005					Cruza x L	3	0.00005
Pob. 1 vs 2	1	0.00002							
Error	21	0.00004	9	0.004	0.00002	0.0004		18	0.00003
CV (%)		14.9		7.6	11.0	13.2			12.4
Frecuencia (promedio)		0.04		0.84	0.04	0.14			0.04

*, ** = Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad; † Cuadrados medios de evaluación en O/I 2008/2009 en Tepalcingo, Morelos; ††Cuadrados medios de material evaluado en Buenavista, Coahuila. 2009; †††Cuadrados medios de PE a través de localidades (Tepalcingo, Mor., y Buenavista, Coah.).

F1, invernadero y campo.

Los fenotipos de los 16 grupos F₁ no mostraron el carácter PE, confirmando lo previamente establecido sobre este carácter, en las poblaciones experimentales del IMM-UAAAN; la cual, en combinación con materiales exóticos (No-PE), se muestra como un carácter recesivo. Sin embargo, la PE estudiada en este trabajo, aunque similar en la recesividad a otros casos PE, como la analizada por Pilu (2000), dónde la PE se manifiesta como un gen simple, en homocigosis recesiva, ó el caso del gen “ig” reportado por Hallauer y Miranda (1988) como mutante recesivo, no es heredada de la forma propuesta para estos casos. En contra parte, los antecedentes de las poblaciones experimentales PE de este trabajo, han sido señaladas como un

carácter cuantitativo, con heredabilidad de 65% (Castro, 1979; Espinoza *et al.*, 1998).

Es conveniente reiterar que el tamaño de muestra para la calificación de los grupos F_1 fue suficientemente grande, lo que otorga confiabilidad a los resultados que se discuten.

F_2 , Invernadero y Campo.

El análisis genético de un carácter presumiblemente mendeliano se basa en la cercanía con que las clases fenotípicas observadas (sea en F_2 ó RC_1) se ajustan a los valores esperados, previstos en las hipótesis aplicables. En este trabajo, la PE observada en las dos poblaciones experimentales de maíz, D y C, ha sido considerada como una característica gobernada de manera principal por dos loci en interacción epistática, donde la presencia de al menos uno de ellos, en condición dominante, impide la expresión del carácter. La información relativa a las pruebas de X^2 de homogeneidad para las tres situaciones se consignan en el Cuadro 4.7., lo que permite identificar dos tipos de casos en función de la significancia estadística: 1) los que se ajustan a la proporción establecida en la hipótesis, y por lo tanto son “aceptados”; caso semejante al estudiado por Meng *et al.* (2007) relativos a la herencia de la andro-esterilidad en maíz; y 2) los que reducen u obstruyen la proporción esperada, y por lo tanto son “rechazados”. Este rechazo aplica aún más a favor de la hipótesis sobre la herencia del carácter, ya que la reducción lleva a la proporciones fenotípicas de la PE a valores de 3 a 5% en casos F_2 , y de 13 a 22% en RC_1 , reducción ésta

que pudiera explicarse por la presencia del fenómeno concurrente de “penetrancia incompleta” en la poliembrionía .

El rango de expresión fenotípica de PE en combinaciones F_2 [No-PE x D, y x C] de invernadero y campo fue de 3 a 7%; esto indica que los materiales utilizados como progenitor femenino en la cruce de origen (al generar las F_1) permiten ó reducen, en algún grado, la proporción esperada (1/16) de la PE en F_2 . El carácter se manifestó de acuerdo a lo esperado en las F_2 provenientes de las cruzas entre Com 2, 4 y Exp 1, con C o D, invernadero y campo; resultados equivalentes a los reportados por Knauft *et al.* (1991) en relación a la herencia simple del carácter “color de la testa” en cacahuate.

En contra parte, la expresión fenotípica de PE se limitó en F_2 [Com 1 x D y C] observándose una proporción de 3% de PE; es decir, 50% menos de lo esperado. EL comportamiento diferencial de la PE en estas filiales segregantes se observa en los Cuadros 4.8 y 4.9.

Cuadro 4.7. X^2 calculada en invernadero y campo para el análisis genético.

Material	F ₂		RC ₁		F ₂ [†]		F ₂ ^{††}
	Invernadero		Invernadero		Campo		Campo
	D	C	D	C	D	C	D
Progenitores ♀ / ♂							
Com 1	15.7 **	15.2 **	49.2 **	12.7 **	72.5 **	35.0 **	36.4 **
Com 2	0.4	0.0	30.1 **	18.7 **	6.5 *	39.8 **	7.3 **
Com 3	14.4 **	9.3 **	70.2 **	8.8 **	nd	nd	nd
Com 4	0.9	0.2	34.7 **	5.7 *	nd	nd	nd
Com 5	10.5 **	1.2	56.8 **	47.9 **	20.6 **	21.7 **	30.5 **
Com 6	6.3 *	8.3 **	16.4 **	39.4 **	34.8 **	17.0 **	34.1 **
Exp 1	2.5	0.1	37.3 **	13.7 **	nd	nd	nd
Exp 2	4.1 *	8.4 **	42.3 **	5.4 *	nd	nd	nd

*, ** = Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad; [†]Material sembrado en el ciclo agrícola O/I 2008/2009, en Tepalcingo, Morelos; ^{††} Material sembrado en Buenavista, Coahuila, ciclo P/V 2009; nd = no disponible.

La F₂ [Comercial 5 x C], no mostró consistencia en relación a la cruce respectiva con el progenitor D, evaluación en invernadero y campo; este comportamiento puede deberse al efecto de muestreo y a una emergencia reducida del genotipo Com 5 x C; de igual manera, la nula correspondencia de F₂ [Comercial 2, x D o C] y F₂ [Comercial 2, x C], evaluaciones en Tepalcingo, Mor., y Buenavista Coah., respectivamente, discrepan en su comportamiento en invernadero, situación que pudieran deberse a la reducción del número de plántulas poliembriónicas emergidas en cada localidad. (Cuadro 4.7).

Cuadro 4.8. Número y frecuencia de plántulas PE registradas en invernadero en grupos F₁ y F₂.

Progenitores ♀ / ♂	F ₁		F ₂	
	D	C	D	C
Com 1	0/0	0/0	31/0.03	29/0.03
Com 2	0/0	0/0	50/0.06	54/0.06
Com 3	0/0	0/0	28/0.03	38/0.04
Com 4	0/0	0/0	48/0.05	58/0.07
Com 5	0/0	0/0	37/0.04	57/0.07
Com 6	0/0	0/0	41/0.04	32/0.04
Exp 1	0/0	0/0	43/0.05	50/0.06
Exp 2	0/0	0/0	45/0.05	39/0.04
Polinizadores	118/0.64	148/0.76	641/0.69	624/0.72

En cada subclase el dato superior corresponde al número de casos PE registrados en las filiales y cruce respectivas, el inferior es la frecuencia de PE en función al número de plantas emergidas.

Cuadro 4.9. Número y frecuencia de plántulas PE registradas en campo de grupos F₁ y F₂.

Progenitores ♀ / ♂	F ₁		F ₂ [†]		F ₂ ^{††}
	D	C	D	C	D
Com 1	0/0	0/0	142/0.03	168/0.04	206/0.04
Com 2	0/0	0/0	247/0.05	194/0.04	272/0.05
Com 5	0/0	0/0	193/0.04	218/0.05	242/0.04
Com 6	0/0	0/0	114/0.04	198/0.05	202/0.04
Polinizadores	164/0.51	166/0.54	nd / nd	nd / nd	nd / nd

En cada subclase, el dato superior corresponde al número de casos PE registrados en las filiales y cruce respectivas, el inferior es la frecuencia de PE en función al número de plantas emergidas; nd = no disponible.

RC₁, Retrocruzas. Como ya se ha mencionado, la proporción teórica esperada de PE en RC₁ es bajo la H_0 : 12:4. La expresión de la PE en retrocruzas hacia D y C fue de 13 a 19% y de 15 a 22% (Cuadro 4.10), respectivamente; se observó una penetrancia incompleta generalizada del carácter; la penetrancia incompleta de las retrocruzas hacia D fue mayor, posiblemente la condición de braquitismo, quien pudiera estar repercutiendo para la manifestación fenotípica de la PE así como una mayor dosis de su germoplasma.

En F₂ como RC₁, invernadero y campo, se observó una proporción mayor de plántulas dobles, que de tres o más embriones, tomando como referencia a las poblaciones polinizadoras; esto pudo deberse a la presencia de genes epistáticos y a la variación en la constitución alélica lo que genera una expresividad variable (Griffiths *et al.*, 2005).

Cuadro 4.10. Número y frecuencia de plántulas PE, registradas en invernadero en la retrocruza hacia los polinizadores D y C.

Progenitor ♀ en F ₁	Retrocruza hacia:	
	D	C
Com 1	134/0.15	186/0.20
Com 2	157/0.17	171/0.19
Com 3	124/0.13	178/0.21
Com 4	163/0.17	209/0.22
Com 5	135/0.14	139/0.15
Com 6	184/0.19	141/0.16
Exp 1	150/0.16	173/0.20
Exp 2	152/0.16	207/0.22
Polinizadores	145/0.54	134/0.50

En cada subclase el dato superior corresponde al número de casos PE registrados en la retrocruza respectivas, el inferior es la frecuencia de PE en función al número de plantas emergidas.

2. Reconstitución de las Poblaciones BAP y NAP a través de cruzamientos con materiales No-PE

Las variables de campo FM, floración masculina; IM, inserción de mazorca; R, rendimiento de mazorca; y FE, frecuencia de emergencia en invernadero, se adaptaron y analizaron a la estrategia de línea por probador (Singh y Chaudhary, 1985). Los análisis de varianza fueron ejecutados por localidad y de manera combinada; al no detectar interacción entre cruza y ambientes, se decidió por el ANVA combinado para dilucidar en un corto plazo la reconstitución genética de C y D, a partir del desempeño agronómico más calificado de ciertas combinaciones germoplásmicas.

Cuadro 4.11. Promedios y desviación standard de caracteres agronómicos de cruzas y progenitores en Buenavista, Coah. y Calvillo, Ags.

	FM (d)		IM (%)		R (t ha ⁻¹)	
Com 1 x D	79 ± 1	67 ± 1	0.6 ± 0.0	0.6 ± 0.0	14 ± 3	12 ± 2
Com 3 x D	81 ± 0	66 ± 4	0.6 ± 0.0	0.5 ± 0.0	13 ± 1	10 ± 3
Com 4 x D	81 ± 0	67 ± 3	0.6 ± 0.0	0.5 ± 0.0	13 ± 0	13 ± 1
Com 4 x C	82 ± 1	66 ± 2	0.6 ± 0.1	0.5 ± 0.0	13 ± 0	12 ± 2
Com 6 x C	80 ± 0	66 ± 2	0.5 ± 0.0	0.7 ± 0.3	13 ± 4	15 ± 3
Com 1 x C	81 ± 1	69 ± 2	0.5 ± 0.1	0.5 ± 0.0	13 ± 3	12 ± 2
Com 5 x D	82 ± 3	68 ± 2	0.5 ± 0.0	0.5 ± 0.0	13 ± 1	13 ± 3
Com 6 x D	81 ± 1	66 ± 2	0.5 ± 0.1	0.5 ± 0.0	12 ± 2	12 ± 1
Com 2 x D	82 ± 1	64 ± 3	0.5 ± 0.1	0.5 ± 0.1	12 ± 1	13 ± 3
Com 2 x C	80 ± 1	67 ± 3	0.5 ± 0.0	0.6 ± 0.0	12 ± 1	12 ± 3
Exp 2 x D	83 ± 2	68 ± 2	0.6 ± 0.0	0.5 ± 0.0	12 ± 0	11 ± 1
Com 3 x C	83 ± 2	67 ± 3	0.6 ± 0.1	0.5 ± 0.1	12 ± 0	14 ± 1
Exp 2 x C	82 ± 3	69 ± 2	0.6 ± 0.0	0.7 ± 0.2	12 ± 2	13 ± 5
Exp 1 x C	84 ± 1	70 ± 0	0.5 ± 0.0	0.6 ± 0.0	12 ± 1	8 ± 2
Com 5 x C	84 ± 2	70 ± 0	0.6 ± 0.1	0.5 ± 0.1	11 ± 2	11 ± 2
Exp 1 x D	84 ± 0	69 ± 1	0.4 ± 0.1	0.5 ± 0.0	10 ± 1	11 ± 3
C	89 ± 1	74 ± 1	0.6 ± 0.1	0.6 ± 0.1	6 ± 2	8 ± 0
D	86 ± 1	71 ± 1	0.4 ± 0.1	0.5 ± 0.0	5 ± 2	7 ± 2
Media Gral.	82 ± 3	68 ± 3	0.5 ± 0.1	0.5 ± 0.1	12 ± 3	11 ± 3

En cada subclase, los datos de la izquierda corresponden a los observados en Buenavista, Coah. y los de la derecha son los correspondientes en Calvillo, Ags.

El análisis de varianza combinado detectó diferencias ($P \leq 0.01$) para las variables en estudio, esto permitió observar el comportamiento diferencial de los genotipos y poder seleccionar las mejores cruzas, se realizó la comparación de medias por Tukey, 0.05. (Cuadro 4.12). A continuación se discute lo más relevante en cada variable.

Cuadro 4.12. Cuadrados medios del análisis combinado para caracteres agronómicos evaluados en Buenavista, Coahuila y Calvillo, Aguascalientes. 2008.

		FM (d)	IM (%)	R (t ha ⁻¹)	[†] FE (%)
FV	GL	CM	CM	CM	CM
Localidades (Loc)	1	4374.76 **	0.0003	0.871	
Bloques/Loc	3	14.17 **	0.0067	14.205 *	8.03
Tratamientos(Trat)	17	23.46 **	0.0106	20.875 **	28.87 **
Cruzas	15	9.09 **	0.0083	5.228	30.50 **
Hib	7	16.78 **	0.0090	8.013	42.96 **
Pob	1	7.50	0.0141	0.559	34.03 *
pob*hib	7	1.63	0.0068	3.110	17.53 **
Poblaciones	1	14.02 *	0.0437 **	4.198	25.00
Contraste	1	248.45 **	0.0112	272.255 **	8.34
Loc*trat	17	2.81	0.0049	3.275	
Cruza x Loc	15	3.14	0.0052	3.228	
loc*hib	7	3.57	0.0072	2.070	
loc*pob	1	1.20	0.0028	1.838	
loc*pob*hib	7	2.99	0.0036	4.585	
Población x Loc	1	0.02	0.0029	0.001	
CruzaxPobxLoc	1	0.73	0.0016	7.247	
Error	51	2.97	0.007	4.359	4.32
CV		2.3	15.1	18.2	2.2
R ²		100	50	70	90
μ Gral.		74	0.54	11	96
μ Cruzas		73	0.54	12	96
μ Poblaciones		78	0.51	7	94

*, ** = Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad, respectivamente; FV= Fuente de variación; GL = Grados de libertad; CM = Cuadrados medios; CV = Coeficiente de variación; [†]Análisis de varianza con datos de una localidad (Invernadero, 2009).

La FM se presentó a los 82 días en Buenavista, Coah. y a los 68 días en Calvillo, Ags. Indudablemente, los factores ambientales (climáticos) tuvieron una fuerte influencia en el comportamiento de los materiales, aunque sin generar diferencias del tipo interacción genotipo-ambiente.

El rango para la variable FM, fuente cruza osciló de 71 a 75 días; las cruza más precoces, en promedio de dos localidades, fueron Comercial 5, y Exp 1, x C. La población C fue más tardía que D (80 y 77 días a floración, respectivamente. Los promedios con los dos polinizadores de Comercial 2, 6, definieron a estos cruzamientos como los más precoces.

La variable IM presentó valores de 0.58, 0.45, para C y D, respectivamente. Los materiales que presentaron inserción de mazorca, menor o igual al 50% fueron Comercial 2, 6, Exp 1, x D.

El rango del R fue de 6 a 14.0 t ha⁻¹; las poblaciones progenitoras C y D presentaron un rendimiento de 7 y 6 t ha⁻¹, respectivamente; en contra parte, las cruza de estos, con materiales No-PE mostraron un rango de 9 a 14.0 t ha⁻¹; las cruza de mayor rendimiento fueron Comerciales 3, 6 x, C y Comerciales 1, 2, x D. No se detectaron diferencias significativas en la fuente de tratamientos (genotipos) x localidades; esto indica cierto grado de estabilidad de los grupos al no encontrar un comportamiento diferencial para las variables evaluadas; sin embargo, para una decisión más útil, se requeriría de ensayos más amplios, a través de al menos dos años.

Por otra parte, el rango en la variable FE osciló de 86 a 100%; las mejores cruzas fueron Comercial 1, 6 x C y Comercial 4, 6 x D; al considerar el promedio con ambos progenitores, la emergencia osciló de 89 a 99%; las combinaciones con ambos progenitores, correspondientes a los materiales Comercial 1, 3, 4 y 6 fueron los mejores. La emergencia fue mejor en la población D que en C.

Cuadro 4.13. Promedios de caracteres agronómicos de campo e invernadero de cruzas y progenitores masculinos.

Cruzas	FM	IM	R	FE
Com 6 x C	72 ± 8	0.61 ± 0.19	14 ± 3	100 ± 0
Com 2 x D	71 ± 10	0.50 ± 0.07	13 ± 2	96 ± 4
Com 3 x C	73 ± 9	0.53 ± 0.06	13 ± 1	98 ± 1
Com 1 x D	72 ± 6	0.60 ± 0.03	13 ± 2	98 ± 1
Com 5 x D	74 ± 8	0.53 ± 0.02	13 ± 2	93 ± 3
Com 4 x D	73 ± 8	0.52 ± 0.04	13 ± 1	100 ± 1
Exp 2 x C	74 ± 8	0.64 ± 0.14	12 ± 4	96 ± 1
Com 1 x C	74 ± 7	0.53 ± 0.04	12 ± 2	99 ± 1
Com 4 x C	72 ± 9	0.55 ± 0.08	12 ± 2	95 ± 3
Com 6 x D	72 ± 8	0.50 ± 0.05	12 ± 1	100 ± 1
Com 2 x C	72 ± 7	0.55 ± 0.02	12 ± 2	98 ± 1
Com 3 x D	72 ± 9	0.54 ± 0.05	12 ± 3	98 ± 2
Exp 2 x D	74 ± 8	0.56 ± 0.03	11 ± 1	96 ± 3
Com 5 x C	75 ± 7	0.58 ± 0.11	11 ± 1	86 ± 3
Exp 1 x D	75 ± 8	0.49 ± 0.06	11 ± 2	98 ± 1
Exp 1 x C	75 ± 7	0.51 ± 0.06	9 ± 3	89 ± 1
C x C	80 ± 8	0.58 ± 0.05	7 ± 1	97 ± 4
D x D	77 ± 8	0.45 ± 0.07	6 ± 2	92 ± 0
Media				
Gral.	74 ± 8	0.54 ± 0.08	11 ± 3	96 ± 4

FM = Floración masculina; RMP = Relación altura de mazorca / altura de planta; R = Rendimiento de mazorca al 15.5% de humedad; FE = Emergencia en invernadero.

Al analizar de manera integral el comportamiento de las variables agronómicas y emergencia; y refiriendo la variable R (Cuadro 4.13) como la de mayor importancia, se recomienda realizar la reconstitución genética de C con los materiales Comercial 1, 3, 6, y Exp 2; mientras que para D, dicha reconstitución sería con Comercial 1, 2, 4, y 5.

V. CONCLUSIONES

En función de los resultados de este trabajo, la poliembrionía (PE) presente en las poblaciones experimentales de maíz del IMM-UAAAN, es un carácter cualitativo, heredable; las evidencias encontradas presentan un alto grado de confiabilidad para establecer que el patrón de herencia de esta PE se debe a la acción de dos loci, con interacción epistática, dominancia completa en ambos pares de genes, cualquier gen en condición dominante es epistático sobre el otro; por lo tanto, la PE se expresará solamente en los genotipos doble recesivo para los loci en cuestión. Así mismo, la manifestación del carácter pudiera estar influenciada por el fenómeno de penetrancia incompleta.

El análisis del comportamiento de variables agronómicas a través de localidades y la observación de la germinación de los genotipos Exóticos x PE bajo condiciones de invernadero, permitió dilucidar cuáles son las combinaciones más promisorias en una posible reconstitución genética de las poblaciones D y C; para ésta, se sugiere generarla utilizando los materiales Comerciales 1, 3, 6, y Exp 2; mientras que para D, se tendría mayor éxito en combinación con Comerciales 1, 2, 4, y 5.

VI. RESUMEN

El propósito de este estudio fue validar el modelo de dos loci en interacción epistática, dominancia completa en ambos pares de genes para la herencia de la poliembrionía (PE) en dos poblaciones experimentales de maíz (*Zea mays* L.); la evidencia experimental fue desarrollada a través del análisis genético mendeliano en filiales F_1 , F_2 y RC_1 , tanto en condiciones de campo como invernadero. Los grupos F_1 resultaron al cruzar las poblaciones paternas: IMM-UAAAN-BAP (en breve: D, maíz enano, alta PE), IMM-UAAAN-NAP (C, maíz porte normal, alta PE) con seis híbridos comerciales: comercial 1, (Pionner); Comercial 2, 4 y 6, (Asgrow); Comercial 3 y 5, (Dekalb); un híbrido simple del IMM (Exp 1) y una Población de alto contenido de aceite, HOC, proporcionada por CIMMYT(Exp 2); esto generó 16 grupos F_1 (ciclo O-I, 2007/08, Tepalcingo, Mor.); cruzas fraternales entre F_1 del mismo grupo permitieron la obtención de las respectivas 16 F_2 , en Buenavista Coah. P/V, 2008; donde también fueron incrementadas, de manera contemporánea, las poblaciones D y C. En el ciclo P-V, 2009, en la misma localidad, se obtuvo la retrocruza hacia las poblaciones D, y C. El diseño experimental para los experimentos del análisis genético de la PE fue en bloques completos al azar; y requirió de 4 ó 5 repeticiones para campo e invernadero. En muestras aleatorias de las combinaciones F_2 y RC_1 , se observó y determinó la segregación del carácter PE, (invernadero y campo), la determinación se realizó en plántulas de dos semanas de edad. La segregación de PE en F_2 se probó con la H_0 : 15:1,

(plantas PE, genotipos doble recesivos) y H_0 : 12:4 para retrocruzas; la prueba de hipótesis fue con X^2 , 1 g.l. Los resultados indicaron que la PE no se expresa a nivel de F_1 pero reaparece en F_2 y RC_1 en proporciones de 3 a 7%, y de 13 a 22% respectivamente; estas proporciones son compatibles a las hipótesis bajo prueba, con la consideración de casos de penetrancia incompleta que reducen la proporción esperada (de acuerdo a las hipótesis) en 10 a 50%, en función de la fuente de PE (polinizadores) de que se trate y del material exótico asociado. La PE es un carácter cualitativo heredable que está controlado por dos loci con interacción epistática, dominancia completa en ambos pares de genes, cualquier gen en condición dominante es epistático sobre el otro. Así mismo la manifestación fenotípica es de penetrancia incompleta.

El diseño experimental para los ensayos de rendimiento fue en bloques completos al azar en dos y tres repeticiones para Buenavista, Coah. y Calvillo, Ags., respectivamente. Los resultados del análisis de varianza combinado denotan que la reconstitución de D y C sería más exitosa en combinación con los materiales; Comercial 1, 2, 4, 5 y Comercial 1, 3, 6, Exp 2, respectivamente.

Palabras clave: *Zea mays* L., poliembrionía, análisis genético mendeliano, herencia, dos loci, epistasis.

VII. LITERATURA CITADA

- Balestri E., G., C. Luccarini and Lardicci. 2008. **Abnormal embryo development in the seagrass *Posidonia oceanic***. Aquatic Botany 89: 71-75.
- Barrera G., E. 1998. **Evaluación de Híbridos Interraciales de Maíz (*Zea mays L.*) en Tres Localidades de México**. In: Espinoza V., J. y Del Bosque C., J. (eds.) Memoria: 2° Taller Nacional de Especialidades de Maíz. SAGAR-UAAAN, Instituto Mexicano del Maíz. Buenavista, Coahuila, México. 9-10 de septiembre, 1999. 139-142pp.
- Castro G., M. 1973. **Incremento del carácter doble embrión**. Boletín Técnico No 1 Escuela Superior de Agricultura Antonio Narro. Buenavista. Saltillo Coah. Méx. pp. 47.
- Castro G., M., S. Rodríguez I. 1978. **Estudio sobre herencia de semillas con dos embriones**. Avances de investigación en maíz. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista. Saltillo Coahuila, México, p 19.
- Castro G., M. 1979. **Estudio sobre herencia y valores nutritivos de semillas con doble embrión**. Avances de investigación en Maíz. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista. Coah. Méx. pp. 24-25.
- Centro de Estudios del Territorio Nacional, (CETENAL). 1975^a. **Carta Topográfica G14C33, escala 1:50 000**. Saltillo Coahuila. Secretaría de Programación y Presupuesto (SPP), Gobierno Federal de los Estados Unidos Mexicanos. México D. F.
- Comisión Nacional del Agua, (CNA). 2008. **Registro de Temperatura y precipitación**. Dirección local en Aguascalientes, Subdirección de

asistencia Técnica-Operativa, departamento de hidrometeorología.
Estación No. 1023. Calvillo, Aguascalientes.

- Erdelska, O. 1996. **Polyembryony in maize-histological analysis**. Acta Soc. Bot. Polon. 65 (1-2): 123-125.
- Espinoza V., J., J. Sánchez L. y F. Ramírez G. 2000. **Triploides encontrados en plántulas de maíces poliembriónicos**. En: Memoria del XVIII Congreso Nacional de SOMEFI. Irapuato, Guanajuato, México. 15 al 20 de octubre, 2000. p. 274.
- Espinoza V., J., M. C. Vega S., E. Navarro y G. A. Burciaga. 1998. **Poliembrionía en maíces de porte normal y enano**. Agronomía Mesoamericana 9 (2): 83-88.
- Espinoza V., J., M. C. Vega S. 2000. **Maíces de alta frecuencia poliembriónica**. In: Zavala G. F., R. Ortega P., J. A. Mejía C., I. Benítez R. y H. Guillén A. (eds). 2000. MEMORIAS DEL XVIII CONGRESO NACIONAL DE FITOGENÉTICA: NOTAS CIENTÍFICAS. SOMEFI. Chapingo, México.
- Eta-Ndu, J. T. and S. J. Openshaw. 1999. **Epistasis for Grain Yield in Two F₂ Populations of Maize**. In: J. T. Eta-Ndu, ed. Epistasis for Grain Yield in Two F₂ Populations of Maize. Madison, WI, USA, Crop Science Society of America.
- Griffiths, A. J. F., S. R. Wessler, R. C. Lewontin, W. M. Gelbart, D. T. Suzuki, J. H. Miller. 2005. **Introduction to Genetic Analysis**. W. H. Freeman and Company. New York, USA. 782 p.
- Hallauer, A. R. and FO. Miranda. 1988. **Quantitative Genetics in Maize Breeding**. Iowa State University Press. USA. P. 14.

- Knauft, D. A., W. D. Branch and D. W. Gorbet. 1991. **Two Dominant Genes for White Testa Color in Peanut**. Journal of Heredity. 82: 73-76.
- Linancero, R. y A. Vázquez M. 1994. **Genetic analysis of a polyembryonic mutant in rye**. Sexual Plant Reproduction 7 (5): 290-296.
- Marquez S., F. 1990. **Backcross theory for maize**. I. Homozygosis and heterosis. Maydica 35:1722.
- Meng, Z. D., F. J. Zhang, Z. H. Ding, Q. Sun, L. Wang, Q. F. Guo. 2007. **Inheritance of Ear Tip-Barrenness Trait in Maize**. Agricultural Sciences in China 6: 628-633.
- Morgan, D. T., Jr. and R. D. Rappleye. 1951. **Polyembryony in maize and lily, following X-irradiation of the pollen**. J. Hered. 42:91-93.
- Musito R., N., J. Espinoza V., V. M. González V., J. E. Gallegos S., H. De León C. 2008. **Características de Plántulas en Familias Derivadas de Una Población de Maíz Poliembriónico**. Rev. Fitotec. Méx. Vol. 31 (4): 399 – 402.
- Pesev, N., R. Petrovic, Zececiv and M. Lj. Milosevic. 1976. **Study of possibility in raising maize imbred lines with two embryos**. Theor. Appl. Gen. 47: 197-201.
- Pilu, R. 2000. **The twin triat maize**. Maize Genetics Cooperation Newsletter. 74:51.
- Ramírez M., C. A. 1995. **Obtención de una Variedad Sintética de Maíz 5/8 por Retrocruza Limitada**. In: Espinoza V., J. y Del Bosque C., J. (eds.) Memoria: 2° Taller Nacional de Especialidades de Maíz. SAGAR-UAAAN, Instituto Mexicano del Maíz. Buenavista, Coahuila, México. 9-10 de septiembre, 1999. 155-158pp.

Rodríguez H., S. A. 1981. **Determinación de la heredabilidad y efectos de la selección para el carácter doble embrión en maíz (*Zea mays* L.)**. Tesis Lic. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Saltillo, Coahuila. Méx. 48p.

SAS Institute. 1999. **SAS user's guide. Statistics**. Versión 8.2. SAS Inst. Cary, NC. 102 p.

Singh, R. K. and B. D. Chaudhary. 1985. **Biometrical methods in quantitative genetic analysis**. Revised Edition. Kalyani Publishers. New Delhi. 318 p.

Spiegel, R. M. 1996. **Estadística**. Rafael Hernández Heredero. Segunda edición. Fuentes Impresores S. A. de C. V. Calle Centeno Núm. 109, Col. Granjas Esmeralda Delegación Iztapalapa 09810 México D. F. 556 p.

Strickberger, M. W. **Genética**. Ediciones Omega, S. A. Barcelona, España. 1978. pp.146-147; 191-213.

Taboada S., M., T. Reyna T. y G. Oliver R. 1993. **Manual de Temperaturas y Precipitación del Estado de Morelos**. Cuernavaca, Mor. 25 p.

Webber, J.M. 1940. **Polyembryony**. Bot. Rev. 6(11):575-598.

VIII. APÉNDICE

A 1. Comparación de medias de las variables FM y IM.

	FM (d)	POB	FM (d)	POB	IM (%)
LOC 1	82 a	C	80 a	C	0.58 a
LOC 2	68 b	D	77 b	D	0.45 b
	(Tukey, 0.05)		(Tukey, 0.05)		(Tukey, 0.05)
Genotipo	FM (d)	Cruzas	FM (d)	♀	FM [†] (d)
C	80 a	Exp 1 x C	75 a	Exp 1	75 a
D	77 a b	Com 5 x C	75 a	Com 5	75 a b
Com 5 x C	75 b c	Exp 1 x D	75 a b	Exp 2	74 a b c
Exp 1 x C	75 b c	Exp 2 x D	74 a b	Com 1	73 a b c d
Exp 1 x D	75 b c d	Exp 2 x C	74 a b	Com 3	73 b c d
Exp 2 x D	74 b c d	Com 5 x D	74 a b	Com 4	72 b c d
Exp 2 x C	74 b c d	Com 1 x C	74 a b	Com 6	72 c d
Com 5 x D	74 b c d	Com 3 x C	73 a b	Com 2	71 d
Com 1 x C	74 b c d	Com 4 x D	73 a b		
Com 3 x C	73 c d	Com 4 x C	72 a b	(Tukey, 0.05)	
Com 4 x D	73 c d	Com 3 x D	72 a b		
Com 4 x C	72 c d	Com 6 x D	72 a b		
Com 6 x D	72 c d	Com 2 x C	72 a b		
Com 3 x D	72 c d	Com 1 x D	72 a b		
Com 2 x C	72 c d	Com 6 x C	72 a b		
Com 1 x D	72 c d	Com 2 x D	71 b		
Com 6 x C	72 c d				
Com 2 x D	71 d				
	(Tukey, 0.05)		(Tukey, 0.05)		

Medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes; [†]Promedios de las combinaciones mismo progenitor hembra con C y D.

A 2. Comparación de medias de las variables R y FE.

Genotipos	R (t ha ⁻¹)	♀	R (t ha ⁻¹)	Genotipos	FE (%)
Com 6 x C	14 a	Com 6	13 a	Com 6 x C	100 a
Com 2 x D	13 a	Com 1	13 a b	Com 4 x D	100 a
Com 3 x C	13 a	Com 2	13 a b	Com 6 x D	100 a
Com 1 x D	13 a	Com 4	12 a b	Com 1 x C	99 a
Com 5 x D	13 a	Com 3	12 a b	Com 2 x C	98 a
Com 4 x D	13 a	Com 5	12 a b	Com 1 x D	98 a
Exp 2 x C	12 a	Exp 2	12 a b	Com 3 x C	98 a
Com 1 x C	12 a	Exp 1	10 b	Com 3 x D	98 a
Com 4 x C	12 a b	(Tukey, 0.05)		Exp 1 x D	98 a
Com 6 x D	12 a b			C	97 a
Com 2 x C	12 a b	<u>Cruzas</u>	<u>FE (%)</u>	Exp 2 x C	96 a b
Com 3 x D	12 a b	Com 6 x C	100 a	Com 2 x D	96 a b
Exp 2 x D	11 a b	Com 4 x D	100 a	Exp 2 x D	96 a b
Com 5 x C	11 a b	Com 6 x D	100 a	Com 4 x C	95 a b
Exp 1 x D	11 a b c	Com 1 x C	99 a	Com 5 x D	93 a b c
Exp 1 x C	9 a b c	Com 2 x C	98 a	D	92 a b c
C	7 b c	Com 1 x D	98 a	Exp 1 x C	89 b c
D	6 c	Com 3 x C	98 a	Com 5 x C	86 c
(Tukey, 0.05)		Com 3 x D	98 a	(Tukey, 0.05)	
		Exp 1 x D	98 a		
<u>HIB</u>	<u>†FE (%)</u>	Exp 2 x C	96 a b	<u>POB</u>	<u>FE (%)</u>
Com 6	100 A	Com 2 x D	96 a b	D	97 a
Com 1	98 A	Exp 2 x D	96 a b	C	95 b
Com 3	98 A B	Com 4 x C	95 a b	(Tukey, 0.05)	
Com 4	97 A B	Com 5 x D	93 a b c		
Com 2	97 A B	Exp 1 x C	89 b c		
Exp 2	96 A B	Com 5 x C	86 c		
Exp 1	93 B C	(Tukey, 0.05)			
Com 5	90 C				
(Tukey, 0.05)					

Medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes; †Promedios de las combinaciones mismo progenitor hembra con C y D.

**VALIDACIÓN DEL MODELO DOS LOCI CON INTERACCIÓN EPISTÁTICA
PARA LA POLIEMBRIONÍA EN MAÍZ**

**VALIDATION OF EPISTATIC INTERACTION TWO LOCI MODEL FOR
POLYEMBRIONY IN MAIZE**

**Hermes Rebolloza Hernández^{1*}, José Espinoza Velázquez², Víctor Manuel
Zamora Villa¹, Daniel Sámano Garduño² y Víctor Manuel González
Vázquez¹**

¹Departamento de Fitomejoramiento, Universidad Autónoma Agraria Antonio
Narro (UAAAN), Calz. Antonio Narro No. 1923, Buenavista, Saltillo, Coahuila. C.
P. 25315. Tel. (844) 411 02 96. ²Instituto Mexicano del Maíz, UAAAN.

* *Autor para correspondencia* (rebolloza@hotmail.com)

RESUMEN

El propósito de este estudio fue validar el modelo de dos loci con interacción epistática y dominancia completa en ambos pares de genes para la herencia de la poliembrionía (PE) en Maíz (*Zea mays*) a través del análisis mendeliano de la segregación en filiales F_1 , F_2 y RC_1 tanto en condiciones de campo como invernadero; se realizaron cruza filiales (F_1), entre las Poblaciones: IMM-UAAAN-BAP (Maíces enanos, alta poliembrionía), IMM-UAAAN-NAP (Maíces porte normal, alta PE), con respecto a seis híbridos comerciales (Comercial 1, (Pionner); Comercial 2, 4 y 6, (Monsanto); Comercial 3 y 5, (Deckalb); un híbrido simple experimental del IMM (Experimental 1) y Experimental 2 (Población de CIMMYT); lo cual generó 16 grupos F_1 . Con estos materiales, y las poblaciones paternas BAP y NAP, se realizó la siembra de ensayos de rendimiento en el ciclo P-V 2008, (dos localidades, Saltillo, Coahuila (1) y Calvillo, Aguascalientes (2)). El diseño experimental fue de bloques Incompletos al Azar con arreglo α -látice con 2 y 3 repeticiones, localidad 1 y 2, respectivamente. En plantas de las filiales F_1 , se obtuvo la generación F_2 para cada una de los grupos F_1 , así como el incremento de las poblaciones progenitoras, BAP y NAP, en la localidad 1. En plantas de tres semanas de las combinaciones germoplásmicas F_2 y RC_1 , se observó y determinó la segregación del carácter PE en condiciones de invernadero y campo para F_2 ; rango de expresión fenotípica de PE (0.03 a 0.07% y 0.03 a 0.06%), respectivamente y de 0.13 a 0.22% en RC_1 en invernadero.

Palabras clave: *Zea mays* L., análisis mendeliano de la segregación, epistasis, loci, poliembrionía.

SUMMARY

The quantitative germplasm IMM-UAAAN-BAP (dwarf group corn, high polyembryony) and IMM-UAAAN-NAP (not dwarf, high polyembryony) were crossed with six hybrid populations to trade (Comercial one, (Pioneer® Company); Comercial two, four and six (Monsanto® company); Comercial three and five (DeKalb®, company) and one experimental single cross of Maize's Mexican Institute (Experimental one) and CIMMYT's population (Experimental two), whereupon produced sixteen germplasm combinations F_1 . In Saltillo, Coahuila (locality 1) and Calvillo, Aguascalientes (locality 2); during growth season PV 2008 were sowed paternal parents (BAP and NAP) and sixteen germplasm combinations F_1 . The experimental design was randomized incomplete blocks in order α -lattice with two and three replications for locality 1 and 2, respectively. In plants growing of yield essay, F_1 germplasm combinations, were advanced at the next branch generation (F_2), and paternal parents were increased also, only locality 1. In plants of three weeks age of the germplasm combinations F_2 and backcrosses (RC_1) growing under greenhouse and field conditions were determined the segregation of PE trait. The procedure before described was realized with the finality to validation of epistatic interaction two loci model for polyembryony in maize through a mendelian study of segregation trait. The phenotype frequency for greenhouse and field

evaluations of branch F_2 was 0.03-0.07% and 0.03-0.06, respectively. While for backcrosses was 0.13-0.22% of PE.

Index words: *Zea mays* L., mendelian analysis of segregation, polyembryony, epistatic interaction, loci.

INTRODUCCIÓN

La poliembriónía en maíz (PE) es un caracter que manifiesta el incremento de la productividad en rendimiento biológico y calidad nutricional del grano, específicamente la cantidad de aceite y proteína contenida por grano (Espinoza *et al.*; 1998). La PE genera más de un embrión por semilla y se ha reportado en varias especies, géneros y familias de plantas superiores y se genera de varias formas durante la embriogénesis (Webber, 1940; Erdelska, 1996). Experimentalmente, la PE fue observada en maíz después de irradiar con rayos X a granos de polen (Morgan y Rappleye, 1951). El fenómeno se alude también por Pesev *et al.* (1976) quienes se propusieron utilizar a la PE por medio de líneas endogámicas, a partir de plantas que presentaron dos embriones; en este proceso sus líneas alcanzaron un máximo de 25.3 % de PE.

La posibilidad de generar dos o más plantas por semilla utilizando la PE, es un fenómeno con potencial agronómico, ya que al generar variedades de maíz que manifiesten la PE permitiría la eficiencia de los sistemas agropecuarios, razón por lo cual es importante tener un dominio de los mecanismos que lo controlan. Al respecto, se tiene información de que la PE puede regirse por genes simples mendelianos o de caracter cuantitativo; en el primer caso, como

lo refieren Hallauer y Miranda (1981), en una mutación recesiva designada “gametofito indeterminado” (*ig*), dicho gen en condición homocigótica codifica 6 % de poliembrionía y genera individuos monoploides en un 3%. Así mismo, se reporta que la PE esta controlada por un gen mutante monogénico recesivo (Pilu, 2000). Desde el punto de vista cuantitativo, existen varios informes en la literatura que lo aluden como es el caso de Pesev *et al.* (1976), quienes generaron líneas endogámicas y observaron una respuesta positiva de la frecuencia de la PE. En poblaciones de interés poliembriónicas, que por tres décadas ha desarrollado el Instituto Mexicano del Maíz de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, se establece el mismo patrón de herencia al haber respuesta a la selección para mayor y menor contenido de PE (Espinoza *et al.*; 1998), bajo esta perspectiva no se ha logrado superar la frecuencia del 70% de PE. Las poblaciones: Braquítica de alta Poliembrionía y Normal de Alta Poliembrionía, en lo sucesivo BAP y NAP, respectivamente; del IMM-UAAAN no tienen el gen *ig*, no existe evidencia de la presencia de individuos monoploides, sino triploides, existe una tendencia de efectos maternos que codifica a la PE. Existen indicios, de experimentos realizados con poblaciones PE del IMM, de un modelo alternativo a los antes citados, la información parcial proviene de progenies segregantes al combinar germoplasma PE con fuentes normales (Espinoza, Com. persa.).

En esta perspectiva se propone un patrón de herencia alternativo bajo el siguiente objetivo: validar el modelo de dos loci con interacción epistática y dominancia completa en ambos pares de genes a través del análisis

mendeliano de la segregación de progenies F_1 , F_2 y RC_1 . Lo anterior para denotar que el carácter poliembrionía, seleccionado en la UAAAN, está codificado por la interacción epistática de dos loci, cuya manifestación fenotípica es de penetrancia parcial y expresividad variable. Los últimos dos términos refieren a que el fenotipo aparece como resultado de la interacción estrecha entre factores, la penetrancia es la proporción de individuos que muestran el genotipo esperado mientras que la expresividad es el grado con el que un individuo manifiesta un efecto determinado. (Strickberger, 1978).

Dr. José Espinoza Velázquez, especialista en maíces poliembriónicos y de calidad nutrimental, adscrito al IMM de la UAAAN.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material genético de estudio lo constituyeron las poblaciones: IMM-UAAAN-BAP (Maíces enanos de alta poliembrionía), IMM-UAAAN-NAP (Maíces porte normal, alta PE), Tuxpeño HOC (Población de CIMMYT). Los híbridos comerciales: Comercial 1 de Pioneer; Comercial 2, 4 y 6 de Monsanto; Comercial 3 y 5 de Dekalb y una cruce simple experimental del

Instituto Mexicano del Maíz. Filiales F_1 , las cuales resultaron al cruzar BAP y NAP (polinizadores) con los híbridos comerciales, la población CIMMYT y la cruce simple experimental; lo anterior derivó dieciséis grupos de diferente combinación germoplásmica y a partir de ellas, se generaron combinaciones

germoplásmicas F_2 , así mismo retrocuzas (RC_1) de las combinaciones germoplásmicas F_1 hacia los progenitores masculinos BAP y NAP.

En el campo experimental de la UAAAN “Dr. Mario E. Castro Gil” de la localidad de Tepalcingo, Morelos ($18^\circ 26'$ Latitud N; $98^\circ 18'$ Longitud W y altitud de 1100 m); durante el ciclo otoño-invierno 07/08 se obtuvieron las filiales F_1 , al cruzar BAP y NAP (polinizadores) con los híbridos comerciales, la población CIMMYT y la crusa simple experimental; esto generó dieciséis grupos de diferente combinación germoplásmica, con los cuales se establecieron dos ensayos de rendimiento en: Saltillo, Coahuila; campo experimental Buenavista, UAAAN ($25^\circ 21'$ Latitud N; $101^\circ 02'$ Longitud W y 1756 m de altitud, datos CETENAL, México 1975^a); en lo sucesivo denominada localidad 1. La localidad dos fue en Calvillo, Aguascalientes; campo experimental del Centro de Bachillerato Tecnológico Agropecuario No. 60 ($21^\circ 50' 13''$ Latitud N; $102^\circ 42' 42''$ Longitud W y 1665 m de altitud, datos CNA, 2008). La siembra de los ensayos fue manual y se verificó el 5 y 7 de junio de 2008, respectivamente. El diseño experimental fue un bloques Incompletos al Azar con arreglo α -látice con 2 y 3 repeticiones para localidad 1 y 2, respectivamente. El tamaño de la parcela experimental fue de seis y tres surcos de 5 m de largo para localidad 1 y 2, respectivamente; a una distancia entre surcos de 0.8m, se sembró una semilla por golpe, y en total en cada surco 22 semillas. A las tres semanas de edad, se registró el número de plántulas emergidas así como la inspección física de casos PE. Con plantas del ensayo de rendimiento de la localidad 1 (Saltillo, Coahuila) se logró generar cada uno de las dieciséis combinaciones F_2 ,

a través de cruza meso-fraternales con mezcla de polen. En la localidad de Tepalcingo, Morelos; en el ciclo agrícola 08/09, el 17 de diciembre de 2008 se llevó a cabo la siembra de los siguientes materiales: F_2 [Comercial 1 x D], F_2 [Comercial 2 x D], F_2 [Comercial 5 x D] y F_2 [Comercial 6 x D], y sus respectivas combinaciones con el progenitor masculino C en F_1 , en total ocho materiales. El establecimiento de cada material fue en lotes de 800 m² con una distancia entre surcos de 0.8 m y entre plantas 0.19 m, se sembró una semilla por golpe y en total 5 000 por material; el objetivo fue registrar la emergencia, frecuencia PE y anomalías para el análisis genético del carácter PE. El 02 de julio de 2009, en el campo experimental de la UAAAN se efectuó la siembra de los materiales F_2 [Comercial 1 x D], F_2 [Comercial 2 x D], F_2 [Comercial 4 x D], F_2 [Comercial 5 x D] y F_2 [Comercial 6 x D], la siembra de cada material fue de manera manual en lotes de 900 m² con una distancia entre surcos de 0.8 m y entre plantas 0.18 m, depositando una semilla por golpe y en total 6 000 por material; el objetivo fue registrar la emergencia, frecuencia PE y anomalías.

La retrocruza de las filiales F_1 hacia sus progenitores BAP y NAP (RC_1) se realizó el 10 de septiembre de 2009, en el campo experimental de la UAAAN; Saltillo, Coahuila.

Las labores culturales para los experimentos de campo se realizaron en el siguiente orden; fertilización química, dos aplicaciones, la primera se efectuó después de la siembra, (40 kg de N y 80 kg de P), en la segunda aplicación el N restante (40 kg de N) por ha, esta última se llevó a cabo cuando las plantas

tuvieron cuatro hojas extendidas con l gula visible; el control de malezas fue de manera preemergente con atrazina. El control de plagas se realiz  con clorpirifos et l (3,5,6-tricloro-2-piridinil) a la dosis de 1.0 L ha⁻¹ y metamidofos (O, s-dimet l fosfoamidotiato) a una dosis de 1.5 L ha⁻¹. El cultivo y aporque se realiz  de manera mec nica.

La siembra de las filiales F₁, F₂ y progenitores (D y C), en invernadero, se llev  a cabo el 25 de mayo de 2009; se realiz  de manera manual; en charolas de germinaci n de 200 cavidades, depositando una semilla por cavidad en las hileras de 10 cavidades y s lo en diez de  stas, total de semillas sembradas por charola igual a 100, el sustrato que se utiliz  fue Peat moss (Pro-mix Bx, Premier-Canad  Co., en Quebec), previamente saturado de humedad. La frecuencia de riego, se proporcion  s lo agua, fue diariamente por la ma ana. Para las 16 filiales F₁, se utilizaron dos repeticiones de 100 semillas de cada una, mientras que para filiales F₂ y RC₁, se requiri  de 10 repeticiones de 100 semillas para cada una. La calificaci n de las 16 filiales F₁, F₂ y progenitores (D y C), se realiz  en el invernadero de la UAAAN el 06 de junio de 2009; mientras que la calificaci n de las retrocruzas fue el 25 de noviembre del mismo a o. La calificaci n de todas las filiales se llev  a cabo en pl ntulas de dos semanas de edad para F₁, F₂ y tres para RC₁. La finalidad fue determinar el porcentaje de emergencia, el cual se gener  por la proporci n entre pl ntulas emergidas con relaci n al n mero de semillas sembradas, as  mismo, la frecuencia de casos poliembri nicos (se registr  el n mero de casos que presentaron dos o m s pl ntulas por semilla, determinando la proporci n con relaci n al n mero de

plántulas emergidas); y por último la frecuencia de anomalías para la cual se determinó el número de plántulas que presentaron cualquier anomalía con respecto a planta tipo de cada población, se determinó la proporción con relación al número de plántulas emergidas, en éstas plántulas se cuantificó la cantidad de plantas PE; las tres variables descritas se expresaron en porcentaje.

La validación del patrón de herencia de la PE, interacción génica de dos loci con dominancia completa en ambos pares de genes, requirió de la implementación de la estrategia de X^2 para casos de un grado de libertad, con esta herramienta estadística se analizaron datos de combinaciones germoplásmicas F_1 , F_2 y RC_1 , a través de la siguiente fórmula:

$$X^2_{Cal} = \sum_{i=1}^n [(O_i - E_i)]^2 / E_i, \text{ (Strickberger, 1978).}$$

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La emergencia de las combinaciones germoplásmicas F_1 y F_2 disminuyó de la evaluación de invernadero con respecto a la de campo, debido a las propiedades físico-químicas del suelo, tales como; profundidad de siembra, textura, estructura y disponibilidad de humedad para la germinación; no obstante, se tuvo un tamaño de muestra óptimo para el análisis genético de la segregación del carácter PE, (Cuadro 2 y 3). En la evaluación de invernadero se observa una emergencia superior del 85 % para las combinaciones F_1 , F_2 y RC_1 , se debe a la combinación genética entre materiales No PE y las poblaciones progenitoras (D y C); éstas últimas han mejorado su capacidad de

emergencia debido a la respuesta a la selección a través de la última década (Espinoza, 1998). Las combinaciones germoplásmicas F_2 , a pesar de la depresión por endogamia, mostraron un porcentaje de emergencia satisfactorio, en sus dos versiones combinación en F_1 con D y C. La emergencia de filiales F_1 y F_2 , en condiciones de campo, agrónomicamente fue aceptable debido a que presentaron un rango de emergencia de 78 a 89 %, esto permitió realizar el estudio del carácter PE por tener un tamaño de muestra satisfactorio.

La expresión del carácter PE en combinaciones germoplásmicas F_1 no se manifestó en ninguna de las evaluaciones; campo e invernadero, debido a la interacción epistática de dos loci con dominancia completa en ambos pares de genes; y cualquier gen en condición dominante es epistático sobre el otro, por lo que se establece que; ambos loci en los materiales no PE utilizados como progenitor femenino se encuentran en condición homocigota dominante.

El carácter PE reaparece en combinaciones germoplásmicas F_2 con un rango de expresión fenotípica de 0.03 a 0.07% en condiciones de invernadero (Cuadro 4) y de 0.03 a 0.06, en campo (Cuadro 5). Esto deja de manifiesto que la PE es un carácter heredable.

El cuadro 5 muestra la frecuencia de plantas PE en campo, dos localidades de evaluación; las filiales muestran consistencia, por lo que se infiere que el carácter PE no está influenciado por el ambiente.

La frecuencias esperadas para el modelo propuesto es de 0.625% del homocigoto recesivo; los resultados denotan que el carácter, de manera general, segrega en frecuencias menores a dicha frecuencia; esto se relaciona con la respuesta diferencial del progenitor femenino que se utilizó para generar las combinaciones F_1 ; y a partir de éstas últimas se derivaron combinaciones germoplásmicas F_2 . Los fondos genéticos de los materiales No-PE permiten la expresión del carácter; en contra parte, otros materiales la limitan, en estos últimos, se establece que la interacción epistática del carácter esta penetrando parcialmente, debido a un mecanismo en los fondos genéticos de los materiales que se utilizaron como progenitor femenino, lo cual no permite que la PE se exprese en su totalidad. Los rangos de expresión fenotípica en RC_1 fueron de 0.13 a 0.22%, no se llegó al 0.25% esperado.

La manifestación fenotípica de la PE en F_2 , registrada en invernadero y campo, se observó una proporción mayor de plántulas dobles, y en menor número las de tres o más embriones, tomando como referencia a las poblaciones polinizadoras; esto se debe a la presencia de genes epistáticos y a la variación en la constitución alélica.

El cuadro 6 muestra que el comercial 1 tiene un comportamiento lineal en todas las evaluaciones las frecuencias observadas con relación a las esperadas discrepan de manera altamente significativa ($p \leq X^2_{0.99}$) en todas las evaluaciones; el comercial 5 y 6 presentan el mismo comportamiento excepto

en la combinación F_2 , comercial 6 correspondiente a NAP los valores observados y esperados difieren significativamente ($p \leq X_{0.05}^2$) mientras que para comercial 5 combinación en F_1 con BAP no se detectaron diferencias; esto implica que los fondos genéticos de estos materiales híbridos impiden la penetrancia del carácter.

El comercial 3 mostró diferencias altamente significativas ($p \leq X_{0.99}^2$) en F_2 y RC_1 ; mientras que experimental 2 ($p \leq X_{0.99}^2$) en F_2 combinación con NAP y en RC_1 combinación BAP y significativas ($p \leq X_{0.05}^2$) en F_2 combinación con BAP y en RC_1 combinación NAP. Esta tendencia denota un comportamiento diferencial.

Comercial 2, 4 y experimental 1 muestran el mismo comportamiento en F_2 y RC_1 , en invernadero, no se detectan discrepancias en F_2 y existen altamente significativas ($p \leq X_{0.99}^2$) en RC_1 , esto refiere que en filiales F_2 el carácter penetra completamente y en retrocruza lo hace de manera parcial.

Las discrepancias de Comercial 2 en Buenavista, Sal., fueron altamente significativas ($p \leq X_{0.99}^2$); mientras que en Tepalcingo, Mor., sólo significativas ($p \leq X_{0.05}^2$), en la combinación con BAP y en la versión con NAP fueron altamente significativas ($p \leq X_{0.99}^2$).

CONCLUSIONES

El carácter poliembrionía, seleccionado en la UAAAN, está controlado por dos loci con interacción epistática, dominancia completa en ambos pares de genes, cualquier gen en condición dominante es epistático sobre el otro. Así mismo la manifestación fenotípica es de penetrancia parcial y expresividad variable.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT). México D. F.

Al Programa de Fitomejoramiento e Instituto Mexicano del Maíz, de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Saltillo, Coahuila.

BIBLIOGRAFÍA

Centro de Estudios del Territorio Nacional (CETENAL) (1975^a). Carta Topográfica G14C33, escala 1:50 000. Saltillo Coahuila. Secretaría de Programación y Presupuesto (SPP), Gobierno Federal de los Estados Unidos Mexicanos. México D. F.

Comisión Nacional del Agua (2008) Dirección Local en el Estado de Aguascalientes. Departamento de hidrometeorología. Estación meteorológica No 1023, Calvillo Aguascalientes, México.

Erdelska O (1996) Polyembryony in maize-histological analysis. Acta Soc. Bot. Polonia. 65 (1-2): 123-125.

- Espinoza V J, C Vega S y D Jasso C (1998) Poliembrionía en maíces de porte normal y enano. *Agronomía Mesoamericana* 9 (2) : 83-88.
- Hallauer A R, FO Miranda (1981) *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. P. 14. Iowa State University Press. USA. 468 p.
- Morgan D T Jr, R D Rappleye (1951) Polyembryony in maize and lily, following X-irradiation of the pollen. *J. Hered.* 42:91-93.
- Pesev N, R Petrovic, Lj Zececiv, M Milosevic (1976) Study of possibility in raising maize imbred lines with two embryos. *Theor. Appl. Gen.* 47: 197-201.
- Pilu R (2000) The twin triat maize. *Maize Genetics Cooperation Newsletter*. 74:51.
- SAS Institute (1999) *SAS user's guide. Statistics. Versión 8.2*. SAS Inst. Cary, NC. 102 p.
- Strickberger M W (1978) *Genética*. Ediciones Omega, S. A. Barcelona, España.1981. 869 p.
- Webber J M (1940) Polyembryony. *Bot. Rev.* 6(11):575-598.

Cuadro 1. Número de semillas utilizadas en los experimentos para el análisis genético de la Poliembrionía.

Condiciones de siembra	F ₁	F ₂	RC ₁
Invernadero			
Todos los materiales	200	1000	1000
Campo, localidades Buenavista, Coah. y Calvillo, Ags. (P-V, 2008)			
Todos los materiales	460	-	-
Campo, localidad Tepalcingo, Mor. (ciclo O/I, 2008/2009)			
Todos los materiales, excepto la F ₂ de Com 6 x BAP = 3200.	-	5000	-
Campo, localidad Buenavista, Coah. (ciclo P-V, 2009)			
Todos los materiales	-	6000	-

Cuadro 2. Emergencia de plántulas, en el experimento realizado en invernadero para el análisis genético de la segregación del carácter Poliembrionía.

Material	F ₁ E (%)	F ₂ E (%)	RC ₁ E (%)	Media + Desviación Estándar
Comercial 1	97/99	97/92	91/93	95 ± 3/95 ± 4
Comercial 2	96/98	87/86	91/91	91 ± 4/92 ± 6
Comercial 3	97/97	89/98	94/86	93 ± 4/94 ± 7
Comercial 4	99/95	88/88	97/97	95 ± 6/93 ± 5
Comercial 5	93/86	98/80	94/92	95 ± 3/86 ± 6
Comercial 6	99/100	96/83	95/89	97 ± 2/91 ± 9
Experimental 1	97/88	87/84	92/88	92 ± 5/87 ± 2
Experimental 2	96 / 96	96/97	95/95	96 ± 1/96 ± 1
Polinizadores	92/97	92/87	89/89	91 ± 2/91 ± 5

E = emergencia; en cada subclase el dato superior corresponde al porcentaje de emergencia en las cruzas con el polinizador BAP y el inferior con el polinizador NAP.

Cuadro 3. Emergencia de plántulas del experimento realizado en campo para el análisis genético de la segregación del caracter Poliembrionía.

Material	F ₁	F ₂ [†]	F ₂ ^{††}	Media + Desviación Estándar
	E (%)	E (%)	E (%)	
Comercial 1	88/83	89/83	82/ -	86 ± 4/83 ± 0
Comercial 2	87/83	92/96	85/ -	88 ± 4/89 ± 9
Comercial 4	86/91	- / -	71/ -	78 ± 11/ -----
Comercial 5	82/82	85/95	91/ -	86 ± 5/88 ± 9
Comercial 6	86/94	96'/84	80/ -	87 ± 8 /89 ± 7
Polinizadores	70/67	- / -	- / -	----- / -----

E = Emergencia; en cada subclase el dato superior corresponde al porcentaje de emergencia en las cruzas con el polinizador BAP y el inferior con el polinizador NAP; † material evaluado en el ciclo agrícola O/I 2008/2009, en Tepalcingo, Morelos; †† material evaluado en Buenavista, Coahuila (ciclo P/V 2009); 'se sembraron 3200 semillas.

Cuadro 4. Número y frecuencia de plántulas poliembriónicas registradas en invernadero en el análisis genético de la segregación del carácter.

Material	F ₁		F ₂		RC ₁ de F ₁ hacia:	
	BAP	NAP	BAP	NAP	BAP	NAP
Comercial 1	0/0.00	0/0.00	31/0.03	29/0.03	134/0.15	186/0.20
Comercial 2	0/0.00	0/0.00	50/0.06	54/0.06	157/0.17	171/0.19
Comercial 3	0/0.00	0/0.00	28/0.03	38/0.04	124/0.13	178/0.21
Comercial 4	0/0.00	0/0.00	48/0.05	58/0.07	163/0.17	209/0.22
Comercial 5	0/0.00	0/0.00	37/0.04	57/0.07	135/0.14	139/0.15
Comercial 6	0/0.00	0/0.00	41/0.04	32/0.04	184/0.19	141/0.16
Experimental 1	0/0.00	0/0.00	43/0.05	50/0.06	150/0.16	173/0.20
Experimental 2	0/0.00	0/0.00	45/0.05	39/0.04	152/0.16	207/0.22
Polinizadores	118/0.64	148/0.76	641/0.69	624/0.72	145/0.54	134/0.50

En cada subclase el dato superior corresponde al número de casos PE registrados en las filiales y cruza respectivas, el inferior es la frecuencia de PE en función al número de plantas emergidas.

Cuadro 5. Número y frecuencia de plántulas poliembriónicas registradas en campo en el análisis genético de la segregación del carácter.

Material	F ₁		F ₂ [†]		F ₂ ^{††}	
	BAP	NAP	BAP	NAP	BAP	NAP
Comercial 1	0/0.00	0/0.00	142/0.03	168/0.04	206/0.04	---- / ----
Comercial 2	0/0.00	0/0.00	247/0.05	194/0.04	272/0.05	---- / ----
Comercial 4	0/0.00	0/0.00	---- / ----	---- / ----	272/0.06	---- / ----
Comercial 5	0/0.00	0/0.00	193/0.04	218/0.05	242/0.04	---- / ----
Comercial 6	0/0.00	0/0.00	114/0.04	198/0.05	202/0.04	---- / ----
Polinizadores	164/0.51	166/0.54	---- / ----	---- / ----	---- / ----	---- / ----

En cada subclase el dato superior corresponde al número de casos PE registrados en las filiales y cruza respectivas, el inferior es la frecuencia de PE en función al número de plantas emergidas.

Cuadro 6. Prueba de bondad ó ajuste (χ^2) para el análisis de datos del caracter PE en invernadero y campo.

Material	F ₂		RC ₁		F ₂ [†]		F ₂ ^{††}	
	Invernadero		Invernadero		Campo		Campo	
	BAP	NAP	BAP	NAP	BAP	NAP	BAP	NAP
Comercial 1	15.7 **	15.2 **	49.2 **	12.7 **	72.5 **	35.0 **	36.4 **	-----
Comercial 2	0.4	0.0	30.1 **	18.7 **	6.5 *	39.8 **	7.3 **	-----
Comercial 3	14.4 **	9.3 **	70.2 **	8.8 **	-----	-----	-----	-----
Comercial 4	0.9	0.2	34.7 **	5.7 *	-----	-----	0.1	-----
Comercial 5	10.5 **	1.0	56.8 **	47.9 **	20.6 **	21.7 **	30.5 **	-----
Comercial 6	6.3 *	8.3 **	16.4 **	39.4 **	34.8 **	17.0 **	34.1 **	-----
Experimental 1	2.5	0.1	37.3 **	13.7 **	-----	-----	-----	-----
Experimental 2	4.1 *	8.4 **	42.3 **	5.4 *	-----	-----	-----	-----

*, ** = significativo al valor de $\chi^2_{0.95}$ y $\chi^2_{0.99}$, respectivamente; † material sembrado en el ciclo agrícola O/I 2008/2009, en Tepalcingo, Morelos; †† material sembrado en Buenavista, Coahuila (ciclo P/V 2009).