

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO
DIVISIÓN DE AGRONOMÍA
DEPARTAMENTO DE FITOMEJORAMIENTO



Caracterización en Plántula de Genotipos Segregantes de la
Poliembrionía en Maíz

Por

JORGE ALBERTO PLIEGO MOZO

TESIS

Presentada como requisito parcial para obtener el título de:

INGENIERO AGRÓNOMO EN PRODUCCIÓN

Saltillo, Coahuila, México

Octubre de 2014

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO
DIVISIÓN DE AGRONOMÍA
DEPARTAMENTO DE FITOMEJORAMIENTO

Caracterización en Plántula de Genotipos Segregantes de la
Poliembrionía en Maíz

Por:

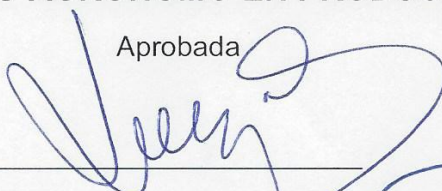
JORGE ALBERTO PLIEGO MOZO

TESIS

Presentada como requisito parcial para obtener el título de:

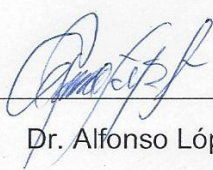
INGENIERO AGRÓNOMO EN PRODUCCIÓN

Aprobada



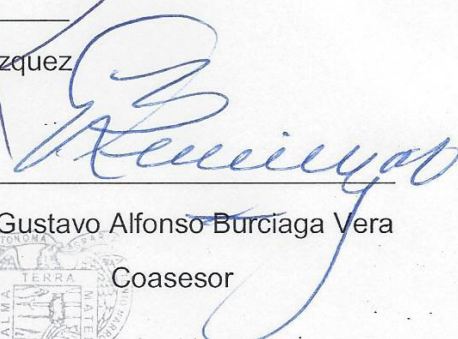
Dr. José Espinoza Velázquez

Asesor Principal



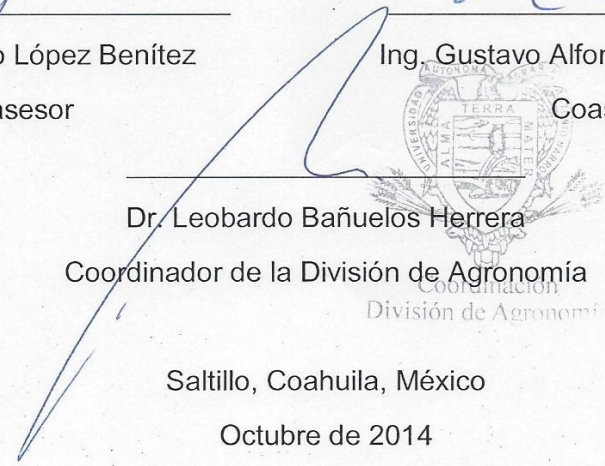
Dr. Alfonso López Benítez

Coasesor



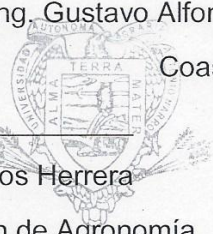
Ing. Gustavo Alfonso Burciaga Vera

Coasesor



Dr. Leobardo Bañuelos Herrera

Coordinador de la División de Agronomía


Coordinación
División de Agronomía

Saltillo, Coahuila, México

Octubre de 2014

AGRADECIMIENTOS

Primero que nada agradecer a dios por brindarme la oportunidad de vivir esta aventura y la osadía que fue todo mi proceso de formación.

A la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro UAAAN por haberme abierto sus puertas y brindarme el apoyo para poder concluir mis estudios,

A mi asesor el Dr. José Espinoza Velázquez quién me dio la oportunidad de trabajar con él, siendo más que un asesor un profesor de vida quien me brindo su tiempo así como también la gran cantidad de conocimientos y enseñanzas que me compartió .para la realización de este proyecto y lo más importante. Mi formación profesional

A mis amigos y compañeros de generación Agustín, Daniel, Alondra, Lety, Rodolfo, etc... Por brindarme todo su apoyo y comprensión por dejarme ser parte de ellos y permitirme vivir momentos inolvidables

A mis compañeros de cuarto Cesar y Rodrigo quienes me brindaron su amistad apoyo compañía en mis noches de desvelo.

Tengo muchas personas a las cuales agradecer, que de alguna u otra forma me ayudaron y que sin querer omití, mi más profundo agradecimiento, cada apoyo, fue importante para mi realización profesional.

DEDICATORIA

A mi madre Lucrecia Mozo García por estar conmigo en todas mis decisiones a pesar de todo, por apoyarme en todo momento con amor, por cuidar de mi pequeña por alentarme en mis momentos duros y difíciles, por llorar y reír conmigo gracias mama te amo mucho.

A mi pequeño gran motor mi Mairany por ser mi inspiración por ser la razón por la cual no flaquear por ser mi fuerza y motivación por la cual levantarme temprano y estar despierto hasta tarde

A mi Padre Pablo Pliego Salazar y a mis hermanos gracias por su apoyo y comprensión.

ÍNDICE DE CONTENIDO

PÁG.

Agradecimientos	i
Dedicatorias	ii
Índice de cuadros	v
Resumen	vii
I.INTRODUCCIÓN -----	1
Objetivos -----	5
Hipótesis -----	6
II. REVISIÓN DE LITERATURA -----	7
La producción de maíz en México -----	7
Uso de mutantes en el mejoramiento del maíz-----	12
Poliembrionía -----	13
Calidad nutrimental del maíz poliembrioníco-----	17
Metodología para la recuperación y utilización de la poliembrionía en maíz---	19
III. MATERIALES Y MÉTODOS -----	24
Descripción del área de estudio -----	24
Material genético -----	24
Establecimiento de los materiales en invernadero -----	29
Diseño experimental y análisis estadístico -----	30
Variables de estudio -----	32
IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN -----	35
Resultados de las variables de interés general-----	36
Pruebas de X^2 para los diferentes grupos segregantes-----	48
Numero de Coleoptilos, Mesocotilos y Radículas.-----	50
Estudio de Variables Métricas de Plántulas de Maíz-----	52
Número de raíces seminales, de corona y de hojas-----	53
Longitud de radícula y de tallo (o de la parte aérea) -----	65

Mediciones de peso fresco y seco de raíz y tallo-----	75
V. CONCLUSIONES -----	83
VI. LITERATURA CITADA -----	85
VII. ANEXOS -----	91

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1 Datos de producción de maíz en México en el periodo 2001-2012.-	10
Cuadro 3.1. Germoplasma de maíz, progenitores del material experimental----	25
Cuadro 3.2. Descripción de grupos y genotipos evaluados en este trabajo.-----	26
Cuadro 4.1.a Valores promedio de las variables de interés general [†] en los genotipos segregantes de F ₂ directa.-----	39
Cuadro 4.1.b Valores promedio de las variables de interés general en los genotipos segregantes de F ₂ recíprocas.-----	41
Cuadro 4.1.c Valores promedio de las variables de interés general en los genotipos segregantes RC ₁ directas-----	42
Cuadro 4.1.d Valores promedio de las variables de interés general en los genotipos segregantes RC ₁ recíprocas.-----	44
Cuadro 4.1.e Valores promedio de las variables de interés general en los genotipos representantes de las familias.-----	45
Cuadro 4.2.a. Número de casos de plántulas poliembriónicas, y proporción de la PEm para los grupo segregantes F ₁ Directa y Recíproca. (Ho: 15:1).-----	48
Cuadro 4.2.b. Número de casos de plántulas poliembriónicas, y proporción de la PEm para los grupos segregantes RC ₁ Directa y Recíproca (Ho: 12: 4).-----	49
Cuadro 4.2.c Frecuencia de PEm y prueba de Ji cuadrada a los genotipos representantes de las familias, cruza Directas y Recíprocas. (Ho: 7: 9).-----	50
Cuadro 4.2.d Características asociadas a la PEm en maíz. Frecuencia de números múltiples de Coleoptilos Mesocotilos y Radículas.-----	51
Cuadro 4.3.a Promedio de las variables [†] de plántula en “F ₂ directa”, por subgrupos: PEm e individuales, y testigos.-----	53
Cuadro 4.3.b Promedio de las variables [†] de plántula en “F ₂ , recíproca”, por subgrupos: PEm e individuales, y testigos.-----	55
Cuadro 4.3.c Promedio de las variables [†] de plántula en “Familias F ₂ , directa”, por subgrupos PEm e individuales, y testigos.-----	57

Cuadro 4.3.d Promedio de las variables [‡] de plántula en “Familias F ₂ , recíproca” por subgrupos: PEm e individuales y testigo.-----	58
Cuadro 4.3.e. Promedio de las variables [‡] de plántula en el grupo “RC ₁ , directa” por subgrupos: PEm e.individuales y testigos.-----	62
Cuadro 4.3.f Promedio de las variables [‡] de plántula en el grupo “RC ₁ , recíproca” por subgrupos: PEm e individuales, y testigos.-----	63
Cuadro 4.3.g. Genotipos [‡] de maíz, sean individual o poliembriónico, sobresalientes por su expresión por su máxima o minima en las variables NH; NRC y NRS: -----	64
Cuadro 4.4.a. Comparación de medias en las variables [‡] de plántulas en el grupo segregante “F ₂ , directa”. (Tukey, α=0.05).-----	67
Cuadro 4.4.b. Comparación de medias en las variables [‡] de plántulas en el grupo segregante “F ₂ , recíproca”. (Tukey, α=0.05).-----	68
Cuadro 4.4.c Comparación de medias en las variables [‡] de plántulas en el grupo segregante “Familias F ₂ , directa”. (Tukey, α=0.05).-----	68
Cuadro 4.4.d Comparación de medias en las variables [‡] de plántulas en el grupo segregante “Familias F ₂ , recíproca”. (Tukey, α=0.05).-----	69
Cuadro 4.4.e Comparación de medias en las variables [‡] de plántulas en el grupo segregante “RC ₁ Directa”. (Tukey, α=0.05).-----	70
Cuadro 4.4.f Comparación de medias en las variables [‡] de plántulas en el grupo segregante “RC ₁ Reciproca”. (Tukey, α=0.05)-----	71
Cuadro 4.5 Significancia estadística entre genotipos en las variables métricas [‡] , diferentes grupos segregantes de PEm, maíz.-----	72

RESUMEN

La poliembrionía en maíz (PEm) es un fenómeno que tiene potencial para aplicaciones agronómicas. Las características principales de esta PEm son: la existencia de dos poblaciones de maíz fuentes de la poliembrionía (BAP, enana y NAP porte alto), un patrón de herencia simple, relativamente fácil de manipular, y una asociación del carácter con niveles altos de grasa cruda, lisina y triptófano, superiores a los contenidos del maíz común. Además, es posible y relativamente fácil y económico desarrollar una serie de cruzamientos de las poblaciones con diversas fuentes de germoplasma, con cualidades de alto valor agronómico, y recuperar genotipos con PEm, y nuevas características donada por los genotipos exóticos en cruza, después de dos o tres generaciones de recombinación de las F_1 iniciales.

En este trabajo de tesis se propuso validar el patrón de herencia de la PEm y caracterizar morfológicamente a una serie de genotipos, comprendidos en seis grupos de cruzamientos, a nivel de F_2 y RC_1 .

El germoplasma utilizado incluye los siguientes materiales: la población de maíz UA-IMM-NAP, que es de porte normal y de alta frecuencia poliembriónica, dos familias de medios hermanos, de alta frecuencia poliembriónica, denominadas aquí como Familias F_2 directas y recíprocas, seis líneas endogámicas de buena aptitud combinatoria, y los testigos Población Tuxpeño

HOC (alto contenido de aceite, y el híbrido AN-447, los dos representantes del maíz común en cuanto a la condición normal, No-PEm.

Los materiales de estudio se generaron a través de cruzas iniciales entre NAP con las seis líneas y las dos familias. Las F_1 resultantes siguieron se manejaron hacia F_2 , sea en versión directa o recíproca, por la vía de apareamientos fraternales planta a planta; las RC_1 resultaron de cruzar las F_1 de las líneas con NAP, en forma directa o recíproca. De este modo se generaron seis grupos segregantes, denominados como sigue: F_2 de líneas, directa y recíproca; Familias poliembriónicas por NAP, en nivel F_2 , directa o recíproca, y RC_1 directa y recíproca. Los grupos se integraron por un número variable de genotipos.

El diseño experimental aplicado fue Bloques Completos al Azar, tres repeticiones. Cada bloque contuvo a los genotipos de los seis grupos de segregación. Cada genotipo se representó por 30 semillas por parcela experimental, es decir 90 semillas en total por genotipo. Se utilizaron macetas de medio galón de capacidad, aprovechando envases lecheros de segundo uso. El sustrato de siembra fue una mezcla de tierra de bosque y peat moss en combinación 2:1 v/v. La siembra en instalaciones de invernadero, fue hecha en un solo día, y la evaluación tomó lugar 28 días después. No se aplicó fertilizante, y no fue necesario el uso de insecticidas o similares, ya que no se presentó plaga alguna. Los riegos fueron manuales, con regadera, aplicados cada tercer día. Las variables de respuesta fueron germinación-emergencia, proporción de PEm y Anormalidades, Número de coleoptilos, mesocotilos,

radículas, raíces seminales, de corona, de hojas completas, Longitud de radícula y de tallo (parte aérea), y Peso fresco y seco de tallo y raíz. Los métodos estadísticos aplicados fueron Ji cuadrada para probar las proporciones de segregación de PEm en los diversos grupos, ANOVA para las variables métricas, y pruebas de Tukey para la comparación de medias cuando fue necesario.

Los resultados de la investigación permitieron validar el modelo de herencia de esta PEm, documentando la interacción epistática del tipo de recesividad duplicada, de segregación 15: 1, (normal: poliembriónico) en F₂, y su extensión en casos de cruces de prueba (12: 4). Modelo propuesto por Rebolloza *et al.* (2011).

La caracterización morfológica de las plántulas, todos los genotipos, en todos los grupos de segregación, a los 28 d de edad, permitieron comprender que los niveles de crecimiento y desarrollo se expresaron en plántulas de 14 a 15 cm de crecimiento aéreo (tallo-hojas) y de 28 a 32 cm de longitud de radícula, de 2.5 a 3.9 hoja completas, peso fresco de raíz de 5 g, de tallo de 6g, peso seco (biomasa) de 295 mg en raíz y de 580 mg en tallo. La proporción de materia seca para raíz es de sólo 6 %, mientras que la de tallo es de 10 %.

Los análisis estadísticos permitieron detectar una serie de diferencias entre genotipos en las variables de respuesta evaluadas. Destaca que NH (número de hojas) fue la variable con diferencias estadísticas ($p < 0.05$ y 0.01) en prácticamente todos los grupos de segregación, y que de éstos, el de RC₁, recíproca, fue el que presentó significancia estadística para todas las variables

de respuesta. En la interpretación global de resultados, y al observar el impacto en plántula de las seis líneas endogámicas utilizadas en cruza con NAP, destacan las líneas AN-CS8 y AN-Tep-3, la primera con efectos positivos, y la segunda con efectos positivos y adversos en la expresión de las plántulas, en algunas variables.

Los resultados discutidos en este trabajo de tesis, bajo las condiciones experimentales aplicadas, es posible concluir que hubo suficientes evidencias para validar el modelo de herencia de la PEm, y demostrar que la condición de homogeneidad genética de las líneas no altera el patrón de herencia. También, que los diversos grupos de segregación de la poliembrionía presentaron diversas aptitudes a favor o en contra del crecimiento y desarrollo de plántula, por lo que es posible constituir diversos grupos genotípicos que incluyen PEm y otras aptitudes de importancia económica.

Palabras clave: *Zea mays* L., poliembrionía, herencia, características de plántula.

I. INTRODUCCIÓN

El tema sobre el origen del maíz (*Zea mays* L. ssp. *mays*) es abordado de manera amplia pero escrito de manera sucinta en la publicación de Kato *et al.* (2009) “Origen y Diversificación del Maíz. Una Revisión Analítica”. Dada la importancia socio-económica de la especie, y su primerísima ubicación en la agricultura mundial actual, así como la utilización previsible a futuro, es de relevancia no sólo llegar a precisar dónde y cómo se originó, sino cuales fueron los procesos de domesticación y, por ende, la diversificación que condujeron al maíz a su gran diversidad actual. En México, esta diversidad se representa por 59 razas (Sánchez, *et al.*, 2000).

En el contexto de la domesticación de la especie, el maíz de especialidad o especializado es un concepto antiguo, resultante del proceso prehistórico-histórico de la influencia humana en la evolución de la especie. De la revisión que realizan Fernández-Suarez *et al.* (2013) sobre la aplicación culinaria del maíz y su relación con los grupos raciales en las diversas regiones de México puede suponerse que los grupos raciales de maíz están asociados a la utilización especializada del cereal en la alimentación humana. Como ejemplo pueden citarse, entre otros, los maíces reventadores o palomeros que llenan

una función de alta especialización, principalmente para la elaboración de botanas como las palomitas de maíz y sus derivados, o los maíces de grano grande, endospermo harinoso, suave, especializados en la elaboración de las diversas variantes de pozole.

En la actualidad, la empresa agrícola y de transformación industrial ha ampliado la utilización del maíz hacia aplicaciones especializadas, incluyendo productos para la alimentación del ganado (forrajes, alimentos balanceados, etc.), extracción de pigmentos para aplicaciones en cosmética y farmacia, producción de edulcorantes, aceites comestible, féculas, almidones, pegamentos, plásticos, calidad proteica en grano (maíces QPM), así como la extracción de etanol con fines de combustible, entre otras aplicaciones.

En México, no obstante la gran inversión que se ha hecho a lo largo de años para la generación de híbridos y variedades mejoradas de maíz, los agricultores de la producción tradicional del maíz, o productores a pequeña escala, siguen cultivando las variedades de maíz nativas que les permiten atender la demanda para el autoconsumo, y la de los mercados especializados, donde su producción adquiere mayor valor y mejor precio.

Es reconocido que los productores tradicionales conservan la diversidad del cultivo por razones sociales, económicas y culturales. Los maíces de especialidades incluyen los de colores-azul, negro, rojo, morado, etc. el pozalero, el palomero, harinosos, dulces, entre otros. Los consumidores

aprecian estos tipos de maíz por sus características culinarias, como el color, la textura, el sabor y porque se usan en la preparación de varios platillos típicos. El maíz para especialidades suele recibir un sobreprecio en comparación con el que se vende en los mercados a granel y en algunos mercados especializados, ya que son más accesibles para los agricultores que producen bajos volúmenes del grano.

Los mercados especializados existentes en la actualidad, demandan la incorporación de nuevas tecnologías para generar nuevos productos, puesto que los productores siguen sembrando las variedades de maíz de especialidad tradicionales. Por ende, es necesario orientar la investigación hacia la obtención de variedades que respondan a nuevas demandas de la aplicación especializada. Una estrategia a seguir para concurrir a estas nuevas demandas podría ser mediante el uso de mutantes de genes mayores de herencia mendeliana, de fácil manejo e identificación, para asociar e incorporar características deseables a las variedades en uso, ya que existe el potencial para orientar el mejoramiento del maíz con estos fines, sobre todo en las características de calidad nutrimental de grano.

En el periodo que lleva el Fitomejoramiento como disciplina científica, los fitomejoradores han dedicado poca atención a las variedades nativas y acriolladas y a los aspectos de calidad del grano; los esfuerzos se han enfocado, en especial, al aumento del rendimiento (Hellín *et al*, 2010), descuidando otros aspectos de importancia económica, tales como la utilización

de características de calidad nutrimental y derivados, presentes en la variación natural del maíz, y que han sido poco aplicados en variedades especializadas.

En el futuro, el enfoque del fitomejoramiento debería ampliarse, es decir, mantener el énfasis en optimar el rendimiento de grano y la tolerancia al estrés, pero también orientar la investigación hacia la gama de características de calidad, para las cuales existe una demanda de mercado. Es probable que esta investigación dé como resultado estrategias de vida más seguras y sustentables para un gran número de productores que hasta ahora no han disfrutado del pleno beneficio de la investigación agrícola.

Desde la mejora genética del maíz, se han desarrollado variedades especializadas tanto para calidad proteica (ricos en lisina y triptófano) como para alto contenido de aceite (de 7 a 9% de grasa cruda), las cuales están en proceso de adopción por los agricultores y usuarios. En México, los maíces de alta calidad proteica (conocidos como QPM, por su denominación en Ingles: quality protein maize) se han venido promoviendo durante los últimos quince años con éxito limitado todavía; los maíces de alto contenido en aceite (conocidos como HOC: high oil corn) no ingresan al mercado nacional de semillas por su origen transgénico, así como las variantes en el manejo especializado para su producción.

La condición gemelar o poliembrionía en semillas de maíz es una característica natural que puede ser aprovechable como una vía alterna en el

diseño de variedades de aplicación especial, buscando además de potencial de rendimiento, el valor nutrimental del grano, incrementando cantidad y calidad de aceites y proteína; esto, bajo la hipótesis de que dos o más embriones por semilla, permitirán incrementar la capacidad de almacenamiento de nutrientes de calidad (Castro, 1973; Rodríguez, 1981; Espinoza *et al*, 1998; Espinoza *et al.*, 1999; Valdez *et al.*, 2004; Valdez, 2005; González *et al.*, 2011).

En el Instituto Mexicano del Maíz “Dr. Mario E. Castro Gil” de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro se cuenta con una línea de investigación que estudia la característica poliembrionía en maíz (PEm) con la finalidad de generar conocimiento básico sobre el fenómeno, y al mismo tiempo buscar la utilización del fenómeno con fines agronómico-productivos.

El presente trabajo de tesis se inscribe en esta línea de investigación, y se propone la caracterización a nivel de plántula de genotipos segregantes F_2 y RC_1 , generados a partir del cruzamiento de germoplasma exótico, en forma de líneas de alta endogamia, y una población PEm, de porte normal.

Objetivos

1. Validar el patrón de herencia de PEm en maíces en grupos segregantes de segunda generación, F_2 y RC_1 .
2. Caracterización morfológica a los grupos segregantes de PEm a nivel de plántula.

Hipótesis

Primera. La combinación de germoplasma exótico, en forma de líneas de alta endogamia, en cruza con la población IMM-UAAAN-NAP de alta frecuencia poliembriónica no altera el patrón de herencia conocido para el carácter.

Segunda. Las progenies F_2 de las cruzas de genotipos exóticos con la población poliembriónica presentan diferencias significativas en variables medibles en plántula de importancia agronómica.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

La Producción de maíz en México

El maíz ha sido y continuará siendo por mucho tiempo el cultivo más importante de México, su primer lugar en área cultivada, volumen, valor de producción y preferencia en la alimentación humana así lo justifican (Ángeles, 2012).

El maíz es el cultivo nacional presente en todos los estados, los climas y en todas las altitudes. Se siembran diversas variedades y se consume de distintas formas. Es el principal cultivo, tanto por la superficie que se siembra como por el volumen de producción que se obtiene. En México ningún otro cultivo tiene tanta importancia como el maíz. Desde la perspectiva productiva, se ubica como el principal cultivo en comparación con el sorgo, trigo, cebada, arroz y avena, los cereales más cultivados en el territorio mexicano. El maíz grano representa 85% del volumen nacional de cereales y 2.8% de la producción mundial (SAGARPA, 2013).

México es un importante productor de maíz, su producción creció un 21% el año 2012, pasado a 21.35 millones de toneladas, producción que se había recuperado respecto al 2011, la cual fue afectada por contingencias

climatológicas que llevaron a su nivel más bajo en una década, a 17.64 millones de toneladas (SAGARPA, 2013).

El maíz es la principal especie cultivada en México, al ocupar anualmente alrededor de 7 a 8 millones de hectáreas. En más del 75 % de esta superficie se utiliza semilla de variedades criollas, las cuales además de estar adaptadas a las condiciones climáticas y tecnológicas de los productores, poseen características que les permiten responder a sus gustos alimenticios y preferencias (SAGARPA, 2013).

Las variedades criollas de maíz requieren menos agroquímicos a diferencia de las semillas mejoradas e híbridas ya que gran parte de su rentabilidad se explica por el uso de altos insumos y, por lo general, agua de riego. De ahí que productores minifundistas, cooperativistas y ejidales prefieran la siembra de variedades tradicionales nativas, comúnmente mal-llamadas criollas, que son formas de producción más intensivos en mano de obra y menos intensivos en la aplicación de agroquímicos y utilización de maquinaria agrícola, situación que prevalece en productores con de bajos recursos característica de la poblaciones indígenas.

El promedio nacional de rendimiento de maíz es cercano a 2 t ha^{-1} . En más del 80% de la superficie cultivada con maíz se siembran semillas criollas que los productores han conservado de sus cosechas por generaciones. Gran parte de la diversidad genética del maíz aún se conserva en manos de los

productores; además, los logros del mejoramiento genético han tenido muy poco efecto en muchas regiones maiceras de México (Castillo *et al.* 2000).

Como una muestra de la importancia del cultivo del maíz en México, en el Cuadro 2.1 se presenta información relativa a superficies de siembra, cosechada volúmenes de producción, rendimientos y valor de producción que evidencian las fluctuaciones en superficie dedicada al cultivo, el cual se presenta en el rango de 7.4 a 8.4 millones de hectáreas sembradas así como la discordancia de éstas con la superficie cosechada, que se reduce 12% en promedio con respecto a las media generales para el periodo comprendido, debido a siniestros por causas climáticas y daños por efecto de plagas y microorganismos patógenos a plantas y granos de maíz.

Cabe mencionar que lo sucedido en 2011 donde la superficie siniestrada alcanzó el nivel más bajo con una pérdida de 1.6 millones de hectáreas que en proporción es 22% menor a la sembrada, valor que también repercute en el rendimiento para ese año, el cual tiende a incrementarse gradualmente donde comprende un valor menor a tres toneladas por hectárea y en los últimos siete se ubica superior a tres toneladas por hectárea.

Es muy ilustrativo que en la última década las superficies promedian 7.4 y 8.4 millones de hectáreas, y que la producción nacional oscila entre 17.6 y 24.4 millones de toneladas métricas. Sin embargo, estos volúmenes son insuficientes para cubrir las necesidades que se tienen para este grano en los diferentes sectores, principalmente el sector agropecuario que demanda, maíz

amarillo para la producción de alimentos balanceados. Esta es una de las razones por lo que se tiene que importar un volumen equivalente a la tercera parte de la producción nacional. Conviene señalar que la producción nacional cubre casi por completo la demanda de maíz blanco.

Cuadro 2.1 Datos de producción de maíz[‡] en México en el periodo 2001-2012.

Año Agrícola	Superficie Sembrada (millones ha)	Superficie Cosechada (millones ha)	Producción (millones t)	Rendimiento (t ha ⁻¹)	PMR (\$ t ⁻¹)	Valor Producción (mill. de \$)
2001	8.4	7.9	20.1	2.58	1,451	29.2
2002	8.3	7.1	19.3	2.71	1,500	29.0
2003	8.1	7.6	20.1	2.75	1,618	33.5
2004	8.4	7.7	21.7	2.82	1,678	36.4
2005	8.0	6.6	19.3	2.93	1,577	30.5
2006	7.8	7.3	21.9	3.0	2,010	44.0
2007	8.1	7.3	23.5	3.21	2,441	57.4
2008	7.9	7.3	24.4	3.32	2,817	68.8
	7.9	6.2	20.1	3.24	2,802	56.4

2009						
2010	7.9	7.1	23.3	3.26	2,816	65.6
2011	7.8	6.1	17.6	2.91	4,077	71.9
2012	7.4	6.9	22.1	3.19	4,009	88.5
Media general	8.0	7.1	21.1	3.0	2,399.7	50.9

‡ Recopilación propia con datos de SIAP, 2012; y FIRA, 2012.

Sin duda, el trabajo agronómico y la investigación agrícola (semillas, uso y conservación de suelos y agua, manejo hacia la sustentabilidad) encuentran nichos de oportunidad en estos grandes retos de incrementar la producción, proponiendo tecnología en cuanto a la generación de nuevas variedades de maíz con potencial de altos rendimientos que cubran la demanda agrícola en nuestro país.

Uso de mutantes en el mejoramiento vegetal.

Las mutaciones son fuente de variabilidad genética en los organismos, como las plantas superiores, en particular las angiospermas. La variabilidad causada por las mutaciones inducidas no es esencialmente diferente de la causada por las mutaciones espontáneas durante la evolución. El uso directo de las mutaciones es una herramienta muy valiosa para el mejoramiento de plantas, particularmente cuando se desea mejorar uno o dos caracteres fácilmente identificables en una variedad bien adaptada. (Suárez, 2006).

En maíz, el mutante “opaco-2” (homocigoto recesivo *o-2 o-2*) es valioso por su efecto de incrementar proteínas con alto contenido de lisina y triptófano en el grano de maíz (Mertz *et al.*, 1964). Los defectos asociados a su condición de grano suave, bajo peso específico y alta susceptibilidad a plagas de almacenamiento fueron superados al asociar al gen mutante *o-2* una serie de genes modificadores. La aplicación del mutante opaco-2 en el mejoramiento genético del maíz es ampliamente conocido, ya que uno de sus productos son las variedades de alta calidad proteica (QPM's) promovida principalmente por CIMMYT (Vasal, 1994).

La utilización de mutaciones en maíz ha sido de gran importancia en el mejoramiento genético en busca de mejores variantes genéticas existente en el germoplasma. Esto no ha sido ajeno a los programas de investigación del Instituto Mexicano del Maíz “Dr. Mario E. Castro Gil” de la universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (IMM-UAAAN), entre los que destacan

particularmente lo realizado por el Dr. Castro Gil quien desarrollo el uso de mutantes braquíuticos de maíz, como una variante de interés en el mejoramiento genético, logrando la aplicación del enanismo en híbridos sobresalientes, que lograron incrementar la densidad de población a 100 mil plantas por hectárea, como ejemplo el híbrido doble AN-360, más conocido como “Pancho Villa” (Castro, 1973) y la valoración de otros mutantes por su potencial agronómico-productivo, como el gen “ramoso” que se manifiesta en mazorcas como olote ramificado, con granos distribuidos en todos ellos, y el carácter de tallos gemelos, que en su tiempo se consideró como un mutante de naturaleza cuantitativa (Castro *et al.*, 1978).

Poliembrionía

La condición mutante de plántulas múltiples por semilla, condición gemelar o poliembrionía es un fenómeno que ha sido abordado a lo largo del Siglo XX y hasta la actualidad. De los trabajos iniciales sobre el tema destacan los publicados por Kempton (1913), Weatherwax (1921) y Kiesselbach (1926), quienes reportaron en lo general la ocurrencia en poca frecuencia de plantas de maíz con plúmulas y radículas múltiples, pero con escutelo compartido. Estas características les permiten señalar que las plantas no provenían de dos embriones, sino de un embrión con anomalías en su funcionamiento, razón por la cual denominaron al fenómeno como “falsa poliembrionía”.

Uno de los reportes conocidos sobre poliembrionía inducida fue publicado por Morgan y Rappleye (1951) quienes informaron del efecto de dosis crecientes de rayos X sobre granos de polen, los cuales al fecundar plantas de jilotes normales (no irradiados) causaron la ocurrencia de progenies que al germinar exhibieron casos de poliembrionía, en frecuencias en función de las dosis de radiación, como sigue: 1.65 % (provocado con 600 unidades roentgen, r), 12.7 % (2600 r), y 18 % (3720 r). El caso sin radiación al polen (testigo) presentó una frecuencia de 0.12 % de poliembrionía, significando el efecto logarítmico de los incrementos de dosis de radiación.

La poliembrionía considerada como mutante de herencia cuantitativa fue señalada por diversos autores, y quienes la proponen como de uso potencial en aplicaciones agronómicas, sean como líneas endogámicas (Pesev *et al.*, 1976), poblaciones o variedades (Castro, 1979; Espinoza *et al.*, 1998). Con respecto a los casos que aludieron estos dos últimos autores, en la actualidad se cuenta con mayor información, a partir de una revisión sobre el control genético de la PEm, señalando que el fenómeno no es de herencia cuantitativa sino que es controlada por dos loci en interacción epistática de recesividad duplicada (Espinoza *et al.*, 2008; Rebolloza *et al.*, 2011). Esto puede ser observado en las dos poblaciones experimentales de alta frecuencia poliembriónica, desarrollada por investigadores en el IMM-UAAAN.

Otras versiones de poliembrionía han sido reportadas por varios autores, descubiertas en trabajos de investigación sobre variaciones de la capacidad

reproductiva de la especie maíz. En cuanto al control genético de estos tipos de poliembrionía, diversos autores han propuesto el patrón de herencia por medio de un gen simple, recesivo, (Kermicle, 1969; Pilu, 2000; Evans, 2007).

En México, el tema de la condición natural “plantas gemelas” o “semillas prolíficas” o poliembrionía en maíz (PEm) ha sido abordado en su mayoría por investigadores del Instituto Mexicano del Maíz “Dr. Mario E. Castro Gil” de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, en la sede, Saltillo, Coahuila. Aunque debe agregarse que recientemente se publicó información valiosa e interesante sobre la evaluación de una serie de líneas endogámicas que contienen el fenómeno de tallos gemelos (Meráz, 2014), donde se presenta, entre otros elementos, procedimientos para observar la morfología (fenotípicamente) de embriones que originan la condición tallos gemelos, así como la tipificación de las plántulas al manifestación en condición de dos o más tallos por carióspside.

La primera mención sobre el tema la hace Castro (1973), quien reportó la inclusión de una población de maíz amarillo, enana, de grano cristalino, tallo cuadrado, en la integración de la población base para la utilización del enanismo en el diseño de variedades de maíz (Población Selección Súper Enana 301-SSE, de la UAAAN). De esta población se derivaron líneas, algunas de las cuales, en niveles altos de endogamia, se convertirían en los progenitores de materiales súper enanos, como el híbrido doble AN-360

(denominado popularmente como “Pancho Villa”), la variedad sintética VAN-361 (denominado “Lucio Blanco”), el híbrido tri-lineal semi-enano AN-388, y varios otros materiales, de porte normal pero con alguna de sus líneas progenitoras de naturaleza enana, como lo es la línea hembra de la cruce simple, la que a su vez es madre del híbrido tri-lineal AN-447, ampliamente conocido en varias regiones de vocación maicera en México. El maíz enano “tallo cuadrado”, incluido en la población SSE, es el antecedente de las plantas gemelas, triples, cuádruples, etc. que ahora se identifican como casos poliembriónicos. La condición conocida como “tallo cuadrado” es, de hecho, la expresión de dos plantas íntimamente unidas palmo a palmo, con hojas opuestas en vez de alternas, una sola espiga consolidada y expresada con abundantes ramas, que fructifican dos o cuatro mazorcas en pares opuestos. (Espinoza V, J, 2013, comunicación personal).

La condición de semilla prolífica o poliembriónica en maíz (PEm) es un fenómeno documentado, apoyado con resultados experimentales fehacientes. A la fecha, por vía de selección recurrente, se ha tenido éxito en generar dos poblaciones, una enana y otra de porte normal, con frecuencia promedio del carácter poliembriónica (PEm) ubicada entre 55 y 65%. De manera concomitante al proceso selectivo, se han llevado a cabo una serie de estudios de índole genético y agronómico con la finalidad de desentrañar ventajas y desventajas del fenómeno PEm con miras a su utilización práctica en el diseño de variedades de maíz especializadas (Espinoza *et al.*, 2006; Espinoza *et al.*, 2008;

Rebolloza *et al.*, 2011; Pérez, 2012; González *et al.*, 2011; Velázquez, 2013; Díaz, 2013; Domínguez, 2013).

Calidad nutricional del grano en poblaciones de maíz poliembriónico

Los granos de maíz común son fuente alimenticia para humanos y animales domésticos, y contienen en su mayor parte hidratos de carbono (74%), y en menor proporción, proteínas (9%), aceite comestible (3.4%) y uno por ciento de fibra (Paliwal *et al.*, 2001). La cuestión es cómo se pueden modificar estas proporciones, utilizando la variabilidad natural, presente en diversas fuentes de germoplasma de maíz.

El grano de maíz es el principal alimento para los países de casi todo el mundo en vías de desarrollo, ya que se utiliza para consumo humano y animal. Desde la mejora genética del maíz, se han desarrollado variedades especializadas tanto para calidad proteica (ricos en lisina y triptófano) como para alto contenido de aceite (de 7 a 9% de grasa cruda), las cuales están en proceso de adopción por los agricultores y usuarios; en México, los maíces de alta calidad proteica (conocidos como QPM, por su denominación en lengua inglesa: quality protein maize) se han venido promoviendo durante los últimos seis años con éxito limitado todavía; los maíces de alto contenido en aceite (conocidos como HOC: high oil corn) no ingresan al mercado nacional de semillas por su origen transgénico, así como las variantes en el anejo

especializado para su producción. (Espinoza V, J, 2013, comunicación personal).

La poliembrionía en maíz (PEm), mutante natural que se estudia en el IMM-UAAAN, tiene un gran potencial con fines agronómico-productivos por dos razones principales, 1) es un carácter aprovechable para generar semillas que presentan prolificidad al germinar, produciendo dos y hasta siete plántulas por semilla, con capacidad de establecerse en el sitio de siembra, sin eliminarse entre sí, y que pueden llegar a fructificar de manera rentable, y por lo tanto capaces de competir entre ellas por recursos vitales para su desarrollo, y 2) asociado a la producción de plantas múltiples por semilla, se tiene la presencia de altos contenidos de grasa cruda y lisina. De acuerdo a la experiencia de campo, lo más deseable es la obtención de dos plantas por semilla, duplicando con ello la producción, tanto de mazorca como de forraje (Espinoza *et al.*, 1998).

La condición gemelar o poliembrionía en semillas de maíz estudiada en el IMM-UAAAN es una característica natural que puede ser aprovechable como una vía alterna en el diseño de variedades de aplicación especial, buscando además de potencial de rendimiento, el valor nutritivo del grano, incrementando cantidad y calidad de aceites y proteína; esto, bajo la hipótesis de que dos o más embriones por semilla, permitirán incrementar la capacidad de almacenamiento de nutrientes de calidad (Castro, 1973; Rodríguez, 1981; Espinoza *et al.*, 1998; Espinoza *et al.*, 1999; Valdez, 2005; González *et al.*, 2011; Pérez, 2012).

Metodología para la recuperación y utilización de la poliembrionía en maíz

En la serie de estudios relativos a la PEm en los trabajos del IMM-UAAAN, aquel que trató la metodología que permitió proponer el modelo de herencia del carácter (Rebolloza *et al.*, 2011) se utilizaron progenies derivadas de cruzamientos entre las poblaciones poliembriónicas (IMM-UAAAN-BAP, enana, y NAP, porte alto) y una serie de materiales ajenos (exóticos) por completo a la condición poliembriónica, incluyendo híbridos comerciales, híbridos experimentales y la población Tuxpeño de alto contenido de aceite (HOC). En esto, uno de los cuestionamientos que fue de interés en su momento, se refirió a la condición genética de los materiales exóticos, los cuales dada su condición híbrida segregarían de manera profusa, y por lo tanto podrían enmascarar de algún modo la expresión del carácter, dificultando la interpretación de las clases segregantes en F_2 . Al respecto, se contra argumentó que los dos loci en condición recesiva de la PEm, en las dos poblaciones poliembriónicas, deberían tener sus contrapartes alélicos dominantes en los híbridos o poblaciones No-poliembriónicas; los dos loci en condición dominante son los alelos “normales” presentes en el maíz común. Dado el tipo de herencia propuesto (Rebolloza *et al.*, 2011), no habría ningún efecto contrario a la segregación de los alelos involucradas a causa de la condición genética de los híbridos o de las poblaciones.

Por otra parte, en el enfoque de la investigación para el estudio de la calidad nutrimental de grano asociada a la poliembrionía, se ideó una serie de

experimentos encaminados a obtener las evidencias necesarias para documentar estas cualidades. Inicialmente, Valdez (2005) encontró evidencias sólidas de que la PEm está asociada a mayores contenidos de grasa cruda (GC) y de los aminoácidos lisina y triptófano (LI-TR). El trabajo incluyó una serie de grupos generacionales de las poblaciones IMM-UAAAN BAP y NAP, y se encontró que a medida que se incrementaba la frecuencia de poliembrionía, se lograba determinar mayores contenidos de los nutrimentos señalados.

En esta misma línea de investigación, González *et al.* (2011) y Pérez (2012) indagaron sobre contenidos de grasa cruda (GC) en diversas combinaciones de germoplasma entre la poliembriónica BAP, y Tuxpeño HOC (ésta es una población alto contenido de GC en grano, que en promedio es 8.5 %). La hipótesis establece que el alto contenido de grasa de Tuxpeño, y el promedio de 5.5 % presente en BAP, pueden combinarse de forma tal, que diversas dosis de estos germoplasmas pueden generar combinaciones híbridas que, siendo fenotípicamente como BAP, pueden contener niveles mayores de GC que la contenida en Tuxpeño. Los resultados permitieron documentar de manera suficiente que la mejor combinación o dosis de germoplasma fue la de 50:50 % (BAP: Tuxpeño), ya que permite una mejor recuperación de la poliembrionía y 7 % promedio de GC.

El tema de la “recuperación” de la poliembrionía (PEm) es de importancia bajo el planteamiento de la asociación de este fenómeno con mayores contenidos de grasa cruda (GC) y lisina-triptófano (LI-TR) en grano. En este

propósito, procede que la fuente germoplásmica de PEm sea cruzada con diversos materiales de interés, genéticamente distantes a la primera, en busca de combinaciones provechosas, con potencial agronómico, sin perder la expresión de la PEm. Para que esto ocurra, primero se debe obtener el nivel F_2 en cada una de ellas, ya que es aquí donde se segrega la PEm en proporción de 1/16, de acuerdo a la herencia del carácter (Rebolloza *et al.*, 2011).

El análisis genético mendeliano aplicable a los diversos genotipos F_1 generados en casos como los señalados en el párrafo anterior, indica que se puede seguir el camino filial a F_2 , o una Cruza de prueba hacia el progenitor recesivo. El primer camino significa una dosis de germoplasma 50: 50 de los dos progenitores, mientras que el segundo tendría una proporción favorable a la fuente poliembriónica, la cual contiene los alelos recesivos (75 BAP: 25 Tuxpeño). González *et al.* (2011) demostraron que, tratando con el fenómeno PEm y su asociación con contenidos mayores en grano de GC y LI-TR al del maíz común, la mejor combinación germoplásmica es la de 50: 50, después de dos ciclos de recombinación, es decir, llegar a (F_3), donde se mantendría la proporción de 1/16 de segregantes con la característica PEm.

La validación del patrón de herencia de la PEm, así como de la asociación con niveles altos de GC y LI-TR, orientaron la investigación hacia la búsqueda de una metodología práctica y eficiente para derivar proporciones mayores a 1/16 a partir de la F_2 . Es del conocimiento general que un genotipo doble homocigoto recesivo, obtenido de F_2 , al cruzarse con otros individuos de su misma clase genotípica generará progenie totalmente del mismo genotipo y

fenotipo. Esto no es así cuando los genes en cuestión son afectados por otros fenómenos genéticos como el denominado “penetrancia incompleta” (PI). Este es el caso de progenies PEm, que aunque sean genotípicamente doble homocigoto recesivo para el mutante, pueden expresarse de manera variable en proporciones que van desde 40 % a 100 %, pasando por varios niveles entre estos dos extremos, por efecto de los mecanismos de la PI, y la cual está en función de la fuente de germoplasma exótico con que fue cruzado la fuente PEm (Rebolloza *et al.*, 2011).

La estrategia de generar diversos grupos germoplásmicos que contengan al mutante PEm, aprovechable en la utilización agronómica de la poliembrionía, debe acompañarse de una vía relativamente rápida para producir, dentro de cada grupo, una proporción notable de casos PEm, mayor al de 1/16, sin perder la proporción 50: 50 de germoplasma (Exótico: Poliembriónico). Díaz (2013) propuso la metodología de recuperación de la poliembrionía aplicando el apareamiento preferencial positivo (AP+) entre plantas PEm de la F₂, dentro de grupos. Las progenies de este proceso presentaron proporciones de 12 a 18 % de casos PEm, los cuales son significativamente mayores al 6.25 % observable en F₂. Domínguez (2013) continuó esta estrategia llegando a un segundo ciclo de (AP+), denominado cuarto grupo generacional cuatro (G4), los cuales fueron además evaluados en ensayos de rendimiento, explorando la posibilidad de capacidades productivas. Este autor, también generó y evaluó productivamente 15 cruzamientos dialélicos entre cinco progenitores G3, en los cuales determinó evidencias de heterosis entre algunas combinaciones híbridas.

Con la finalidad de presentar evidencias adicionales que validen el mecanismo de herencia propuesto para PEm y dar, por otra parte, información adicional sobre la transmisión de la PEm determinada al cruzar híbridos comerciales con las poblaciones poliembriónicas (BAP y NAP), se diseñaron dos experimentos cuyo elemento común fue la utilización de líneas endogámicas, conocidas por su buena aptitud combinatoria, para cruzarse con las dos poblaciones BAP y NAP. Velázquez (2013) presentó evidencias válidas al recuperar tanto la poliembriónía como el enanismo en F_2 , trabajando con progenies de cruzas entre la población BAP y líneas de alta endogamia. Los resultados obtenidos confirmaron el hecho de que la naturaleza genotípica de los progenitores exóticos no afectó el patrón de herencia propuesto para PEm.

El trabajo que se presenta en esta tesis sigue una estrategia experimental similar a la seguida por Velázquez (2013), y analiza el fenómeno en las progenies F_2 de las cruzas ente la población de maíz NAP y un conjunto finito de líneas de alta endogamia, genéticamente distantes de aquélla.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área de estudio

El presente trabajo de investigación se realizó en el invernadero número 3, ubicado a un costado del edificio que alberga el laboratorio de Fisiología Vegetal, Departamento de Botánica de la Universidad Autónoma Agraria Antonia Narro, en Buenavista, Saltillo, Coahuila. Las coordenadas geográficas de la localidad son 25° 21´ de latitud N y 101° 02´ de Longitud Oeste, y 1756 de altitud (CETENAL, 1975).

El invernadero tiene una dimensión de 9 x 32 x 4 m y cuenta con una cubierta de polietileno, una pared húmeda, dos extractores frontales, cortinas laterales, regulador térmico para controlar la temperatura interior, con malla anti-áfidos, termómetro para identificar temperaturas máximas y mínimas.

Material genético

El germoplasma utilizado incluye una muestra aleatoria de la población IMM-UAAAN-NAP (plantas de altura normal y de alta frecuencia poliembriónica, que en lo sucesivo se denominará NAP), seis líneas de alta endogamia, que son exóticas a los materiales poliembriónicos y que representan versiones de maíz común, grano blanco. Los materiales testigos, que representan al maíz común fueron el híbrido comercial AN-447 y la Población Tuxpeño HOC, de alto contenido de aceite, y cuya muestra original fue otorgada de manera formal por CIMMYT. Adicionalmente, se utilizaron dos familias de medios hermanos de

alta frecuencia poliembriónica, una perteneciente a la población NAP y otra a la BAP, las cuales, junto a la muestra de NAP, son utilizados como referentes de la poliembrionía. (Cuadro 3. 1).

Cuadro 3.1. Germoplasma de maíz, progenitores del material experimental.

Genotipos	Descripción	Abreviatura
CB de NAP	Compuesto balanceado de la Población de maíz, que se caracteriza por integrar plantas de altura normal y alta frecuencia poliembriónica.	NAP
DF40 PE	Familia de la población BAP, plantas braquíticas y de alta frecuencia poliembriónica.	DF40
CF90 PE	Familia de la población NAP, plantas de alta normal y de alta frecuencia poliembriónica.	CF90
AN-255-18-19	Línea de alta endogamia, enana, exótica a los materiales poliembriónicos y que representan versiones de maíz común generada por el IMM-UAAAN.	18-19
AN-7	Línea de alta endogamia, altura normal, exótica a los materiales poliembriónicos y que representan versiones de maíz común generada por el IMM-UAAAN.	7
AN-Tep-3	Línea de alta endogamia, altura normal, exótica a los materiales poliembriónicos y que representan versiones de maíz común generada por el IMM-UAAAN.	3
Cs8	Línea de alta endogamia, altura normal, exótica a los materiales poliembriónicos y que representan versiones de maíz común generada por el IMM-UAAAN.	CS8

CML311	Línea de alta endogamia, altura normal, exótica a los materiales poliembriónicos y que representan versiones de maíz común generada por CIMMYT.	311
CML78	Línea de alta endogamia, altura normal, exótica a los materiales poliembriónicos y que representan versiones de maíz común generada por CIMMYT.	78

Las seis líneas y las dos familias se cruzaron con la población NAP, generando progenies F₁, directas y recíprocas. A partir de éstas, se manejaron reproductivamente de modo tal que se generó progenies F₂ y Retrocruzas Uno (RC1). Estos dos últimos grupos son los materiales evaluados en este trabajo (Cuadro 3. 2).

Cuadro 3.2. Descripción de grupos y genotipos evaluados en este trabajo.

Grupo	Número Identificación	Materiales/cruzas
Genotipo de referencia PE	1	CB de NAP
F ₂ Directas	2	(NAP x 18-19) F2
	3	(NAP x DF40) F2
	4	(NAP x 78) F2
	5	(NAP x 7) F2
	6	(NAP x 3) F2
	7	(NAP x CS8) F2
	8	(NAP x CF90) F2

	9	(NAP x 311) F2
F ₂ Reciprocas	10	(DF40 x NAP) F2
	11	(18-19 x NAP) F2
	12	(CF90 x C) F2
	13	(3 x NAP) F2
	14	(CS8 x NAP) F2
	15	(7 x NAP)
Retrocruzadas Reciprocas	16	(NAP x 18-19) F1 x NAP
	17	(NAP x Df40) F1 x NAP
	18	(NAP x 78) F1 x NAP
	19	(NAP x 7) F1 x NAP
	20	(NAP x 3) F1 x NAP
	21	(NAP x CS8) F1 x NAP
	22	(NAP x 311) F1 x NAP
	23	(DF40 x NAP) F1 x NAP
	24	(18-19 x NAP) F1 x NAP
	25	(311 x NAP) F1 x NAP
	26	(CF90 x NAP) F1 x NAP
	27	(3 x NAP) F1 x NAP
	28	(78 x NAP) F1 x NAP
	29	(CS8 x NAP) F1 x NAP

	30	(7 x NAP) F1 x NAP
Retrocruzas Directas	31	NAP x (NAP x 18-19) F1
	32	NAP x (NAP x DF40) F1
	33	NAP x (NAP x 78) F1
	34	NAP x (NAP x 7) F1
	35	NAP x (NAP x 3) F1
	36	NAP x (NAP x CS8) F1
	37	NAP x (NAP x CF90) F1
	38	NAP x (NAP x 311) F1
	39	NAP x (DF40 x NAP) F1
	40	NAP x (18-19 x NAP) F1
	41	NAP x (CF90 x NAP) F1
	42	NAP x (3 x NAP) F1
	43	NAP x (78 x NAP) F1
	44	NAP x (CS8 x NAP) F1
	45	NAP x (7 x NAP) F1
Testigo No-PE	46	Pobn Tuxpeño-HOC
	47	Híbrido AN- 447

Conviene señalar que en F_1 , las progenies de las cruzas entre NAP y las familias poliembriónicas de medios hermanos (CF90 y DF40) expresan el fenotipo PEm, a diferencia de las otras cruzas que no exhiben el fenómeno dada la dominancia de la condición normal conferida por el progenitor exótico, no-poliembriónico. La naturaleza poliembriónica de esas dos familias hace que las frecuencias PEm sean tan altas como las que exhibe la población NAP, sean en F_1 , F_2 o RC_1 .

Establecimiento de los materiales en invernadero

Los genotipos utilizados en este trabajo se establecieron en macetas de plástico sólido, con una capacidad de 1.8 L, en un sustrato con base en una mezcla de tierra de bosque de pino y peat-moss en proporción 2:1 v/v. Los envases en forma cuadrada, fueron despuntados en la parte superior, y recibieron en promedio 800 g del sustrato de germinación. En la base de la maceta se le hicieron cuatro perforaciones (agujeros) con el propósito de que sirvieran como puntos de salida, y drenar el exceso de agua.

La muestra de semillas que representó a cada genotipo fue de 90, asignando 30 de ellas a cada repetición. Se dispusieron dos semillas por maceta, colocadas en forma diagonal a una distancia de 4 cm entre ellas, sembradas a una profundidad de 2 cm. De esta manera, cada genotipo requirió 15 macetas por repetición, lo que significó que cada repetición utilizó 605 macetas (15 macetas x 47 genotipos).

El experimento se estableció con tres repeticiones, cada repetición representó una fecha representando un bloque. La primera fecha de siembra fue el 22 de febrero, 2013, y las otras dos se establecieron con espacio de una semana entre repeticiones. Los riegos fueron manuales cada tercer día utilizando una regadera de 14 L. No se aplicó fertilizante de ningún tipo, ni otros agroquímicos para el control de malezas e insectos. La duración del experimento fue de 4 semanas por repetición.

Diseño experimental y análisis estadístico

Los genotipos se dispusieron en un diseño de Bloques completos al azar, tres repeticiones. Se aplicó análisis de varianza para observar el comportamiento de los datos de las variables consideradas. En los casos de diferencias estadísticas entre efectos del modelo aplicado, en tal o cual variable de respuesta, se aplicó una prueba de medias (Tukey, $\alpha = 0.05$).

A los datos de segregación en F2 y RC1 se aplicó una prueba de X^2 de bondad de ajuste para probar las hipótesis de 15: 1 y 12: 4 respectivamente. En las dos propuestas, la primera clase fenotípica se refiere a la proporción de plantas de tipo normal, es decir cuando la semilla germina y emerge en una plántula, la segunda clase representa la proporción de plantas múltiples por semilla. Esta parte del estudio se propone corroborar la herencia de la poliembrionía observada en trabajos anteriores del IMM-UAAAN y probar hipótesis de segregación de acuerdo al modelo de herencia de la poliembrionía bajo estudio, propuesto por Rebolloza *et al.* (2011).

El modelo estadístico correspondiente al diseño Bloques completos al azar es como sigue (Steel y Torrie, 1998):

$$Y_{ij} = \mu + t_i + \beta_j + \varepsilon_{ij}$$

Donde

$i = 1, \dots, t$, $j = 1, \dots, b$. t = número total de tratamientos; b = número de repeticiones (bloques).

Y_{ij} = Variable de respuesta observada en el i -ésimo tratamiento y j -ésimo bloque.

μ = media general.

t_i = efecto del i -ésimo tratamiento.

β_j = efecto del j -ésimo bloque.

ε_{ij} = error asociado a la ij -ésima unidad experimental.

Los Análisis de Varianza, prueba de medias se realizaron con el paquete estadístico SAS versión 9.0. (SAS, 2002).

Variables de estudio

Por ciento de germinación (PG): Proporción de plántulas emergidas en relación al número de semilla sembradas, por genotipo, a través de bloques.

Frecuencia de poliembrionía (PPE): Relación entre el número de plántulas poliembriónicas y el total de plantas emergidas.

Proporción de plántulas anormales (PA): Relación entre el número de plántulas deformes, incompletas o distorsionadas y el total de plántulas germinadas.

Número de coleoptilos (NC): Es el número de coleoptilos identificables en el caso de dos o más plántulas por semilla, contabilizados en plántulas de aspecto normal, dentro de cada genotipo, por repetición.

Número de radículas (NR): El número de radículas presentes por plántula, en los casos de que la semilla presente poliembrionía. En maíz común, la plántula presenta siempre una sola radícula.

Número de mesocotilos (NM): Es el número de este tipo de estructuras que unen al sistema radical seminal con el cuello o nudo vital de la plántula, presentes en número variable en plántulas poliembriónicas. Puede ser uno o más, dependiendo de la expresión de las plántulas múltiples.

Número de raíces laterales (RL): Raíces que se desarrollan o pueden desarrollarse inmediatamente después de que aparece la radícula, por abajo del mesocotilo. La variable se refiere al número presente de ellas al momento de la evaluación.

Número de raíces de corona o nodulares (NC): Es la suma de apéndices raíz que aparecen después de que se establece el sistema radical seminal (radícula o radículas más raíces laterales) en la(s) plántula(s); las raíces nodulares también se conocen como “raíces de corona” por que emergen del cuello o nudo vital (corona) que delimita la unión tallo-raíces, en la parte distal superior del mesocotilo. Las raíces de corona forman el sistema radical definitivo de la(s) planta(s).

Número de hojas (NH): Es la cantidad de hojas completamente desarrolladas que presenta la plántula al momento de la evaluación; el dato

incluye solamente láminas foliares cuya base tiene, después de la vaina, la estructura especializada denominada “collar”, que señala el estado de hoja completa.

Longitud de tallo (LT): Medida en centímetros de la parte aérea (plúmula(s)) desde el cuello de la(s) plántula(s) (región nodular) hasta el cogollo.

Longitud de radícula (LR): Medida de la extensión de este órgano desde el escutelo hasta el extremo distal (cofia), registrada en centímetros.

Peso fresco de tallo (PFT): Medida en gramos de la estructura aérea, que incluye hojas completas, hojas en desarrollo, tallo, que se desprende al separar de la(s) plántula(s) las estructuras raíz.

Peso fresco del sistema radical (PFR): Medida en gramos de las tres estructuras raíz (radícula, raíces laterales y de corona) las cuales se desprenden del resto de la(s) plántula(s).

Peso seco de tallo (PST): Medida en miligramos y/o gramos de la estructura aérea fotosintética que se desprende al separar de la(s) plántula(s) las estructuras raíz. El peso se tomó después de que la estructura, colocada en bolsa de papel craft, fue secada en horno con aire forzado por 48 horas, a 58 ° C.

Peso seco del sistema radical (PSR): Medida en gramos de las tres estructuras raíz (radícula, raíces laterales y de corona) las cuales se desprenden del resto de la(s) plántula(s). Esta medida se tomó después de haber estado 48 horas en la estufa de secado a 58 ° C.

Conviene señalar que las tres primeras variables (PG, PPE y PA) son denominadas en este estudio como las “variables de interés general”, ya que el manejo de la información obtenida incluye las proporciones de segregación de la poliembrionía, la cual está sujeta a las pruebas de Ji Cuadrada (X^2) para su evaluación, y que representa la argumentación sobre la validación del modo de herencia de la poliembrionía. El resto de las variables se manejan en sección aparte en el capítulo de Resultados y Discusión.

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El capítulo se presenta en dos secciones, de acuerdo a la tipificación de las variables bajo estudio. La primera se refiere a las características denominadas aquí como “variables de interés general relativas a germinación, poliembrionía (PEm) y anormalidades”. En la segunda sección se presentan las variables consideradas métricas, correspondientes a características de herencia cuantitativa.

Es oportuno subrayar que los datos y resultados obtenidos en esta investigación se refieren a grupos de genotipos segregantes en F_2 y RC_1 , producto de cruzas originales desarrolladas con anterioridad entre seis líneas de alta endogamia con la población de plantas de maíz de altura normal, denominada experimentalmente como “IMM-UA-NAP”, la cual concentra la poliembrionía (PEm) en frecuencias promedio de 55 a 65 % (ver Cuadro 3.2). Las F_1 resultantes se reprodujeron de manera tal que fue posible desarrollar las F_2 , directas y recíprocas, así como los grupos de cruzas de prueba o retrocruzas (RC_1) directas y recíprocas. Semillas de estas dos últimas categorías son las que se utilizaron para el desarrollo experimental de este trabajo.

1) Resultados de las variables de interés general

Los valores promedio de las tres variables de interés general aparecen en la serie de Cuadros 4.1.a - 4.1.e, ordenados por la clase de grupo segregante, sean F_2 o RC_1 , directas y recíprocas. El último Cuadro de este serie corresponde a los datos del grupo denominado "Familias" que incluye progenies de las cruzas entre cada una de dos familias de alta PEm con IMM-UA-NAP (nombrada como NAP en adelante), así como la progenie de esta última, las cuales son los genotipos de referencia para la segregación de las progenies F_2 y RC_1 .

La variable germinación en todos los datos de estos grupos (Cuadros 4.1.a - 4.1.e) resultó igual o superior a 85 % en 42 de los 47 grupos, sin detectar tendencias que favorecieran a ninguno de los grupos segregantes, ni los grupos familia o materiales testigo, los cuales representan al maíz común. El 85 % de germinación es una medida convencional y legal para calificar como buena la capacidad de un material al establecerse como siembra comercial, sea variedades o híbridos comerciales de maíz. Con estos resultados se puede establecer que los genotipos estudiados son materiales competentes para establecerse como maíces de tipo comercial.

La PEm, tema central de este trabajo, reaparece en los grupos segregantes en proporciones acorde a lo esperado para este tipo de

poliembriónía. En grupos F_2 , sea directa o recíproca, la frecuencia esperada es $1/16$, aunque influida por el fenómeno “penetrancia incompleta”, la cual es dependiente de la naturaleza del germoplasma exótico en cruza con la población NAP. En estos resultados no se detectó efecto materno, a pesar de lo señalado por Musito *et al.* (2008) quienes detectaron indicios de este efecto en familias endogámicas S_1 derivadas de la población NAP correspondiente al entonces vigésimo ciclo de selección (año 2006).

En los grupos segregantes RC_1 , la proporción esperada con respecto a PEm es de $4/16$ con las variaciones en la frecuencia debidas al efecto de penetrancia incompleta; en este caso de segregación tampoco se detectó efecto materno (Cuadros 4.1.c y 4.1.d).

Con base en estos resultados, el patrón de herencia observado en los grupos segregantes F_2 y RC_1 es como el establecido por Rebolloza *et al.* (2011), con la importante diferencia de que estos autores generaron las progenies a partir de cruzamientos de NAP y BAP (otra población de alta frecuencia PEm, pero de porte braquítico) con genotipos híbridos, varios de ellos de uso comercial, con todas las implicaciones de segregación implícita en materiales de esta naturaleza.

Como es de conocimiento general, las plantas híbridas generan gametos que presentan una condición haploide producto de la recombinación de genes provenientes de ambos padres del híbrido, estableciendo nuevos arreglos de genes en alto grado diferentes a lo que fueron las condiciones haploides de sus padres. En el estudio de Rebolloza *et al.* (2011) se logró determinar que el control genético de la PEm es por dos loci en interacción epistática de recesividad duplicada del tipo 15:1, sin que el marco de heterogeneidad de los gametos en combinación lo ocultaran.

Por otra parte, los resultados de este trabajo de tesis validan el patrón de herencia propuesto (15 casos de plantas tipo normal: 1 caso de planta PEm) y penetrancia incompleta, con la salvedad de que los genotipos en cruzamientos con NAP son líneas de alta endogamia, es decir, con genotipos de alta homocigosidad, que al reproducirse generan gametos que son prácticamente iguales. Este fondo genético homogéneo interacciona con los gametos de NAP de forma tal que permite la expresión de la PEm de la misma forma que lo hacen otras fuentes germoplásmicas no homogéneas cuando se cruzan con NAP o BAP. Estos resultados le proporcionan un importante soporte a la propuesta de herencia sobre la PEm de los maíces generados por la UAAAN.

Los resultados con respecto a las anomalías (PA) observadas en la germinación de los diversos genotipos de los diferentes grupos bajo estudio

(Cuadros 4.1.a – 4.1.e) repiten la condición general detectada en estudios previos sobre los diversos genotipos de interés poliembriónico (Espinoza *et al.*, 1998; Espinoza *et al.*, 2008; González *et al.*, 2011; Díaz, 2013; Velázquez, 2014). Las anomalías exhibidas en plántulas muy jóvenes son una variable reiterada en los grupos que segregan PEM, la cual generalmente no exhibe una distribución normal, su estudio suele ser complejo, al presentarse como eventos raros con valores discordantes. Esta condición también es asociada a los genotipos PEm por la característica de generar plantas múltiples por semilla (2 a 7 plantas) y con manifestaciones variables de anomalía como son plántulas malformadas, arpilladas, huecas, raquílicas, cloróticas, e incluso albinas).

Por otra parte, se pudo constatar que la ocurrencia de plántulas anormales no es una característica exclusiva de los materiales segregantes de PEm, ya que también fueron observados en los genotipos utilizados como testigos, los cuales son un híbrido comercial y una población de maíz (Cuadro 4.1.a). Con el propósito de evitar la repetición de datos en la serie de cuadros con datos de segregación de los diferentes grupos, los valores correspondientes a testigos (representantes del maíz común) se presentan sólo en este Cuadro 4.1.a.

Cuadro 4.1.a Valores promedio de las variables de interés general[‡] en los genotipos segregantes de F₂ directa.

Núm. ID = Genotipos	PG (%)	PPE (%)	PA (%)
2 = (NAP x 18-19) F ₂	96 ± 3	3.5 ± 3	6 ± 5
4 = (NAP x 78) F ₂	99 ± 2	2.2 ± 2	0
5 = (NAP x 7) F ₂	100	5.3 ± 2	0
6 = (NAP x 3) F ₂	98 ± 2	2.3 ± 2	2 ± 2
7 = (NAP x CS8) F ₂	97 ± 3	6.9 ± 4	3 ± 3
9 = (NAP x 311) F ₂	92 ± 8	7.3 ± 1	0
46 = Pobn. Tuxpeño	93 ± 10	0	5 ± 2
47 = Híbrido AN- 447	90 ± 3	0	1 ± 2
Media general	95.6 ± 4	4.6 ± 2	2.1 ± 1.7

[‡] ID = identificación simple, PG = por ciento de germinación, PPE = frecuencia de poliembrionía, PA = por ciento de anomalías.

Como puede apreciarse en los Cuadros 4.1.a y b, Los valores de desviación estándar correspondientes a las medias para las variables PPE y PA son proporcionalmente altos, de monto tal que rebasan el criterio estadístico práctico de menores o iguales a 1/5 del valor de la media para ser considerados estadísticos adecuados bajo el criterio de “normalidad” de la variable. Está claro que la PEm es una característica discreta, de herencia catalogable en clases

fenotípicas, y por lo tanto no es una variable de distribución normal y puede ser probada a través de una hipótesis genética pre-definida. Por otra parte, la PA es considerada como una variable de ocurrencia esporádica, rara por lo que su distribución no es considerada como normal.

Cuadro 4.1.b Valores promedio de las variables de interés general en los genotipos segregantes de F₂ recíprocas.

Núm. ID = Genotipos	PG (%)	PPE (%)	PN (%)
11= (18-19 x NAP) F ₂	97 ± 6	7.9 ± 4	0
13 = (3 x NAP) F ₂	96 ± 2	5.8 ± 2	5 ± 6
14 = (CS8 x NAP) F ₂	100	7.8 ± 4	0
15 = (7 x NAP) F ₂	97 ± 3	7.9 ± 8	5 ± 8
Media general	97 ± 3	7.3 ± 4	3 ± 4

Como se argumentó anteriormente, la segregación de PEm propuesto observada en F₂, sea esta directa o recíproca, resultó acorde a lo esperado y señalado por Rebolloza *et al.*, (2011). Aun cuando los valores discrepen entre los dos grupos segregantes F₂ (Cuadros 4.1.a y 4.1.b), debe tomarse en cuenta que la superioridad numérica observada en F₂ recíproca con respecto a los de F₂ directa es sólo una circunstancia experimental y no significa una discrepancia relevante desde el punto de vista genético o estadístico, ya que las pruebas de hipótesis para la segregación de PEm se ajusta en ambos casos a

la proporción de 15: 1 con penetrancia incompleta. Por otra parte, la discrepancia numérica tampoco puede considerarse como posibles efectos maternos propuesto por Musito *et al.*, (2008).

Las proporciones segregantes para los genotipos de los dos grupos de RC₁ fueron acordes a lo esperado en más del 75 % de los casos estudiados (Cuadros 4.2.a y 4.2.b). A diferencia de los casos analizados para los grupos segregantes F₂, en RC₁ un número considerable de casos (5 de 23 genotipos segregantes) presentó discrepancias en cuanto a la proporción esperada de 12: 4 en las cruzas de prueba, donde el progenitor recurrente fue NAP. Esta situación pudo deberse a efectos de la penetrancia incompleta en su capacidad para obstruir la expresión de la PEm. Este parece ser el caso de la línea AN-Tep-3, la cual afectó la expresión de la PEm en los grupos F₂ y en el mayor número de los casos de RC₁. Otra causa que pudo afectar las proporciones de segregación ser por efectos de muestreo, debido al bajo número de semillas utilizadas en los experimentos, afectando a cierto tipo de combinaciones germoplásmicas, esto en función de algunos porcentajes bajos en la germinación.

Cuadro 4.1.c Valores promedio de las variables de interés general en los genotipos segregantes RC₁ directas.

Genotipos	PG (%)	PPE (%)	PA (%)
16 = (NAP x 18-19) F1 x NAP	92 ± 8	25.8 ± 9	10 ± 5
18 = (NAP x 78) F1 x NAP	99 ± 2	13.6 ± 7	0
19 = (NAP x 7) F1 x NAP	82 ± 2	18.4 ± 5	4 ± 4
20 = (NAP x 3) F1 x NAP	91 ± 13	15.1 ± 8	1 ± 3
21 = (NAP x CS8) F1x NAP	90 ± 12	17 ± 26	4 ± 4
22 = (NAP x 311) F1 x NAP	92 ± 4	17.8 ± 9	5 ± 6
31 = NAP x (NAP x 18-19) F1	99 ± 2	23.6 ± 6	3 ± 3
33 = NAP x (NAP x 78) F1	77 ± 8	19.5 ± 18	5 ± 8
34 = NAP x (NAP x 7) F1	96 ± 8	19.9 ± 3	0
35 = NAP x (NAP x 3) F1	91 ± 13	20.4 ± 10	4 ± 4
36 = NAP x (NAP x CS8) F1	100	12.2 ± 5	4 ± 5
38 = NAP x (NAP x 311) F1	91 ± 10	29.8 ± 12	2 ± 4
Media general	92 ± 7	19.4 ± 10	3.5 ± 3.8

En lo general, los resultados de RC₁, directa y recíproca, permiten comparar y corroborar los patrones de herencia para este tipo de PEm descrito en este trabajo para estos dos grupos segregantes, los cuales en sus dos versiones muestran en su mayoría el comportamiento esperado. Como puede observarse en las dos medias generales, la proporción promedio de PEm es muy cercana al 25 % esperado, y se corrobora lo mencionado en la segregación para F₂ donde se observó a las cruzas recíprocas fueron ligeramente mayor que las directas por lo que no hay efectos maternos pues

cuando se llevan retrocruzadas los valores en este tipo de segregación permanecen muy semejante, salvo los casos en los que se puede presentar efecto de penetrancia incompleta, como ya fue señalado para este tipo de segregaciones por Rebolloza *et al.*, (2011).

Cuadro 4.1.d Valores promedio de las variables de interés general en los genotipos segregantes RC₁ recíprocas.

Genotipos	PG (%)	PPE (%)	PA (%)
24 = (18-19 x NAP) F1 x NAP	94 ± 5	22.6 ± 7	1 ± 2
25 = (311 x NAP) F1 x NAP	98 ± 4	19.4 ± 5	3 ± 0
27 = (3 x NAP) F1 x NAP	93 ± 6	8.4 ± 2	7 ± 4
28 = (78 x NAP) F1 x NAP	79 ± 5	18.5 ± 6	7 ± 4
29 = (CS8 x NAP) F1 x NAP	94 ± 7	23.5 ± 10	4 ± 4
30 = (7 x NAP) F1 x NAP	90 ± 12	17.3 ± 1	3 ± 5
40 = NAP x (18-19 x NAP) F1	92 ± 4	26.6 ± 10	5 ± 2
42 = NAP x (3 x NAP) F1	80 ± 9	11.0 ± 9	9 ± 8
43 = NAP x (78 x NAP) F1	97 ± 7	14.8 ± 7	5 ± 4
44 = NAP x (CS8 x NAP) F1	94 ± 4	29.4 ± 5	0
45 = NAP x (7 x NAP) F1	97 ± 3	14.9 ± 5	2 ± 4
Media general	92 ± 6	18.8 ± 6.1	4 ± 3.4

Cuadro 4.1.e Valores promedio de las variables de interés general en los genotipos representantes de las familias.

Genotipos	PG (%)	PE (%)	PAN (%)
1 = CB de NAP	93 ± 3	55.9 ± 8	7 ± 7
3 = (NAP x DF40) F2	96 ± 4	66.2 ± 8	4 ± 0
8 = (NAP x CF90) F2	94 ± 5	68.6 ± 10	14 ± 1
10 = (DF40 x NAP) F2	88 ± 16	43.3 ± 10	4 ± 8
12 = (CF90 x C) F2	96 ± 6	88.5 ± 8	2 ± 4
17 = (NAP x Df40) F1 x NAP	93 ± 12	63.3 ± 15	5 ± 4
32 = NAP x (NAP x DF40) F1	96 ± 4	76.6 ± 8	1 ± 2
37 = NAP x (NAP x CF90) F1	91 ± 8	43.9 ± 2	5 ± 6
23 = (DF40 x NAP) F1 x NAP	97 ± 3	72.6 ± 9	2 ± 4
26 = (CF90 x NAP) F1 x NAP	84 ± 24	46.4 ± 16	3 ± 3
Media general	93 ± 8.5	62.5 ± 9.4	4.5 ± 3.9

En el conjunto de genotipos utilizados en este trabajo de tesis se incluyó a dos familias de medios hermanos de alta frecuencia PEm, semejantes a NAP, con la finalidad de corroborar que cruzamientos entre iguales producen progenies con la misma condición genética – fenotípica con respecto a la PEm. En el Cuadro 4.1.e se presentan los resultados del grupo denominado “Familias” y que incluye además, al Compuesto Balanceado que representa a

NAP (CB-NAP), el cual al reproducirse por la vía planta a panta generaría en su momento a la progenie contemporánea de todos los demás grupos.

Como puede observarse, las frecuencias de PEm consignadas en el Cuadro 4.1.e, indican que el comportamiento del CB de NAP está dentro de lo previsto y las familias se aproximan, en lo general, a lo esperado. Como se ha planteado para PEm en los maíces de la UAAAN, la frecuencia promedio del carácter en las poblaciones NAP y BAP están en el intervalo de 55 a 65%, y el hecho de que no se presente en valores cercanos al 100 % se debe, como se ha planteado previamente (Espinoza *et al.*, 2008; Rebolloza *et al.*, 2011; González *et al.*, 2011; Domínguez, 2013), a la ocurrencia concomitante de otros fenómenos genéticos como la penetrancia incompleta, expresividad variable, efectos pangenéticos, y hasta probables efectos pleiotrópicos de PEm sobre la expresión múltiple de otras estructuras de plántulas a la germinación (números variables de coleoptilos, mesocotilos y radículas).

En mucho, debido a las condiciones señaladas en el párrafo anterior, las proporciones promedio que se conocen para NAP y BAP permiten proponer una relación de expresión fenotípica en cuanto a plantas individuales: plantas PEm de 7:9, aunque se pre-suponga que todos los genotipos son doble homocigóticos recesivos. También, es oportuno señalar que las frecuencias de algunas familias que integran a cualquiera de las dos poblaciones pueden estar

por abajo o por arriba de estos promedios generales, lo cual permite plantear que los elementos genéticos que afectan la expresión de la poliembrionía, también están sujetos a recombinación genética por lo que al observar el fenómeno a través de generaciones sucesivas, es probable que pudieran generarse arreglos génicos que endurezcan o relajen la influencia obstructora en la expresión de la PEm, a pesar de que los individuos porten los genes necesarios para el carácter.

La frecuencia promedio general de PEm para Familias (Cuadro 4.1.e) se ajusta a la propuesta de proporciones de 7: 9, sin embargo, como se argumenta en el párrafo previo, los datos para casos específicos se pueden mostrar en un rango amplio, como es el caso de los resultados de este trabajo, donde las familias presentaron frecuencias PEm en un intervalo que fue de 43.3 a 88.5 %, sin ninguna tendencia debido a genotipos específicos. En estos casos extremos, el primero se pudiera ajustar a una proporción de 8: 8, mientras que el segundo a una de 2: 14, sin olvidar que en una estrategia de solo cruzamientos entre plantas PEm, se esperarían progenies 100 % PEm, si es que no hubiera los fenómenos asociados de penetrancia incompleta.

Pruebas de X^2 para los diferentes grupos segregantes.

El método estadístico aplicado para probar la segregación de la PEm en los diversos genotipos fue la Ji cuadrada del tipo “bondad de ajuste” (goodness of fit), Para las proporciones de clases normales; PE de F_2 15:1 y RC1 12:4 (Cuadro 4.2.b para F_2 y Cuadro 4.2 para RC1). Para corroborar la herencia de la poliembrionía observada en trabajos anteriores y probar hipótesis de segregación de acuerdo al modelo de herencia de la poliembrionía bajo estudio, propuesto por Rebolloza *et al.* (2011). excepción hecha para los genotipos testigo, que no requieren prueba alguna ya que los identificados por su ID 46 y 47, son los prototipo maíz normal, No-PE.

Cuadro 4.2.a. Número de casos de plántulas poliembriónicas, y proporción de la PEm para los grupo segregantes F_1 Directa y Reciproca. (Ho: 15:1).

Genotipos	F_2	F_2	Prob.	Prob.
	Directa [‡]	Reciproca [‡]	Directas	Recíprocas
2,11 = (C x 1819)	5/0.06	7/0.08	0.6	0.52
4 = (C x CML-78)	2/0.02	sd	0.15	sd
5,15 = (C x AN-7)	5/0.06	4/0.05	0.22	0.50
6,13 = (C x TEP-3)	2/0.02	6/0.07	0.15	0.75
7,14 = (C x CS8)	7/08	7/0.08	0.5	0.51
9 = (C x CML-311)	6/0.07	sd	0.7	sd

[‡] Primer dato: es el número de plantas PEm en el grupo segregante, segundo dato es la proporción de PEm; sd sin dato.

Cuadro 4.2.b. Número de casos de plántulas poliembriónicas, y proporción de la PEm para los grupos segregantes RC₁ Directa y Reciproca (Ho: 12: 4).

Genotipos	RC ₁	RC ₁	Prob.	Prob.
	Directa [‡]	Reciproca [‡]	Directas	Recíprocas
16,24 (C x 18-19) x C	9/0.10	19/0.22	0.002	0.57
31,40 C x (C x 18-19)	20/0.22	23/0.28	0.58	0.57
18,28 (C x CML78) x C	12/0.13	14/0.19	0.01	0.30
33,43 C x (C x CML78)	15/0.22	15/17	0.51	0.07
19,30 (C x AN7) x C	13/0.17	15/0.19	0.12	0.13
34,45C x (C x AN 7)	17/0.20	14/16	0.26	0.06
20,27 (C x TEP 3) x C	12/0.15	9/0.11	0.03	0.003
35,42 C x (C x TEP 3)	17/0.21	10/0.14	0.3	0.03
21,29 (C x CS8) x C	16/0.20	21/0.25	0.28	0.95
36,44 C x (C x CS8)	12/0.13	25/0.29	0.01	0.37
22,25 (C x CML311) x C	16/0.19	17/0.28	0.23	0.24
38,- C x (C x CML311)	25/0.30	sd	0.25	sd

[‡] Primer dato: número de planta PEm en el grupo segregante; segundo dato: proporción promedio de PEm; sd sin dato.

Cuadro 4.2.c Frecuencia de PEm y prueba de Ji cuadrada a los genotipos representantes de las familias, cruzas Directas y Recíprocas. (Ho: 7: 9).

Genotipos	F ₂ y RC ₁	F ₁ y RC ₁	Prob.	Prob.
	Directa [‡]	Recíproca [‡]	Directas	Recíprocas
3,10 = (C X Df 40 PE)	57/0.65	35/0.44	0.6	0.03
8, 12 = (C x Cf-90 PE)	61/0.71	77/0.90	0.005	0.00001
17,23 = (C x Df40) x C	56/0.67	67/0.78	0.06	0.00001
32 = C x (C x Df40)	66/0.77	sd	0.00001	-
26 = (C x Cf90 PE) x C	sd	35/0.46	-	0.06
37 = C x (C x Cf90 PE)	37/0.46	sd	0.06	-

[‡] Primer dato: número de planta PEm en el grupo segregante; segundo dato: proporción promedio de PEm; sd sin dato.

Numero de Coleoptilos, Mesocotilos y Radículas.

En cuanto a la expresión de estas variables se detectó una mayor frecuencia de número de coleoptilo en relación en relación con número de mesocotilos y radículas. Caso contrario con lo publicado por (Espinoza *et al* 2012.) en cual se describe versiones múltiples de radículas del orden del 14%. Mientras que (Meráz-Fonseca, 2014) menciona una frecuencia menor al 1%. Cabe mencionar que el presente trabajo se encontró un valor intermedio el cual se muestra en el cuadro 4.2.d.

Cuadro 4.2.d Características asociadas a la PEm en maíz. Frecuencia de números múltiples de Coleoptilos Mesocotilos y Radículas.

Genotipos	coleoptilo	mesocotilo	radícula
NAP	9/ 25	1/2.7	1/2.7
F2 FAM 40	6/8.5	0/0	1/1.42
F2 FAM 90	7/10	1/1.42	1/1.42
F2, Directas	2/ 8	0/0	1/4.2
F2, Recíprocas	4/14.8	1/3.7	0/0
RC1, Directas	17/7.1	2/0.83	4/1.66
RC1, Recíprocas	26/13.4	2/1.03	4/2.06
RC1,FAM 40	15/13.88	1/0.93	4/3.7
RC1, FAM 90	15/23.07	2/3.7	3/4.61
Suma de casos y promedio de secuencias	85/13.7%	10/1.6%	19/2.4%

Número de casos/ Proporción en por ciento

Total de datos 835

2) Estudio de Variables Métricas de Plántulas de Maíz

En esta sección se presentan los resultados de las variables relativas a mediciones de partes morfológicas o estructurales de las plántulas, sean éstas de número, longitud o peso, y aparecen de manera organizada de acuerdo a los grupos segregantes, como sigue: a) F_2 , b) Familias F_2 , de alta poliembrionía, y c) RC_1 , todos manejados en las dos direcciones de cruce, directa y recíproca, dando origen a los seis grupos a estudiar. Más adelante se explica cómo estos grupos pasan a ser 12 subgrupos.

Las variables de estudio involucran características como sigue: **número** de ciertas estructuras (raíces seminales, NRS, raíces de corona, NRC, y de hojas completas, NH), mediciones de **longitud** (de radícula, LR, y de tallo, LT) y mediciones de **peso** (fresco de raíz, PFR, fresco de tallo, PFT, seco de raíz, PSR, y seco de tallo, PST). Los valores promedio de todas estas variables, por grupo segregante, aparecen en La serie de Cuadros 4.3.a, al 4.3.f.

Es conveniente señalar que cada genotipo, dentro de cada grupo segregante (ejemplo: F_2 directa, genotipo 9) al momento de tomar la medida de determinada variable, las plántulas del genotipo en cuestión, se separaron en dos subgrupos, por un lado las plántulas en condición poliembriónica y por otro a las que se expresaban como plántulas individuales, de este modo, se generaron un total de 12 subgrupos. Los valores promedio (de tres repeticiones) de cada uno de los subgrupos se señalan en el Cuadro correspondiente, incluyendo además los valores promedio de los testigos tipo

maíz común (Tuxpeño y AN-447). En estos Cuadros, la última columna consigna la Media general para cada variable de respuesta, obtenida de la salida de los ANOVA, generado por el paquete estadístico SAS.

Número de raíces seminales, de corona y de hojas

Las variables NRS (del sistema radical seminal, “SRS”) y NRC (del sistema radical de la corona-tallo, permanente o definitivo, en siglas como “SRP”) presentaron promedios generales de 6 y 5 raíces, respectivamente (Cuadros 4.3.a, a la f). Como se sabe, las raíces seminales del SRS, aunadas a la(s) radícula(s), contribuyen a la absorción de agua y nutrientes en la etapa crítica de germinación-emergencia-establecimiento del cultivo, en tanto son sustituidas por el SRP, representado básicamente por las raíces nodulares o de corona. De esta forma, es de suma importancia la abundancia de estas estructuras, ya que la viabilidad de la plántula depende de la ocurrencia de un cambio exitoso entre los dos sistemas, es decir, SRP sustituyendo a SRS. En maíz común, y de acuerdo con Ritchie *et al.* (1992) esta sustitución generalmente ocurre de manera paulatina en las etapas V2 – V3, vegetativa de dos a tres hojas completas.

Cuadro 4.3.a Promedio de las variables † de plántula en “F₂ directa”, por subgrupos: PEm e individuales, y testigos.

Variable	F ₂ directa, PEm	F ₂ directa, Individuales	Testigo Tuxpeño	Testigo AN-447	Media general
NRS	6.7 ± 2.1	5.7 ± 2.0	6.1 ± 1.2	6.8 ± 2.1	6.2 ± 1.9
NRC	4.3 ± 0.9	4.8 ± .6	3.9 ± .9	4.6 ± .5	4.4 ± 0.76
NH	2.9 ± .6	3.5 ± .3	3.5 ± .3	2.8 ± .3	3.2 ± .48
LR(cm)	33.6± 6.2	30.9 ± 4.1	29.2 ± 6.1	36.4 ± 8.8	32.3 ± 5.7
LT(cm)	11.6 ± 4.2	15.7 ± 2.3	12.6 ± 2.0	16.2 ± 5.7	13.8 ± 3.4
PFR (g)	4.7 ± 1.1	5.2 ± 1.0	5.5 ± 1.5	7.0 ± 1.3	5.1 ± 1.1
PFT(g)	5.7 ± 1.8	5.3 ± .68	5.5 ± 2.1	6.2 ± 2.7	5.6 ± 1.3
PSR(g)	.250 ± .063	.317 ± .08	.288 ± 0.08	.417 ± .06	0.293 ± .07
PST(g)	.425 ± .13	.516 ± .09	.521 ± 0.2	.612 ± 0.3	0.484 ± .14
PSR/PFR (%)	5.4 ± .6	6 ± 0.5	5.2 ± 0.4	6 ± 0.68	5.7 ± .59
PST/PFT (%)	7.5 ± .9	9.7 ± 0.8	9.5 ± 1.1	9.9 ± 1.5	9.1 ± .72

† NRL, NRC, NH, LT, LR, PFR, PFT, PSR, PST= Número de raíces laterales, raíces de corona, de hojas, longitud de radícula, l. de tallo, peso fresco de tallo, peso fresco de raíz, peso seco de raíz, peso seco tallo.

En cuanto al número de hojas (NH) observadas en los 12 sub-grupos segregantes estuvieron en el intervalo de 2.6 a 3.5, es decir, en estado prácticamente de tres hojas completas. Esto podría significar que las plántulas de los diversos grupos segregantes en este trabajo (a los 28 d de la siembra) ya

presentaban la transición de la etapa de raíces seminales a raíces definitivas, como se describe por Ritchie *et al.* (1992).

Cuadro 4.3.b Promedio de las variables[‡] de plántula en “F₂, recíproca”, por subgrupos: PEm e individuales, y testigos.

Variable	F ₂ recíproca, PEm	F ₂ recíproca, Individuales	Testigo Tuxpeño	Testigo AN-447	Media general
NRS	7.5 ± 2.2	5.2 ± 1.6	6.1 ± 1.2	6.8 ± 2.1	6.4 ± 1.9
NRC	5.0 ± 2.1	5.5 ± 0.7	3.9 ± 0.9	4.6 ± 0.5	5.0 ± 1.4
NH	2.6 ± 0.6	3.3 ± 0.14	3.5 ± 0.3	2.8 ± 0.3	3.0 ± 0.4
LR(cm)	29 ± 8.6	31.2 ± 4.0	29.2 ± 6.1	36.4 ± 8.8	30.7 ± 6.1
LT(cm)	12.5 ± 2.7	15.3 ± 1.9	12.6 ± 2.0	16.2 ± 5.7	14.0 ± 2.4
PFR (g)	4.6 ± 1.9	5.4 ± 0.91	5.5 ± 1.5	7.0 ± 1.3	5.2 ± 1.3
PFT(g)	5.3 ± 2.2	5.5 ± 0.85	5.5 ± 2.1	6.2 ± 2.7	5.5 ± 1.5
PSR(g)	.297 ± .074	.312 ± .047	.288 ± .08	.417 ± .057	.314 ± .06
PST(g)	.532 ± .17	.518 ± .172	.521 ± .24	.612 ± .35	.533 ± .14
PSR/PFR (%)	6.4 ± .99	5.7 ± .7	5.2 ± .8	6 ± 0.68	5.9 ± 0.7
PST/PFT (%)	10 ± 1.2	9.4 ± 0.5	9.5 ± 1.2	9.9 ± 1.5	9.7 ± 0.82

[‡] NRL, NRC, NH, LT, LR, PFR, PFT, PSR, PST= Número de raíces laterales, raíces de corona, de hojas, longitud de radícula, l. de tallo, peso fresco de tallo, p. fresco de raíz, peso seco de raíz, peso seco de tallo.

Los resultados obtenidos para las tres variables NRS, NRC y NH permiten visualizar que la plántula poliembriónica promedio se conformó de 6 RS, 5 RC y 3 Hojas completas, mientras que una plántula individual promedio consistió de 5 RS, 5 RC y 3 Hojas completas. Sin embargo, a juzgar por el valor de la Desviación Estándar (DE) en cada promedio de grupo, en las tres variables, habría una variación importante entre los efectos del modelo estadístico (genotipos y/o bloques), a detectarse en los análisis de varianza respectivos.

Los resultados de los ANOVA correspondientes a NH, NRC y NRS confirmaron lo anterior (Cuadros A-1 al A-6 del Apéndice). En cuanto a NH, se detectaron diferencias ($p < 0.01$) entre genotipos en 5 de los 6 grupos segregantes (la excepción fue el grupo Familias F_2 directa). Por otra parte, NRC presentó diferencias ($p < 0.01$) entre genotipos en dos grupos segregantes (F_2 recíproca y Familias F_2 recíproca), mientras que NRS fue significativa en sólo el grupo "Familias F_2 recíproca".

En resumen, la variable NH, cuya DE (Cuadros 4.3.a, a la f) fue baja o muy baja para cada valor medio, lo que realmente podría significar es que la uniformidad detectada dentro de los sub-grupos Poliembriónicos e Individuales, denotaba diferencias reales entre genotipos de los diversos grupos. En el otro extremo, la variable NRS, donde la mayoría de los valores DE se ubicaron muy por arriba de 20 % del valor de la media, se detectó diferencias reales entre genotipos sólo en uno de los seis grupos segregantes. Al tomar a DE como indicador de la independencia de la varianza con respecto a la media, la variable NRC se mostró más hacia el comportamiento presentado por NH.

Cuadro 4.3.c Promedio de las variables[‡] de plántula en “Familias F₂, directa”, por subgrupos PEm e individuales, y testigos.

Variable	Familias F ₂ directa, PEm	Familias F ₂ directa, Individuales	Testigo Tuxpeño	Testigo AN-447	Media general
NRS	6.3 ± 0.7	5.7 ± 1.2	6.1 ± 1.2	6.8 ± 2.1	6.1 ± 1.3
NRC	5.1 ± 2.1	4.5 ± 0.5	3.9 ± 0.9	4.6 ± 0.5	4.6 ± 1.3
NH	2.9 ± 0.3	3.5 ± 0.5	3.5 ± 0.3	2.8 ± 0.3	3.2 ± 0.4
LR(cm)	31 ± 6.0	30.8 ± 4.3	29.2 ± 6.1	36.4 ± 8.8	31.3 ± 5.8
LT(cm)	12.8 ± 2.5	14.4 ± 3.0	12.6 ± 2.0	16.2 ± 5.7	13.8 ± 2.7
PFR (g)	4.0 ± .4	3.9 ± 0.6	5.5 ± 1.5	7.0 ± 1.3	4.5 ± .73
PFT(g)	5.8 ± .71	5.0 ± 0.7	5.5 ± 2.1	6.2 ± 2.7	5.5 ± 0.64
PSR(g)	.233 ± .024	.242 ± .036	.288 ± .08	.417 ± .057	.266 ± .03
PST(g)	.487 ± .073	.452 ± .087	.521 ± .24	.612 ± .35	.494 ± .08
PSR/PFR (%)	5.8 ± .3	6.2 ± .3	5.2 ± .8	6 ± 0.68	5.8 ± .40
PST/PFT (%)	8.4 ± .4	9.0 ± .4	9.5 ± 1.2	9.9 ± 1.5	9.3 ± .40

[‡] NRL, NRC, NH, LT, LR, PFR, PFT, PSR, PST= Número de raíces laterales, raíces de corona, de hojas, longitud de radícula, l. de tallo, peso fresco de tallo, peso fresco de raíz, peso seco de raíz, peso seco tallo.

Cuadro 4.3.d Promedio de las variables[‡] de plántula en “Familias F₂, recíproca” por subgrupos: PEm e individuales, y testigos.

Variable	Familias F ₂ recíproca, PEm	Familias F ₂ recíproca, individuales	Testigo Tuxpeño	Testigo AN-447	Media general
NRS	6.2 ± 2.2	4.4 ± 1.8	6.1 ± 1.2	6.8 ± 2.1	5.6 ± 1.9
NRC	5.2 ± 1.8	5.9 ± 0.9	3.9 ± 0.9	4.6 ± 0.5	5.2 ± 1.3
NH	2.8 ± 0.11	3.5 ± 0.18	3.5 ± 0.3	2.8 ± 0.3	3.1 ± 0.26
LR(cm)	32.1 ± 4.9	31.7 ± 6.9	29.2 ± 6.1	36.4 ± 8.8	32.1 ± 7.1
LT(cm)	13.5 ± 1.1	15.6 ± 2.6	12.6 ± 2.0	16.2 ± 5.7	14.5 ± 2.3
PFR (g)	4.5 ± .6	5.2 ± 1.1	5.5 ± 1.5	7.0 ± 1.3	5.2 ± 1.0
PFT(g)	6.7 ± 1.2	5.3 ± 1.0	5.5 ± 2.1	6.2 ± 2.7	6.0 ± 0.99
PSR(g)	.253 ± .032	.295 ± .19	.288 ± .08	.417 ± .057	.294 ± .115
PST(g)	.560 ± .085	.426 ± .094	.521 ± .24	.612 ± .35	.511 ± .123
PSR/PFR (%)	5.6 ± .3	5.7 ± .6	5.2 ± .8	6 ± 0.68	5.7 ± .6
PST/PFT (%)	8.4 ± .6	8.0 ± .5	9.5 ± 1.2	9.9 ± 1.5	9.0 ± .6

[‡] NRL, NRC, NH, LT, LR, PFR, PFT, PSR, PST= Número de raíces laterales, raíces de corona, de hojas, longitud de radícula, l. de tallo, peso fresco de tallo, p. fresco de raíz, peso seco de raíz, Peso seco tallo.

Los genotipos con mayor y menor NH identificados en la comparación de medias (Tukey, $\alpha = 0.05$) dentro de grupos (Cuadros 4.4.a, b, d, e, f) permiten

señalar dos tendencias y una explicación aclaratoria. Los promedios más altos (situados entre 3.5 y 3.9 hojas) con diferencias significativas, correspondieron en su mayoría a los grupos de planta individual, y los de menor promedio (de 2.3 a 2.9 hojas) correspondieron a los grupos poliembriónicos (PEm). La aclaración estriba que el valor de NH en casos de plántulas PEm (2 ó 3 tallos por caso) se determinó como el promedio de la suma del número de hojas completas de esas plántulas múltiples por lo que, estrictamente hablando, el valor promedio real es al menos dos veces el valor consignado en los Cuadros 4.3.a, a la f. La razón de utilizar los valores promedios en algunas variables, como NH, en los casos PEm fue con la finalidad de hacerlos comparables con los valores en plantas individuales y testigos, al aplicar ANOVA y prueba de medias.

Las comparaciones de medias entre genotipos para la variable NRC (Cuadros 4.4.b, d), significativas en sólo dos de los seis grupos segregantes, no presentaron tendencia alguna en relación a genotipos. De manera similar es el caso de NRS (Cuadro 4.4.b), que sólo fue significativo ($p < 0.01$) en el grupo “Familias F_2 recíproca”. Los valores extremos para NRC fueron 8.5 y 3.9, raíces, mientras que los de NRS fueron 9.2 y 1.8. De acuerdo a Hochholdinger *et al.* (2004) el número de RS en maíz es variable y se sitúa entre 0 y 13 raíces, dependiendo de la condición genética de la plántula, el cero corresponde a casos donde alelo(s) mutante(s) en homocigosis impide la presencia de raíces seminales. Por otra parte, los mismos autores señalan que el número de RC es de alrededor de 70 a lo largo del ciclo de vida de la planta, y las cuales se

organizan en seis rondas promedio de raíces subterráneas, y de dos a tres rondas de raíces aéreas (adventicias) que emergen de los nódulos del tallo, inmediatos al cuello de la planta. Las primeras RC emergen del primer nudo (del coleoptilo), y las segundas y el resto emergen del segundo nudo y los nudos consecutivos. Las RS y las RC, sean primarias coleoptilares o posteriores, son regulados por diferentes sistemas génicos (Hochholdinger *et al.*, 2004).

Con la finalidad de identificar a los progenitores iniciales de las progenies sobresalientes o, en su caso, “fallidas” en cuanto a las variables NH, NRC y NRS, se diseñó el Cuadro 4.3.g utilizando los valores promedio extremos de las pruebas de Tukey. En esta búsqueda destacan las líneas AN-CS8 y AN-Tep-3. La primera participa en tres de los ocho cruzamientos exitosos (dos casos en NH, y uno en NRS), lo que proporciona evidencia suficiente para proponer que AN-CS8 es una línea genéticamente complementaria al germoplasma de NAP, al menos en estas variables.

Por otra parte, la línea AN-Tep-3 participa en uno de los ocho materiales “exitosos” (más alto NRC), pero también participa en dos de los ocho genotipos “fallidos” (menor NH y extremadamente bajo NRS). Los tres casos fueron observados en el grupo “F₂, recíproca”, y en el mismo genotipo ID 13 (versiones en el orden de aparición: Individuales, PEm, e Individuales). Ver Cuadro 4.3.g.

El valor en extremo pequeño de NRS pudo haber afectado a NH pero no a NRC, lo primero porque el SRS (radícula(s) + raíces seminales) son de primera importancia en el desarrollo de plúmula(s) en etapas primarias de la

plántula; lo segundo, porque de acuerdo con algunos autores (Hochholdinger *et al.*, 2004; Majer y Hochholdinger, 2011; Husakova *et al.*, 2013) la compleja organización de estructuras radicales en maíz está regido, a más de ciertas condiciones exógenas, por varios sistemas genéticos (genes mayores, poligenes, interacción epistática, pleiotropía, genes complementarios, etc.) que algunos, al mutar, pueden impedir el desarrollo de tal o cual estructura. De ocurrir algo así, es posible observar casos de plántulas donde la radícula es funcional pero las raíces seminales no existen, o están atrofiadas. A pesar de esta condición, es posible que ocurra el desarrollo de raíces de corona por completo, y la plántula emerja con algún éxito. Por otra parte, cuando las mutaciones afectan de manera severa el SRS, difícilmente puede haber desarrollo de plántula, aunque hubiera la condición genética adecuada para raíces nodulares. Estos casos extremos en el SRS pueden también afectar a los casos de radículas múltiples propiciado por la PEm que se estudia en esta tesis.

Resultados anteriores en nuestro grupo de trabajo, comparables en el tema, donde se han utilizado versiones genotípicas similares a las de esta investigación, señalan que el NRS y NRC presentan valores promedio de 5 y 4 raíces respectivamente (Domínguez, 2013), aunque estas determinaciones fueron hechas en plántulas de 17 días, y donde las semillas fueron sembradas en cajas de germinación, de material polipropileno, con dimensiones de 67 x 34 x 7 cm, de 200 cavidades, y por lo tanto con poco volumen disponible de sustrato-suelo por cavidad (sólo 112 cm³). En otro trabajo de tipo similar pero

donde las semillas fueron sembradas en macetas iguales a las utilizadas en la presente investigación (Velázquez, 2013), el NRC promedió de 3 a 4 raíces, pero en plántulas de 14 días, sin importar la condición de PEm o Individuales. Esto pudiera significar que a la edad de 14 d, el NRC detectado fue el que se origina del primer nudo (nudo coleoptilar) y que los resultados en la presente tesis, las plántulas de 4 semanas de edad contaban con raíces de corona provenientes de más de uno de los nudos del tallo, localizadas bajo la superficie del suelo, con variabilidad detectable entre genotipos.

Cuadro 4.3.e. Promedio de las variables[†] de plántula en el grupo “RC₁, directa” por subgrupos: PEm e individuales, y testigos.

Variable	RC ₁ directa, PEm	RC ₁ directa, individuales	Testigo Tuxpeño	Testigo AN-447	Media general
NRS	5.7 ± 1.9	4.9 ± 1.4	6.1 ± 1.2	6.8 ± 2.1	5.4 ± 1.7
NRC	5.7 ± 1.7	5.3 ± 1.2	3.9 ± 0.9	4.6 ± 0.5	5.4 ± 1.4
NH	2.9 ± 0.3	3.4 ± .4	3.5 ± .3	2.8 ± .3	3.1 ± .34
LR(cm)	34.8 ± 5.2	33.4 ± 4.7	29.2 ± 6.1	36.4 ± 8.8	33.9 ± 4.9
LT(cm)	15.4 ± 3.8	16.4 ± 3.6	12.6 ± 2.0	16.2 ± 5.7	15.8 ± 3.6
PFR (g)	5.3 ± 1.1	5.4 ± 1.4	5.5 ± 1.5	7.0 ± 1.3	5.4 ± 1.2
PFT(g)	6.9 ± 1.4	5.9 ± 1.1	5.5 ± 2.1	6.2 ± 2.7	6.4 ± 1.2

PSR(g)	.317 ± .093	.310 ± .092	.288 ± .08	.417 ± .057	.317 ± .089
PST(g)	.609 ± .199	.517 ± .190	.521 ± .24	.612 ± .35	.588 ± .186
PSR/PFR (%)	6.0 ± .6	5.7 ± .7	5.2 ± .8	6 ± 0.68	5.7 ± .6
PST/PFT (%)	8.8 ± .8	8.8 ± .6	9.5 ± 1.2	9.9 ± 1.5	9.2 ± .7

‡ NRL, NRC, NH, LT, LR, PFR, PFT, PSR, PST= Número de raíces laterales, raíces de corona, de hojas, longitud de radícula, l. de tallo, peso fresco de tallo, p .fresco de raíz, peso seco de raíz, Peso seco tallo.

Cuadro 4.3.f Promedio de las variables ‡ de plántula en el grupo “RC₁, recíproca” por subgrupos: PEm e individuales, y testigos.

Variable	RC ₁ recíproca, PEm	RC ₁ recíproca, individuales	Testigo Tuxpeño	Testigo AN-447	Media general
NRS	5.6 ± 2.7	5.3 ± 2.9	6.1 ± 1.2	6.8 ± 2.1	5.5 ± 2.7
NRC	5.4 ± 1.8	5.0 ± 1.4	3.9 ± 0.9	4.6 ± 0.5	5.1 ± 1.6
NH	2.8 ± .4	3.5 ± .3	3.5 ± .3	2.8 ± .3	3.1 ± .4
LR(cm)	31 ± 8.1	34.2 ± 5.5	29.2 ± 6.1	36.4 ± 8.8	32.6 ± 6.8
LT(cm)	15.1 ± 2.7	17.2 ± 2.6	12.6 ± 2.0	16.2 ± 5.7	16.0 ± 2.8
PFR (g)	5.3 ± 1.1	5.2 ± 0.81	5.5 ± 1.5	7.0 ± 1.3	5.3 ± 0.94
PFT(g)	6.9 ± .98	5.9 ± .74	5.5 ± 2.1	6.2 ± 2.7	6.3 ± 0.93
PSR(g)	.323 ± .081	.335 ± .066	.288 ± .08	.417 ± .057	.331 ± .072
PST(g)	.619 ± .101	.575 ± .133	.521 ± .24	.612 ± .35	.595 ± .115

PSR/PFR (%)	6.1 ± .6	6.4 ± .4	5.2 ± .8	6 ± 0.68	6.0 ± .5
PST/PFT (%)	9.0 ± .5	9.7 ± .4	9.5 ± 1.2	9.9 ± 1.5	9.5 ± .5

‡ NRL, NRC, NH, LT, LR, PFR, PFT, PSR, PST= Número de raíces laterales, raíces de corona, de hojas, longitud de radícula, l. de tallo, peso fresco de tallo, p. fresco de raíz, peso seco de raíz, Peso seco tallo.

Cuadro 4.3.g. Genotipos[‡] de maíz, sean individual o poliembriónico, sobresalientes por su expresión máxima o mínima en las variables NH, NRC y NRS.

Variable	Grupo	ID de	Valor	Valor	Cruza de origen	
	segregante	genotipo	Máximo	Mínimo		
NH	F ₂ , directa	9 Ind.	3.96	-	(NAP x CML-311)	
		5 PEm	-	2.33	(NAP x AN-7)	
	F ₂ , recíproca	14 Ind.	3.70	-	(AN-CS8 x NAP)	
		13 PEm	-	2.27	(Tep-3 x NAP)	
	Familias recíproca	F ₂	1 Ind.	3.73	-	CB de NAP
			10 PEm	-	2.70	(AN-DF40 x NAP)
	RC ₁ , directa	F ₂	16 Ind.	3.73	-	(NAP x AN18-19)*C
			36 PEm	-	2.56	C* (NAP x AN-CS8)
	RC ₁ , recíproca	F ₂	29 Ind.	3.70	-	(AN-CS8 x NAP)* C
			28 PEm	-	2.50	(CML78 x NAP) * C

NRC	F ₂ , recíproca	13 Ind.	8.50	-	(AN-Tep-3 x NAP)
		46	-	3.87	Tuxpeño HOC
	Testigo				
	Familias recíproca	F ₂ 12 Ind.	8.50	-	(AN-CF90 x NAP)
		47 Testigo			AN-447
NRS	F ₂ , recíproca	14 PEm	9.2	-	(AN-CS8 x NAP)
		13 Ind.	-	1.8	(AN-Tep-3 x NAP)

[‡] Ind. = grupo de plantas individuales del genotipo en cuestión. PEm = grupo de plantas poliembriónicas del genotipo en cuestión. C = NAP.

Longitud de radícula y de tallo (o de la parte aérea)

Los valores promedio de las medidas de longitud, LR y LT aparecen en los Cuadros (4.3. a, y hasta 4.3. f). Como puede apreciarse, el promedio general de radícula fue 32 cm, mientras que la correspondiente a la parte aérea (tallo, medido a la altura de la parte superior del cogollo) estuvo entre 14 y 15 cm, es decir, la mitad del promedio de la radícula. Es notable que la extensión de la radícula duplicara la altura de la maceta, a pesar de disponer de un sustrato-suelo de sólo 960 cm³ (aproximadamente una milésima de 1 m³ de suelo) y una altura de maceta de sólo 15 cm. Esto proporciona evidencia de que la radícula es una estructura plegable, y además resistente ya que puede ser suavemente extendida sin que se rompa.

Los valores consignados para LR y LT en los casos de plantas PEm siguieron el mismo manejo que la variable NH, ya que se registró el valor promedio correspondiente a dos o tres tallos o dos o tres radículas. Por esta razón, el valor total de estas variables en genotipos PEm, puede ser dos o más veces que los valores consignados en los Cuadros.

Los resultados en este trabajo de tesis para LR y LT fueron contrarios a los reportados por Domínguez (2013) quien determinó que la segunda variable fue 25 a 30 % mayor a la primera. Al respecto, conviene recordar que para el manejo de estas variables, este autor aplicó una metodología diferente en lo que respecta al medio de siembra, y en donde cada semilla dispuso de un volumen sustrato-suelo de sólo 112 cm³, en vez de los 960 cm³ utilizados en esta trabajo de tesis, además de contar con macetas que doblaron en altura a las cajas de germinación utilizadas por Domínguez (2013). Además, los trabajos también discreparon en la duración del experimento, 28 d vs 17 d, respectivamente. De cualquier modo, para un buen establecimiento experimental en plántula de maíz se requiere de un espacio sustrato-suelo suficiente para el buen desarrollo de radícula, raíces seminales, laterales y de corona.

Los ANOVA para LT y LR (Cuadros A-1 al A-6 de Anexos) permitieron detectar dos casos de diferencias estadísticas entre genotipos en relación a la primera variable (grupos “F₂ directa”, y “RC₁ directa”) y sólo un caso en la segunda (grupo F₂ directa). Para LT, y de acuerdo a la comparación de medias con pruebas de Tukey, $\alpha = 0.05$ (Cuadros 4.4.a y 4.4.f) los valores máximos y

mínimos (estadísticamente diferentes) para esta variable en los dos grupos segregantes (F_2 directa y RC_1 directa) fueron 18 y 8.5 cm, y 20 y 10.7 cm respectivamente. Por otra parte, en LR, los valores máximo y mínimo fueron 50 cm y 27 cm. La poca significancia estadística observada entre genotipos para LR y LT puede ser circunstancial y atribuida a condiciones experimentales, y no necesariamente a la homogeneidad entre genotipos. Al ubicar qué materiales segregantes, y sus líneas paternas, fueron los de valores extremos, se detectó que correspondieron a cruzas entre la población NAP con cinco de las seis líneas exóticas, y no se tuvo ningún caso entre testigos (Cuadros 4.4.a y 4.4.f).

Cuadro 4.4.a. Comparación de medias en las variables[†] de plántulas en el grupo segregante “ F_2 , directa”. (Tukey, $\alpha=0.05$).

Genotipos	NH	LR	LT	PSR
2PEm	2.50bc	36.60b	13.53a	190.80b
2Ind	3.17abc	32.07b	8.50b	278.87ab
4PEm	2.50bc	29.67b	9.07a	222.30ab
4Ind	3.27abc	27.46b	17.63a	290.57ab
5PEm	2.33c	39.83ab	14.17a	257.37ab
5Ind	3.30abc	39.83b	14.17a	275.50ab
6PEm	3.00abc	50.00a	18.00a	380.70ab
6Ind	3.50abc	36.07b	17.17a	340.33ab
7PEm	3.73abc	26.17b	8.63b	243.87ab
7Ind	3.73abc	26.17b	15.10a	372.73ab

9PEm	3.86ab	23.07b	11.07a	302.27ab
9Ind	3.96a	27.23b	12.70a	341.53ab
46T	3.50abc	29.17b	12.60a	288.03ab
47T	2.80abc	36.37ab	16.23a	417.40a
Diferencia mínima	1.44	17.17	10.30	202.65

[‡] NH, LT, LR, PSR = Número de hojas, longitud de radícula, longitud de tallo, peso seco de raíz.

Cuadro 4.4.b. Comparación de medias en las variables[‡] de plántulas en el grupo segregante “F₂, recíproca”. (Tukey, $\alpha=0.05$).

Genotipo	NRL	NRC	NH
11PEm	5.27ab	4.33ab	3.00 ab
11Ind	5.10ab	4.37ab	3.36ab
13PEm	9.0a	4.50ab	2.27b
13Ind	1.77b	8.50a	3.26ab
14PEm	9.20a	6.33ab	3.10ab
14Ind	7.50a	4.90ab	3.70a
15PEm	6.33ab	4.67ab	3.10ab
15Ind	6.33ab	4.10b	3.03ab
46Tuno	6.10ab	3.87b	3.50a
47Tdos	6.80ab	4.60ab	2.80ab
Diferencia mínima	5.70	4.30	1.23

[‡] NRL, NRC, NH = Número de raíces laterales, número de raíces de corona, número de hojas.

Cuadro 4.4.c Comparación de medias en las variables[‡] de plántulas en el grupo segregante “Familias F₂, directa”. (Tukey, $\alpha=0.05$).

Genotipos	PFR	PFT	PSR
1PEm	3.83b	6.97a	231.50b
1Ind	4.06b	5.40ab	215.60b
3PEm	3.83b	5.36ab	231.50b
3Ind	3.80b	5.03b	239.07b
8PEm	3.70b	5.17ab	234.93b
8Ind	3.73b	4.63b	270.63b
46Tuno	5.46ab	5.50ab	288.03b
47Tdos	7.00a	6.20ab	417.40a
Diferencia mínima	2.10	1.87	100.36

[‡] PFR, PFT, PSR = Peso fresco de raíz, peso fresco de tallo, peso seco de raíz.

Cuadro 4.4.d Comparación de medias en las variables[‡] de plántulas en el grupo segregante “Familias F₂, recíproca”. (Tukey, $\alpha=0.05$).

Genotipos	NRC	NH	PFR
1PEm	4.83b	2.83bc	4.36ab
1Ind	4.23b	3.73a	4.07b
10PEm	4.40b	2.70c	4.33ab
10Ind	4.97ab	3.37abc	4.66ab
12PEm	6.23ab	2.93bc	4.93ab
12Ind	8.50a	3.27abc	6.76ab

46Tuno	3.87b	3.50ab	5.46ab
47Tdos	4.60b	2.80bc	7.00a
Diferencia mínima	3.62	0.77	2.91

‡ NRC, NH, PFR = Número de raíces de corona, número de hojas, peso fresco de raíz.

Cuadro 4.4.e Comparación de medias en las variables[‡] de plántulas en el grupo segregante “RC₁ Directa”. (Tukey, $\alpha=0.05$).

Genotipos	NH
16PEm	3.07abc
16Ind	3.73a
18PEm	2.96abc
18Ind	3.43abc
19PEm	2.83abc
19Ind	3.66ab
20PEm	2.77abc
20Ind	3.27abc
21PEm	3.47abc
21Ind	3.13abc
22PEm	2.60bc
22Ind	3.43abc
31PEm	3.07abc
31Ind	3.33abc
33PEm	3.07abc

33Ind	3.06abc
34PEm	2.67abc
34Ind	2.97abc
35PEm	2.70abc
35Ind	3.37abc
36PEm	2.56c
36Ind	3.53abc
38PEm	2.76abc
38Ind	3.73a
46T	3.50abc
47T	2.80abc
Diferencia mínima	1.1

‡ NH = Número de hojas.

Cuadro 4.4.f Comparación de medias en las variables[‡] de plántulas en el grupo segregante “RC₁ Reciproca”. (Tukey, $\alpha=0.05$)

Genotipos	NH	LT	PFR	PFT	PSR	PST
24PEm	3.03ab	18.10ab	6.60abc	7.37ab	.567a	.695abc
24Ind	3.47ab	20.30a	6.43abcd	6.57abc	.536ab	.686abc
25PEm	3.46ab	13.86ab	5.13abcde	6.80abc	.352abc	.658abc
25Ind	2.97ab	15.77ab	5.27abcde	5.63abc	.326bc	.553abc
27PEm	2.70ab	16.30ab	4.80abcde	8.37a	.321bc	.701abc
27Ind	3.53ab	18.43ab	6.17abcde	6.33abc	.366abc	.763ab
28PEm	2.50b	12.63ab	3.30e	4.47bc	.202c	.415c
28Ind	3.23ab	14.93ab	3.73cde	4.27c	.273c	.365c
29PEm	3.47ab	15.76ab	5.63abcde	7.93a	.353abc	.812a

29Ind	3.70a	17.20ab	5.27abcde	6.70abc	.345abc	.677abc
30PEm	2.60ab	17.80ab	4.57bcde	6.80abc	.269c	.578abc
30Ind	3.50ab	20.27a	5.23abcde	6.23abc	.341abc	.644abc
40PEm	2.66ab	15.07ab	4.40bcde	6.80abc	.281c	.546abc
40Ind	3.20ab	17.30ab	4.70abcde	5.90abc	.233c	.494abc
42PEm	2.56ab	15.47ab	4.73abcde	6.30abc	.226c	.537abc
42Ind	3.13ab	16.70ab	3.57de	4.47bc	.244c	.396c
43PEm	2.96ab	10.73b	7.60a	7.00abc	.343abc	.672abc
43Ind	3.53ab	13.23ab	5.80abcde	6.00abc	.363abc	.573abc
44PEm	3.63ab	13.80ab	6.43bcde	7.63a	.390abc	.669abc
44Ind	3.63ab	16.60ab	6.47abcde	6.53abc	.382abc	.655abc
45PEm	2.73ab	16.47ab	4.63abcde	5.90abc	.248c	.523abc
45Ind	3.50ab	18.73ab	5.20abcde	5.80abc	.273c	.557abc
46Tuno	3.50ab	12.60ab	5.46abcde	5.50abc	.288c	.521abc
47Tdos	2.80ab	16.23ab	7.0ab	6.29abc	.417abc	.612abc
Diferencia mínima	1.21	8.77	2.98	2.93	0.227	0.363

‡ NH, LT, PFR, PFT, PSR, PST= Número de hojas, peso fresco de tallo, peso fresco de raíz, peso seco de raíz, Peso seco tallo.

Con la finalidad de visualizar los casos de diferencias estadísticas entre genotipos o de bloques, señaladas en los ANOVA, en tal o cual variable, se diseñó el Cuadro.4.5 donde uno o dos asteriscos denotan la probabilidad de las diferencias, o en su caso “n s” que señala la ausencia de diferencias significativas.

Cuadro 4.5 Significancia estadística entre genotipos en las variables métricas‡, diferentes grupos segregantes de PEm, maíz.

Variables	F ₂ directa	F ₂ recíproca	Familias directa	Familias recíproca	RC ₁ directa	RC ₁ recíproca
NRS	ns/ns	**/**	ns/**	ns/ns	ns/*	ns/*
NRC	ns/ns	*/ns	ns/ns	**/ns	ns/ns	ns/*
NH	*/*	**/**	ns/*	**/**	**/**	**/**
LR(cm)	**/ns	ns/*	ns/*	ns/ns	ns/**	ns/*
LT(cm)	**/ns	ns/**	ns/**	ns/**	ns/**	**/**
PFR (g)	ns/ns	ns/**	**/*	*/ns	ns/**	**/**
PFT(g)	ns/**	ns/**	*/**	ns/**	ns/**	**/**
PSR(g)	*/*	ns/**	**/**	ns/ns	ns/**	**/**
PST(g)	ns/**	ns/**	ns/**	ns/**	ns/**	**/**

‡ Izquierda de la diagonal = Significancia para genotipos; Derecha de la diagonal = significancia para bloques. Variables: NRL, NRC, NH, LT, LR, PFR, PFT, PSR y PST= Número de raíces laterales, de raíces de corona, de hojas, longitud de radícula, l de tallo, peso fresco de tallo, p f de raíz, peso seco de raíz, y peso seco tallo.

Como puede apreciarse en el Cuadro 4.5, NH fue la variable donde fueron detectadas diferencias significativas en prácticamente todos los grupos segregantes, denotando que al menos uno de los genotipos, en su versión individual o PEm, es el de mayor expresión en número de hojas. Por otra parte, Las variables con diferencias significativas entre genotipos en sólo uno de los grupos segregantes fueron NRS (en F₂ recíproca), LR (en F₂ directa) y PST (en RC₁ recíproca).

Conviene recordar que las diferencias estadísticas en NH pueden originarse por la decisión de promediar el número de hojas en los casos de los subgrupos PEm. En cuanto al NRS, es probable que para los 28 d de edad, las

plántulas hubieran alcanzado el número posible de raíces seminales, sin importar la naturaleza genotípica de los grupos.

La variable LR debe estar influenciada por el poco espacio disponible en el tipo de maceta utilizada en este trabajo. La uniformidad en PST es una forma de confirmar la desventaja inicial en el crecimiento que enfrentan las plántulas PEm, ya que disponen prácticamente del mismo volumen de endospermo, lugar de las reservas nutrimentales de la semilla, que el que utilizan las plántulas que germinan como individuales. Sin embargo, donde pudo documentarse diferencias estadísticas entre medias genotípicas para PST (Tukey, $\alpha = 0.05$, Cuadro 4.5.f) se evidencia la superioridad de los sub-grupos PEm sobre los casos de sub-grupos Individuales, a través de genotipos.

Cuando el análisis se dirige a detectar el comportamiento de las variables a través de grupos, es notable que “RC₁ recíproca” fue donde la significancia estadística para genotipos o bloques fue más generalizada, mientras que “RC₁ directa” presentó la condición contraria. Esto pudiera deberse a la dirección de cruce entre la F₁ y el progenitor poliembriónico NAP. En un estudio previo (Musito *et al.*, 2008) se detectó la posibilidad de efecto recíproco al evaluar el desempeño de un conjunto de líneas S₁ derivados de manera directa y recíproca de la población NAP. Con este antecedente, es posible considerar en esta tesis, que NAP, cuando fungió como el progenitor femenino de la retrocruza, influyó de algún modo en la estandarización de la expresión de las variables bajo estudio, de una manera más efectiva, que cuando fue utilizado como el progenitor masculino. Mientras que en la retrocruza recíproca, la

recombinación genética en F_1 para generar gametos femeninos en un medio germoplásmico altamente contrastante, y la heterogeneidad habitual como lo es en la población de NAP para generar polen, pudo influir la manifestación de diferencias entre genotipos dentro del grupo segregante.

Mediciones de peso fresco y seco de raíz y tallo

Los valores promedio para genotipos dentro de cada grupo segregante en etapa de plántula 28 d, y testigos, de las variables PFR, PFT, PSR y PST se consignan en los Cuadros 4.4.a al 4.4.f. Por orden de ocurrencia, se discute primero sobre las variables peso fresco de raíz y de tallo.

Como puede apreciarse en los Cuadros, para cada grupo segregante (ej. F_2 directa, F_2 recíproca, etc.) Se consignan valores para plántulas poliembriónicas (PEm) y plantas individuales. Al respecto, el PFR a través de grupos, en las versiones PEm se ubicó entre 4.0 y 5.3 g, o entre 3.9 y 5.4 para los casos de sub-grupos Individuales. Como puede apreciarse, los promedios son prácticamente iguales, sin importar el número de plántulas germinadas por semilla. Sin embargo, se detectaron diferencias ($p < 0.05$ y 0.01) entre genotipos para PFR en tres de los seis grupos (“Familias directa”, “Familias recíproca” y “RC₁ recíproca”). Lo relevante en la comparación de medias genotípicas para PFR fue que en los tres grupos T dos (testigo dos) fue estadísticamente el más pesado o estuvo entre los dos más pesados (Cuadros 4.4.c, 4.4.d y 4.4.f), y que del total de 17 genotipos, al compararlos como PEm versus Individual, el 59 % los genotipos de peso superior fueron en la versión

de “Individuales”, es decir, la presencia de dos o tres radículas en algunos de los caos PEm no influyó de manera significativa para incrementar el peso del sistema radical seminal y las raíces nodulares en crecimiento, al menos a los 28 d en que las plántulas fueron evaluadas.

Por el contrario, PFT presentó un comportamiento diferente al de raíz, aquí los valores se ubicaron en los rangos de 5.3 y 6.9 g para casos de plántulas poliembriónicas y de 5.0 y 5.9 en plántulas individuales, es decir, una diferencia general promedio de **1 g** a favor de los primeros, lo cual parece razonable ya que en estos casos cada semilla germinó en dos o más plántulas.

Reconsiderando lo anterior, esta aparente superioridad de las plántulas poliembriónicas en PFT no representa un aumento lineal en cuanto a peso, ya que la diferencia fue de aproximadamente sólo 20 % sobre el peso promedio de las plántulas individuales. Esta condición podría presentarse por que las semillas que originan a los dos tipos de plántulas son, en lo general, de dimensiones y peso parecidos y, por lo tanto, de volumen igual en la reserva nutrimental del grano a germinar. Las semillas que emiten dos o más plántulas reparten sus reservas en la nutrición de éstas, mientras que aquellas que germinan en una sola plántula dedican toda su reserva a nutrir estructuras individuales raíz-tallo, lo cual puede conferir una ventaja en la velocidad de crecimiento inicial a las plántulas individuales sobre los casos de dos o más plúmulas-radículas de las PEm. Sin embargo, al ocurrir la emergencia, estas últimas disponen en conjunto (dos a tres plúmulas) de dos o tres primeras hojas, aunque pequeñas, pueden aumentar en conjunto el área foliar donde

podiera realizarse un mayor número de eventos fotosintéticos en comparación a la primera hoja de una sola plántula.

Es notable también que la parte aérea (PFT) pesó, en promedio, un gramo más que la parte raíz, a pesar de que la longitud promedio de radícula fue dos veces más larga que la longitud promedio del tallo. Es decir, a pesar de estas diferencias de crecimiento longitudinal, el tallo fue capaz de acumular mayor masa que el sistema raíz. También, los ANOVA para esta variable (Cuadros A-1 y A-6, del Apéndice) permitieron detectar diferencias estadísticas entre genotipos dentro de los grupos “Familias directa” ($p < 0.05$) y “RC1 recíproca” ($p < 0.01$). La comparación de medias (Tukey, $\alpha = 0.05$, Cuadros 4.4.c y 4.4.f)) permite señalar que el PFT de los genotipos PEm fueron superiores a los de tipo Individuales, incluso, mayores al mejor Testigo, T 1, híbrido AN-447. Esto confirma la superioridad de peso en al menos 20 % de las plántulas poliembriónicas sobre las individuales.

En dos estudios anteriores que utilizaron genotipos similares poliembriónicos de maíz, se presentaron resultados equivalentes, con los matices que se generan por algunas diferencias en el manejo experimental. Velázquez (2013) determinó la segregación de la poliembriónia en cruza de una población de alta frecuencia poliembriónica, pero de porte enano (denominada en breve como BAP), con una serie de líneas de alta endogamia, como las utilizadas en esta tesis, evaluadas en plántulas de 14 días de edad. Los resultados en las variables PFR y PFT fueron acordes a la edad de las plántulas (3.0 y 3.5 g respectivamente), pero muy similares a los resultados en

esta tesis en cuanto a la proporción en el peso de las dos variables. En otro estudio (Domínguez, 2013) se determinó el comportamiento genotipos segregantes de la poliembrionía en tercera y cuarta generación (equivalentes a F_3 y F_4), evaluados a los 17 días de edad, pero crecidos en charolas de polipropileno de 200 cavidades (como ya se mencionó antes). Los resultados con respecto a PFR y PFT fueron prácticamente iguales, ligeramente menores a 2 g en promedio, aunque una ligera ventaja de los casos de plántulas poliembriónicas.

Peso Seco, raíz y tallo, Los valores promedio generales para PSR y PST aparecen en los Cuadros 4.3.a hasta 4.3.f. Las plantas, como la generalidad de los seres vivos, contienen una proporción mayoritaria de agua en su composición corporal, aunque la proporción de ésta es mayor en las plantas herbáceas anuales, que las especies perennes. También, las plántulas o plantas en etapas juveniles de especies anuales presentan proporciones de agua aún mayor que las que contienen en estado adulto y fructificar.

En este estudio, la variable peso seco de raíz (PSR) a través de los diferentes grupos segregantes presentaron promedios generales de 260 a 330 mg, mientras que los promedios generales correspondientes a PST se ubicaron entre 480 y 595 mg, lo cual indica una acumulación de biomasa en la parte aérea, 80 % superior a la biomasa acumulada en la raíz, condición notablemente superior.

Como se ha señalado antes, cada uno de los seis grupos segregantes se separaron en los sub-grupos “Plantas PEm” y “Plantas Individuales (PI)”. Al

respecto, los valores correspondientes al promedio de tres repeticiones para PSR en el sub-grupo PEm, a través de grupos segregantes, estuvieron en el rango de 230 a 320 mg, mientras que en el PI se ubicaron entre 240 y 330 mg, valores prácticamente iguales, pero con la observación de que los dos grupos de menor valor correspondieron a “Familias F_2 directas” y “Familias F_2 recíprocas”, es decir, las familias que representan a la población NAP, y cuyos promedios generales fueron de 233 y 253 mg para los PEm, y de 242 y 295 mg para los PI, los cuales estuvieron por debajo de los promedios generales señalados arriba. Esto pudiera significar que los casos de Familias de germoplasma 100 % NAP, a la edad de 28 d todavía presentan rezagos en la capacidad de almacenar biomasa, a pesar de que las plántulas son dobles o triples, y que algunas presentan dos o tres radículas. Es decir, fueron capaces de hacer más estructuras morfológicas pero agotando las reservas nutrimentales seminales, lo cual impactó negativamente al crecimiento general de las plántulas múltiples, al compararlas con la biomasa acumulada en las progenies de cruza entre NAP y materiales exóticos, representantes del maíz común, es decir No-PEm.

El PST presentó resultados similares a los de PSR, y una vez más los grupos de las Familias F_2 , directas y recíprocas, estuvieron por debajo de los promedios generales en el conjunto de los grupos segregantes. A pesar de que estas Familias tienen una alta frecuencia de casos PEm, y por lo tanto dos o tres tallos por caso, la acumulación de materia seca, a la edad en que fueron evaluadas, es menor a los valores promedios de los otros seis grupos

segregantes. Es probable que esta condición de rezago se supere y alcance mejores resultados de crecimiento una vez que el sistema radical definitivo tome control del suministro de agua y nutrientes, y el monto mayor de área foliar de las plantas poliembriónicas incremente su capacidad fotosintética. De este modo podrá alcanzar y, eventualmente superar al resto de los grupos segregantes.

Es relevante señalar que el PSR y PST en plántulas de maíz en etapa de dos hojas (V 2, en la denominación de Ritchie *et al.*, 1992) varía en función del manejo y el material varietal utilizado. Por ejemplo, Feil *et al.* (1990) reportan valores promedio de 90 a 105 mg en peso seco raíz, y de 120 a 155 mg en tallo-parte aérea para plántulas de maíz crecidas sin fertilización. Los datos para raíz se reportan como estadísticamente superiores a los observados en raíces de plántulas crecidas en fertilización alta en nitrógeno. Los datos relativos a “peso seco y peso fresco”, de raíz y tallo, en este trabajo permiten indicar que la parte aérea tiene una ligera ventaja sobre las estructuras raíz en la capacidad de almacenar materia sólida si se considera que, en general, el peso seco de raíz representó el 10.17 % del peso fresco, mientras que el de tallo fue de 10.74%. Otra fuente de interés es la de Abdel-Ghani *et al.* (2012) quienes reportan valores en plántulas, promedios de 52 a 47 mg, peso seco raíz, baja y alta fertilización nitrogenada, y de 87 a 110 mg, peso seco tallo-parte aérea. Los datos corresponden al promedio de 74 líneas de alta endogamia, de origen Norteamericano y Canadiense, evaluadas en plántulas a 14 días post-siembra, etapa vegetativa de dos hojas. Si el tiempo de evaluación

fuera representado como una función acumulativa de orden lineal (Vela y Espinoza, 2014; Sánchez y Espinoza, 2014, datos por publicar), los valores promedio a 28 días para estas líneas podrían alcanzar 104 a 94 mg para PSR, y 174 a 220 mg en PST, para alta y baja fertilización. La proyección numérica descrita, representan un poco menos de la mitad de los valores promedio de los resultados en esta tesis, confirmando que estas características varían en función de los genotipos y el manejo aplicado.

La proporción del peso seco de raíz o tallo con respecto al peso fresco de cada parte son un indicador de la acumulación de biomasa en raíz o tallo. En esta tesis, los promedios generales sobre este tema indicaron que la materia seca acumulada en tallo es proporcionalmente superior a la de raíz. La biomasa del tallo alcanza entre 8 y 10 %, mientras que la raíz es en todo grupo segregante se ubica entre 5 y 6 % (Cuadros 4.3 a hasta 4.3.f). Estas diferencias entre raíz – tallo podría deberse a tasas diferenciales de acumulación de materia seca en las dos partes mayores de las plantas, o en su defecto, de un manejo inadecuado en la metodología experimental, al utilizar macetas de baja capacidad que pudieron obstruir un libre y cabal crecimiento de la raíz, como libre fue el crecimiento del tallo.

Los ANOVA para PSR indican diferencias significativas entre genotipos (Cuadro 4.5) en tres de los grupos segregantes (F_2 directa, Familias F_2 directa, y RC_1 recíproca), mientras que para PST hubo diferencias ($p < 0.01$) entre genotipos sólo en “ RC_1 recíproca”. La comparación de medias relativas a la variable PSR en los dos primeros grupos señalan como superior a T1 y sin

tendencia alguna al resto de los genotipos. El grupo “RC₁ recíproca” incluye diferencias para las dos variables, en PSR el valor superior correspondió a uno de los genotipos PEm, los valores extremos inferiores a varios genotipos segregantes, sean poliembriónicos o individuales, y al T2; el T1 se ubicó como un valor intermedio. Por otra parte, el PST se mostró superior en genotipos PEm, los de tipo individual tomaron lugares diversos, e intermedios los dos testigos. Al respecto, queda claro que la condición de plántulas múltiples en los grupos PEm es comprensible que estos genotipos se ubiquen en los valores más altos.

Finalmente, debe señalarse que en el mejoramiento de plantas se tiene como un criterio válido que un genotipo competitivo y de alto rendimiento debe tener un desarrollo equilibrado entre las partes tallo-raíz, y que la relación de materia seca PSR/PST debe ser igual o cercano Uno. Los resultados en este trabajo, indicaron cocientes inferiores a Uno, incluyendo el valor detectado en el híbrido comercial AN-447, que es probadamente un material competitivo, de alta plasticidad en su adaptación a diferentes ambientes de producción, y por lo general de alto rendimiento ($> 9 \text{ t ha}^{-1}$) en siembras bajo riego, en regiones como Bajío, Comarca Lagunera, Aguascalientes-Zacatecas, Tehuacán, Puebla, etc. Las proporciones PSR/PST en prácticamente todos los grupos segregantes bajo estudio se ubicó entre 0.54 a 0.61, mientras que el cociente para el híbrido mencionado fue de 0.68. En esta Existen reportes que señalan la habitual superioridad de peso seco de tallo sobre el de raíz en diversos genotipos de maíz (Feil *et al.* 1990; Abdel-Ghani *et al.*, 2012; Meráz-Fonseca, 2014).

V. CONCLUSIONES

Con base en los objetivos y la metodología aplicada en este trabajo de tesis se puede concluir que:

1. Los diferentes genotipos, agrupados en seis grupos de segunda generación (F_2 directa y recíproca; Familias de alta poliembriónía nivel F_2 directa y recíproca; y Retrocruzas Uno, RC_1 directa y recíproca) inicialmente derivados de cruzamientos de la población de maíz UA-IMM-NAP, de alta frecuencia poliembriónica y porte de planta normal, con seis líneas de alta endogamia y dos familias de naturaleza NAP, segregaron el carácter PEm en las proporciones esperadas de 15: 1 en F_2 , 12: 4 en RC_1 , y de 7: 9 en las familias de alta poliembriónía. De esta forma se validó el patrón de herencia propuesto para este carácter por Rebolloza *et al.* (2011).
2. Ligado a lo anterior, pudo comprobarse que la naturaleza de alta homogeneidad genética de las líneas endogámicas no afectan de ningún modo el patrón de herencia que exhibe la característica PEm en NAP.
3. La caracterización morfológica de los diferentes genotipos bajo estudio, a los 28 d de edad, permitieron establecer un prototipo general de plántulas múltiples e individuales. La parte subterránea presentó desarrollos característicos del sistema radical seminal (SRS), compuesto por la radícula y las raíces seminales, en el caso de las plántulas

poliembriónicas se detectó una frecuencia de 2.4 % de radículas múltiples. Además, se detectó el inicio del establecimiento del sistema radical definitivo, constituido por las raíces de corona, cuyo promedio se situó entre 4 y 6 raíces. La parte aérea (tallo) alcanzó una altura promedio general de 15 a 17 cm, y la presencia de 2.5 a 3.9 hojas completas. En los casos de genotipos PEm, de dos o tres plantas por caso, el número de hojas fue aproximadamente el doble. En relación al peso de plántulas, en sus partes tallo-raíz, destaca la superioridad del primero sobre la segunda, sea en fresco o seco. La proporción peso seco / peso fresco en raíz fue 6 %, mientras que la proporción correspondiente a tallo fue de 10 %.

4. Se documentaron diferencias estadísticas entre genotipos, en diferentes variables, a través de los diferentes grupos, permitiendo identificar el impacto de dos de las líneas endogámicas (AN-CS8 y AN-Tep-3) en cruza con NAP. La primera impactó de manera positiva en tres combinaciones con NAP, tres variables, mientras que la segunda, tuvo impacto tanto positivo como negativo, una variable en cada caso. En general, la hibridación NAP x Líneas fue positivo, pero AN-CS8 presentó la mejor aptitud.

VI LITERATURA CITADA

- Abdel H G A, Kumar B, M J Reyes, PJ González, C Jansen, JP San Martin, M Lee, T Lübberstedt. 2012. Genotypic variation and relationships between seedling and adult plant traits in maize (*Zea mays* L.) inbred lines grown under contrasting nitrogen levels. *Euphytica* DOI 10.1007/s10681-012-0759
- Ángeles Arrieta, H. H. (2012). Mejoramiento genético del maíz en México: El INIA, sus antecesoros y un vistazo a su sucesor, el INIFAP. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 26(1), 31-48.
- Castillo, F., Herrera, E., Ortega, R., Goodman, M., & Smith, M. E. (2000). Diversidad genética del maíz y su aprovechamiento in situ a nivel regional. *Mejoramiento Participativo en AmericaLatino y el Caribe*.
- Castro. G. M. 1973. Super dwarf corn for high productivity. Bulletin, Special edition. Escuela Superior de Agricultura Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. 28 pp.
- Castro. G. M. 1978. Informe de Avances de Investigación en el mejoramiento Genético de Maíz. Boletín Técnico No. 1 Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista. Saltillo Coahuila, México, p 47.
- Castro, G.M.E. 1979. Estudio sobre herencias y valores nutritivos de semillas con doble embrión, Avances de investigación en maíz. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista. Coah. Mex. pp. 24–25.
- CETENAL, Centro de Estudios del Territorio Nacional (1975) 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.

Díaz Hernández, Eric .2013. Desarrollo de una metodología para la recuperación de genotipos poliembriónicos segregantes en maíz. Tesis de licenciatura, carrera Ingeniero Agrónomo en Producción por la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Buenavista Coahuila, Mex. 54 pp

Resultados de proyectos de investigación 2004. 245-252 pp. Dirección de investigación, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México.

Domínguez Tamayo, Agustín. 2013 Parámetros genéticos y características de producción en genotipos de maíz que segregan poliembriónía. . Tesis de maestría en Ciencias del Fitomejoramiento. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coah. Mex.

Espinoza Velázquez, J., Valdez L.L., González Vázquez, V.M., Musito Ramírez, N., Gallegos, J.E., Sánchez L.J., Villarreal, A.G. and Alcalá, J.M. 2008. Estudios genéticos sobre la poliembriónía en maíz. Análisis retrospectivo. I n: Libro Científico Anual Agricultura, Ganadería y Ciencia Forestal UAAAN- 2006. ISBN-978-968-844-059-9. Pp2-8. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Coahuila, México.

Espinoza Velázquez, J., Vega, M.C., Navarro, E. and Burciaga, G.A. 1998. Poliembriónía en maíces de porte normal y enano. Agronomía Mesoamericana. 9:83–88.

Evans M M S (2007) The indeterminate gametophyte 1 gene of maize encodes a LOB domain protein required for embryo sac and leaf development. The Plant Cell 19:46–62.

- Fideicomisos Instituidos en Relación con la Agricultura, FIRA (2012) Panorama Agroalimentario, Maíz 2012. Dirección de Investigación Económica y Sectorial. Documento elaborado por Salvador Darío Gaucín Piedra, 3-22 pp. México
- Feil B., R Thiraporn., G Geisler., P Stamp. 1990. Root traits of maize seedlings- indicadores of nitrogen efficiency? Plant and Soil. 123.155-159.
- Fernández Suárez Rocío, Morales Chávez Luis A y Gálvez Mariscal Amanda. 2013 Importancia de los maíces nativos de México en la dieta nacional. Rev. Fitotec. Mex. Vol. 36 Supl. 3-A: 275 - 283, 2013
- González Vázquez, V.M., Espinoza Velázquez, J., Mendoza Villarreal, R., De León Castillo, H. and Torres Tapia, M.A. 2011. Characterization of maize germplasm that combines a high oil content and polyembryony. Universidad y Ciencia. 27: 1–11.
- Hellin, J., A. y G. Keleman Atlin. 2010 pequeños agricultores y de maíz en México:. Un enfoque de Valor de cadena para mejorar la orientación de los programas de mejoramiento de cultivos-. Diario de nuevas semillas 11 (3): 262-280.DOI: 10.1080/1522886X.2010.501623.
- Hochholdinger F, Woll K, Sauer M, Dembinsky D. 2004b. Genetic dissection of root formation in maize (*Zea mays*) reveals root-type specific developmental programmes. Annals of Botany 93: 359–368.
- Husakova, Eva, Frank Hochholdinger and Ales Soukup. 2013. Lateral root development in the maize (*Zea mays*) lateral rootless1 mutant. Annals of Botany 112: 417–428, 2013

- Kato T., Mapes C., Mera M., Serratos J. y Bye, R. 2009. Origen y diversificación del maíz: una revisión analítica. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Kempton, J.H. 1913. Floral abnormalities in maize. Bull. U.S. Bur. Pl. Ind. No. 278.
- Kermicle, J.L. 1969. Androgenesis conditioned by a mutation in maize. Science. 166:1422–1424.
- Kiesselbach, T.A. 1926. False polyembryony in maize. Am. J. Bot. 13:33–36.
- Morgan, D.T. and Rapleye, R.D. 1951. Polyembryony in maize and lily, following X-radiation of the pollen. J. Hered. 42:91–93.
- Meráz Fonseca, M L. (2014). Valoración agronómica, morfológica y bioquímica de líneas de maíz con el carácter tallos gemelos. Tesis de maestría en ciencias en Recursos genéticos y productividad genética. Colegio de Postgraduados, Institución de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas. Instituto de Recursos Genéticos y Productividad Genética. Montecillo, Texcoco, Estado de México. México... 198p.
- Majer Ch, Hochholdinger F. 2011. Defining the boundaries: structure and unction of LOB domain proteins. Trends in Plant Science 16: 47–52.
- Morgan, D.T. and Rapleye, R.D. 1951. Polyembryony in maize and lily, following X- radiation of the pollen. J. Hered. 42:91–93.
- Paliwal, L.P., G. Granados, J.P. Marathée. 2001. El Maíz en los Trópicos: mejoramiento y producción. FAO. Roma, Italia.

Pérez P, J C. 2012. “Determinación de ácidos grasos (oleico y linoléico) en siete diferentes genotipos de maíz (*Zea mays* L.)”. Tesis de Licenciatura por la Universidad Nacional Autónoma Antonio Narro. 52 pp. Saltillo, Coahuila. México.

Pešev, N.R. Petrović, L., Zečević, J. and Milošević, M. 1976. Study of possibility in raising maize inbred lines with two embryos. *Theor. Appl. Genet.* 47:197-201.

Pilu, R. 2000. The twin trait in maize. *Maize Gen. Coop. News.* 74:51.

Rebolloza Hernández, H., Espinoza Velázquez, J., Sámano Garduño, D. and Zamora Villa, V.M. 2011. Polyembryony inheritance in two experimental maize populations. *Rev. Fitotec. Mex.* 34:27–33.

Ritchie, S. W., Hanway, J. J., 1992. How a corn plant develops. Special report No. 48. Ames, IA, USA, Iowa State University

SAGARPA, Secretaria de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Servicio a la Información Agroalimentaria y Pesquera.

Sánchez G J J, M M Goodman, C W Stuber (2000). Isozymatic and morphological diversity in the races of maize of Mexico. *Econ. Bot.* 54:43–59.

SIAP. W12e2012 <http://www.siap.gob.mx/cierre-de-la-produccion-agricola-por-estado/>

Suárez Crestelo Enrique., 2006 MEJORAMIENTO GENÉTICO MEDIANTE INDUCCIÓN DE MUTACIONES. Instituto de Investigaciones del Arroz (IIArroz). Autopista del Mediodía, Km. 16 1/2, Bauta, La Habana, Cuba.
Espinoza Velázquez, J. and De León, H. 2005. Apomixis, ¿un fenómeno en proceso de adopción natural en maíz? En: Valdez Reyna J. 2005.

Valdez L E L, J Espinoza V, A F Aguilar C, M L Reyes- Vega 2004. Fatty acids in polyembryonic maize. Book of Abstract. Institute of Food Technologist 2004 Annual Meeting. Las Vegas, Nevada, July 12-16, 2004. p 29.4.

Valdez, L.E.L. 2005. Ganancia en calidad nutrimental del grano como respuesta asociada a la selección para poliembrionía en maíz. Master thesis. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coah. Mex. Pp 1-3.

Vasal, S K (1994). High quality protein maize. In A. R. Hallaver (ed) Speciality Corn. Pp 79-121. ISBN 0-8493-4612-6

Velázquez Prado Daniel Flaviano 2013 Poliembrionía y Enanismo en Genotipos Segregantes de Cruzamientos entre una Población de Maíz Poliembriónicos y Líneas Endogámicas. Tesis de licenciatura, carrera Ingeniero Agrónomo en Producción por la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Buenavista Coahuila, Mex.

Weatherwax, P. 1921. Anomalies in maize and its relatives-I. Bull. Torr. Bot. Club. 48:253–255.

VII. ANEXOS

A.-1 Análisis de varianza de las características métricas en el grupo segregante F₂, derivado de manera directa, considerando a los genotipos PEm, individuales y testigos.

Estadísticos	NRL	NRC	NH	LR (cm)	LT (cm)	PFR (g)	PFT (g)	PSR (g)	PST (g)
gl Gen	13	13	13	13	13	13	13	13	13
gl Rep	2	2	2	2	2	2	2	2	2
gl EE	26	26	26	26	26	26	26	26	26
CMGen	7.3	0.70	0.79	133.5	36.6	2.1	3.3	10691	35377
CMRep	4.4	0.28	0.80	107.4	134.1	3.0	44.3	18530	630544
CMEE	3.8	0.58	0.22	32.5	11.6	1.2	1.72	4537	18781
Valor F-Gen	1.91	1.21	3.51	4.10	3.16	1.72	1.90	2.36	1.88
Valor F-Rep	1.15	0.49	3.51	3.30	11.55	2.42	25.6	4.08	33.57
Pr > Fgen	0.07	0.329	0.003	0.001	0.006	0.115	0.079	0.030	0.082
Pr > Frep	0.33	0.618	0.045	0.053	0.0003	0.109	0.0001	0.029	0.0001
R ²	0.51	0.39	0.67	0.70	0.71	0.51	0.74	0.60	0.77
C V	31.4	17.2	15.0	17.6	24.7	21.8	23.5	22.9	28.3
Media Gral.	6.2	4.4	3.2	32.3	13.8	5.1	5.6	0.293	0.484

‡ NRL, NRC, NH, LT, LR, PFR, PFT, PSR, PST= Número de raíces laterales, número de raíces de corona, número de hojas, longitud de radícula, longitud de tallo, peso fresco de tallo, peso fresco de raíz, peso seco de raíz, Peso seco tallo.

A.-2 Análisis de varianza para el grupo F₂, derivado de manera recíproca, considerando a los genotipos PEm, individuales y testigos.

Estadísticos	NRL	NRC	NH	LR (cm)	LT (cm)	PFR (g)	PFT (g)	PSR (g)	PST (g)
gl Gen	9	9	9	9	9	9	9	9	9
gl Rep	2	2	2	2	2	2	2	2	2
gl EE	18	18	18	18	18	18	18	18	18
CMGen	13.5	5.83	0.74	36.6	12.5	2.0	1.1	7325	9236
CMRep	34.7	6.65	1.29	144.4	93.7	11.8	41.5	63189	666948
CMEE	3.7	2.1	0.17	36.8	5.5	1.75	2.14	3174	21041
Valor F-Gen	3.56	2.70	4.20	0.99	2.26	1.17	0.55	2.31	0.44
Valor F-Rep	9.16	3.08	7.34	3.92	16.9	6.74	19.41	19.90	31.7
Pr > Fgen	0.010	0.035	0.005	0.479	0.068	0.372	0.817	0.063	0.896
Pr > Frep	0.002	0.071	0.005	0.039	0.0001	0.006	0.0001	0.0001	0.0001
R ²	0.73	0.62	0.74	0.48	0.75	0.57	0.70	0.77	0.78
C V	30.6	29.3	13.9	19.7	16.8	25.2	26.5	17.9	27.1
Media Gral.	6.4	5.0	3.0	30.7	14.0	5.2	5.5	0.314	0.533

‡ NRL, NRC, NH, LT, LR, PFR, PFT, PSR, PST= Número de raíces laterales, número de raíces de corona, número de hojas, longitud de radícula, longitud de tallo, peso fresco de tallo, peso fresco de raíz, peso seco de raíz, Peso seco tallo.

A.-3 Análisis de varianza correspondiente al grupo de Familias F₂, generados de manera directa, considerando a los genotipos PEm, individuales y testigos.

Estadísticos	NRL	NRC	NH	LR (cm)	LT (cm)	PFR (g)	PFT (g)	PSR (g)	PST (g)
gl Gen	7	7	7	7	7	7	7	7	7
gl Rep	2	2	2	2	2	2	2	2	2
gl EE	14	14	14	14	14	14	14	14	14
CMGen	2.2	0.90	0.53	49.9	15.2	4.0	1.6	12851	15070
CMRep	12.6	4.18	0.88	209	133	2.13	34.6	10659	432949
CMEE	1.78	1.72	0.16	33.8	7.4	0.53	0.42	1213	6784
Valor F-Gen	1.22	0.52	3.28	1.48	2.03	7.65	3.80	10.59	2.22
Valor F-Rep	7.06	2.43	5.45	6.17	17.7	3.99	82.1	8.79	63.8
Pr > Fgen	0.354	0.803	0.208	0.253	0.122	0.0007	0.016	0.0001	0.097
Pr > Frep	0.008	0.124	0.018	0.012	0.0001	0.043	0.0001	0.003	0.0001
R ²	0.61	0.37	0.70	0.61	0.78	0.81	0.93	0.86	0.91
C V	21.9	28.1	12.5	18.5	19.8	16.2	11.7	13.0	16.6
Media Gral.	6.1	4.6	3.2	31.3	13.8	4.5	5.5	0.266	0.494

‡ NRL, NRC, NH, LT, LR, PFR, PFT, PSR, PST= Número de raíces laterales, número de raíces de corona, número de hojas, longitud de radícula, longitud de tallo, peso fresco de tallo, peso fresco de raíz, peso seco de raíz, Peso seco tallo.

A.-4 Análisis de varianza correspondiente al grupo de Familias F₂ recíprocas, considerando a los genotipos PEm, individuales y testigos.

Estadísticos	NRL	NRC	NH	LR (cm)	LT (cm)	PFR (g)	PFT (g)	PSR (g)	PST (g)
gl Gen	7	7	7	7	7	7	7	7	7
gl Rep	2	2	2	2	2	2	2	2	2
gl EE	14	14	14	14	14	14	14	14	14
CMGen	8.1	6.8	0.43	21.0	8.7	3.8	2.4	21.2	24.3
CMRep	6.5	0.80	0.47	45.8	124.9	3.2	35.4	45.2	329.1
CMEE	3.7	1.6	0.07	51.0	5.2	1.02	0.97	13.5	15.3
Valor F-Gen	2.19	4.25	6.1	0.41	1.67	3.71	2.47	1.57	1.59
Valor F-Rep	1.76	0.50	6.7	0.90	23.9	3.13	36.5	3.35	21.5
Pr > Fgen	0.10	0.01	0.002	0.88	0.20	0.02	0.07	0.22	0.22
Pr > Frep	0.21	0.61	0.009	0.43	0.0001	0.08	0.0001	0.06	0.0001
R ²	0.57	0.69	0.80	0.25	0.81	0.70	0.86	0.56	0.79
C V	34.6	24.1	8.5	22.2	15.8	19.5	16.5	39.5	24.2
Media Gral.	5.6	5.2	3.1	32.1	14.5	5.2	6.0	0.294	0.511

‡ NRL, NRC, NH, LT, LR, PFR, PFT, PSR, PST= Número de raíces laterales, número de raíces de corona, número de hojas, longitud de radícula, longitud de tallo, peso fresco de tallo, peso fresco de raíz, peso seco de raíz, Peso seco tallo.

A.-5 Análisis de varianza correspondiente al grupo RC₁ directas, considerando a los genotipos PEm, individuales y testigos.

Estadísticos	NRL	NRC	NH	LR (cm)	LT (cm)	PFR (g)	PFT (g)	PSR (g)	PST (g)
gl Gen	25	25	25	25	25	25	25	25	25
gl Rep	2	2	2	2	2	2	2	2	2
gl EE	50	50	50	50	50	50	50	50	50
CMGen	4.16	3.08	0.39	40.37	11.84	1.53	2.16	7.826	2.91
CMRep	10.6	0.80	1.47	333.2	669.1	29.3	174.8	157.8	233.5
CMEE	2.7	2.02	0.12	24.77	13.1	1.54	1.53	8.04	3.45
Valor F-Gen	1.5	1.5	3.30	1.63	0.90	0.99	1.41	0.97	0.84
Valor F-Rep	3.9	0.40	12.3	13.4	51.0	19.04	114.2	19.6	67.6
Pr > Fgen	0.09	0.10	0.0002	0.07	0.59	0.49	0.15	0.51	0.67
Pr > Frep	0.03	0.67	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001
R ²	0.48	0.43	0.68	0.57	0.71	0.56	0.84	0.56	0.76
C V	30.5	26.2	11.0	14.7	22.9	22.9	19.5	28.3	31.6
Media Gral.	5.4	5.4	3.1	33.9	15.8	5.4	6.4	0.317	0.588

‡ NRL, NRC, NH, LT, LR, PFR, PFT, PSR, PST= Número de raíces laterales, número de raíces de corona, número de hojas, longitud de radícula, longitud de tallo, peso fresco de tallo, peso fresco de raíz, peso seco de raíz, Peso seco tallo.

A.-6 Análisis de varianza correspondiente al grupo RC₁ recíproca, considerando a los genotipos PEm, individuales y testigos.

Estadísticos	NRL	NRC	NH	LR (cm)	LT (cm)	PFR (g)	PFT (g)	PSR (g)	PST (g)
gl Gen	23	23	23	23	23	23	23	23	23
gl Rep	2	2	2	2	2	2	2	2	2
gl EE	46	46	46	46	46	46	46	46	46
CMGen	10.2	2.5	0.47	68.2	17.24	3.54	3.13	23.8	3.81
CMRep	36.0	10.4	2.59	210.0	785.5	19.3	178.3	137.5	279.5
CMEE	7.5	2.6	0.14	46.7	7.74	0.89	0.86	5.2	1.32
Valor F-Gen	1.35	0.96	3.36	1.46	2.23	3.98	3.64	4.58	2.89
Valor F-Rep	4.79	3.99	18.5	4.50	101.5	21.7	207.3	26.5	211.7
Pr > Fgen	0.19	0.54	0.0003	0.13	0.01	0.0001	0.0001	0.0001	0.001
Pr > Frep	0.013	0.03	0.0001	0.02	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001
R ²	0.47	0.39	0.71	0.48	0.85	0.75	0.92	0.77	0.91
C V	49.8	35.5	12.1	20.9	17.4	17.7	14.7	21.8	19.4
Media Gral.	5.5	5.1	3.1	32.6	16.0	5.3	6.3	0.331	0.595

‡ NRL, NRC, NH, LT, LR, PFR, PFT, PSR, PST= Número de raíces laterales, número de raíces de corona, número de hojas, longitud de radícula, longitud de tallo, peso fresco de tallo, peso fresco de raíz, peso seco de raíz, Peso seco tallo.