

Características de Raíz en Plántulas y su Relación con la Producción de Plantas Adultas de Maíz Involucrando Poliembrionía

Seedling's Root Characteristics and their Relationship with Maize Plants Production, Polyembryony Included

José Espinoza Velázquez^{a*}, José Manuel Alcalá Rodríguez^a, Daniel Sámano Garduño^a, Jesús Valdés Reyna^a, Humberto De León Castillo^a y Víctor Manuel González Vázquez^a

^a Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Calzada Antonio Narro 1923, Col. Buenavista, C.P.25315. Saltillo, Coahuila. México.

Resumen

El desarrollo del sistema radical es importante en el mejoramiento de cultivos; el tema tiene uso potencial en la identificación de metodologías alternativas rápidas para identificar genotipos sobresalientes en etapas tempranas de desarrollo de plantas. Este trabajo fue desarrollado con el objetivo de explorar probable asociación entre variables del sistema radical seminal (SRS) y el comportamiento productivo de genotipos derivados de un dialélico completo de tres poblaciones de maíz (*Zea mays* L.), dos de alta frecuencia poliembriónica (PE) y una No-PE de alto contenido de aceite en grano (TAA). La calificación de plántulas de 21 días, se llevó a cabo en invernadero, y la evaluación de características de producción de los genotipos fue realizada en dos ensayos de rendimiento, ciclo primavera- verano (P-V) 2008, bajo un diseño experimental de Bloques Completos al Azar, dos repeticiones. Los Resultados corroboraron la alta frecuencia (60 a 65%) del fenómeno en las poblaciones PE, así como la presencia de dos o tres radículas en el SRS en frecuencias de 7 a 18%. La hibridación de las PE con TAA ratificó la naturaleza recesiva del carácter PE, y al mismo tiempo permitió apreciar la combinación exitosa de la hibridación en variables, tanto de plántula de 21 d, como de plantas adultas. La estimación de parámetros genéticos en las dos etapas de estudio permiten señalar la presencia de variancia aditiva en las características: Número de hojas (NH, en plántulas) y Rendimiento y otras agronómicas (en Planta adulta). Los efectos recíprocos se detectaron sólo en variables de plántula. La población TAA presentó mayor capacidad para transmitir características positivas dado sus valores de ACG. La correlación de caracteres estudiados entre las variables de las dos etapas de desarrollo fue generalmente inconsistente pero positiva y significativa entre NH y Rendimiento.

Palabras clave: *Zea mays* L., radículas múltiples, poliembrionía, dialélico completo, parámetros genéticos.

Abstract

In crop's breeding programs, like maize (*Zea mays* L.), a well understanding of the radical system development is quite relevant. The issue has potential use in the allocation of alternative methodologies for the identification of outstanding genotypes in early stages of plant development. This work was undertaken to explore possible association among traits of the seedling's root system (SRS) and adult plant performance in genotypes derived from a set of three populations full diallel design. Two of the populations have a high polyembryonic frequency (PE); the third is Non-PE but high in seed oil content (TAA). The 21 d seedlings were evaluated under greenhouse conditions meanwhile the performance assay was done in two geographical locations during the Spring-Summer of 2008. A complete blocks design, two replicates, was used. Results stated that PE was present in the PE populations in frequencies from 60 to 65 % and that the presence of two or three radicles was observed in 7 to 18 % of the PE seedlings. Hybrids between PE and TAA confirm the recessive behavior of the PE trait, and at the same time had shown the superior performance of the hybrids in seedlings (21 d of age) and adult plant stages. The genetic parameters estimation in both stages of development led to state significant additive variance components for the traits: Seedlings Leaf Number (NH) and Yield and others in adult plants (assays). The reciprocal effects were present in seedlings traits only. The TAA population was better in transmitting

positive characteristics to the offspring (significant GCA values). The association among traits in the two development stages was inconsistent but positive and statistically significant between NH and Yield.

Keywords: *Zea mays* L., multiple radicles, polyembryony, diallel, genetic parameters.

Introducción

La raíz es la otra mitad de la planta y por lo tanto de primera importancia en la productividad de los cultivos; la aptitud para crecer y fructificar está gobernada por un sistema radical funcional y eficiente, clave en casos de bajos contenidos de agua y nutrientes en el sustrato de establecimiento (Lynch, 1995; Hochholdinger, 2009). Un sistema radical sano es determinante en el desarrollo de todos los órganos aéreos de la planta (Tuberosa y Salvi, 2007); son estas razones suficientes para incluir características de la raíz en la mejora genética de los cultivos (Mc Phee, 2005), así como estudios relativos al análisis genético de la formación y desarrollo de la raíz (Hochholdinger, 2009).

El sistema radical del maíz inicia con el desarrollo de la radícula (Ritchie *et al.*, 1992; Hochholdinger, 2009); las raíces embrionarias incluyen normalmente la radícula y un número variable de raíces laterales; el crecimiento y desarrollo de éstas ocurre rápidamente, y cesa cuando la plántula alcanza el estado de tres hojas (V3, Ritchie y Hanway, 1992), tiempo en que toman lugar las raíces definitivas o de corona, las cuales inician su desarrollo desde la etapa V1; este nuevo sistema radical en desarrollo se torna el principal proveedor de agua y nutrientes cuando la plántula alcanza el estado V6. Sin embargo, las raíces embrionarias continúan funcionando prácticamente en todo el ciclo de vida del maíz (Ritchie *et al.*, 1992; Hochholdinger, 2009).

Por otra parte, en la diversidad natural del maíz, el fenómeno poliembriónía (PE) ha sido documentado desde hace varios decenios (Randolph, 1936; Sharman, 1942; Morgan y Rappleye, 1951; Pesev *et al.*, 1976; Castro, 1979); esta condición le confiere a una semilla la capacidad de emitir de dos y hasta siete plántulas de manera simultánea, potencialmente productivas. La PE tiene implicaciones importantes sobre embriogénesis y genética en la especie, aunado a su probable aplicación hacia nuevas variedades de potencial productivo; en esto, es destacable que dos o más embriones por semillas pudieran significar mayores contenidos de aceite y proteína embrionaria por grano. Otras características favorables de la PE en maíz, es la capacidad competitiva *in situ* entre plantas hermanas y sus vecinas, así como un ahorro de semilla de siembra por hectárea (Espinoza *et al.*, 1998).

Los maíces comunes exhiben invariablemente una radícula a la germinación; la condición PE entre sus implicaciones, permite la aparición de dos o más plántulas, situación que parece propiciar también la emisión de radículas múltiples, así como el efecto de ellas en la capacidad de las plántulas PE para potenciar aptitudes productivas (Espinoza *et al.*, 2007). Estudios preliminares (Espinoza *et al.*, 2006; Alcalá, 2006) permitieron observar que plántulas PE presentan una proporción de 8 a 16 % de dos y hasta tres radículas por semilla.

En este contexto, el presente trabajo tuvo los siguientes objetivos: a) corroborar la presencia de radículas múltiples en casos de grupos genéticos de alta poliembriónía; b) calcular parámetros genéticos en estos genotipos PE y las cruas resultantes con un material ajeno a ellos; y c) determinar el grado de asociación entre características de plántula de 21 d de edad y características productivas de las plantas adultas con la finalidad de detectar medios

certeros de selección temprana de genotipos promisorios. Todo esto bajo la hipótesis de que la poliembrionía influye de manera positiva los procesos de crecimiento y desarrollo de sus portadores.

Materiales y Métodos

La experimentación en plántulas de 21 d de edad fue desarrollado bajo condiciones de invernadero (28° C temperatura media en el periodo; 60 % Humedad relativa), situado en las instalaciones de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN, coordenadas geográficas al centro del campus: 25° 21' Latitud N; 101° 02' Longitud W; altitud: 1756 msnm). Los ensayos sobre comportamiento productivo fueron desarrollados en las localidades Buenavista, Saltillo (Coordenadas muy similares a las anteriores, 50 m menos de altitud) y Calvillo, Aguascalientes (21° 43' N; 102° 42' W; 1640 msnm).

El material genético utilizado consistió de nueve genotipos, generados al combinar en toda dirección a tres poblaciones de maíz, dos de las cuales son de alta frecuencia poliembriónica, denominadas como NAP o C (porte alto) y BAP o D (enana), y la población Tuxpeño HOC o E, muestra otorgada por CIMMYT, la cual se caracteriza por su alto contenido de aceite en el grano (8.5% promedio). En el diseño de apareamiento se siguió el Método 1 (modelo I, fijo) de Griffing (1956), lo cual permitió generar las tres poblaciones paternas, tres cruza directas (CxD; CxE; y DxE) y tres recíprocas (DxC; ExC; y ExD). Muestras aleatorias de semillas de cada uno se utilizaron para el experimento en invernadero (90 semillas, 30 por repetición) como para los ensayos de comportamiento productivo (69 semillas; 23 por repetición en localidad Buenavista; y 78, 26 por repetición en Calvillo).

En los tres experimentos, el diseño aplicado fue Bloques completos al azar, tres repeticiones ($Y_{ijk} = \mu + \beta_i + \tau_j + \varepsilon_{ij}$; cada observación = media general, efecto repetición, efecto genotipo; error experimental); en invernadero, las semillas fueron sembradas de manera individual en botes lecheros de 1 L de capacidad (Tetrapack) en un sustrato 60% Suelo de bosque y 40% Peat Moss (Pro-Mix, compañía Premier-Canadá, Quebec). La semilla por maceta se depositó a 3 cm de la superficie; los riegos (300 ml agua) fueron aplicados a la siembra y cada tercer día durante los 21 d experimentales. Los ensayos de rendimiento fueron establecidos en el ciclo P-V, 2008 (junio – octubre); en Buenavista, la parcela útil fue el surco (5 m longitud) central de tres, la distancia entre surcos y plantas fue de 0.80 m y 0.25 m; en Calvillo, el procedimiento fue similar, aunque la distancia entre surcos y plantas fue de 0.75 m y 0.19 m (establecidas bajo las condiciones productivas del cooperante).

Las variables de respuesta en plántulas de 21 d fueron las relativas a las proporciones de germinación, poliembrionía y número de plántulas por semilla. Obtenidos estos datos, las plántulas fueron extraídas cuidadosamente de sus macetas, eliminando el suelo, para obtener datos en las siguientes variables: Número de hojas (NH); Número de radículas (NR); Longitud de radícula (LR); Número de raíces nodulares (NRN); Longitud total de la plántula (LTP); Longitud de la parte aérea (LPA); Peso fresco: toda la plántula (PFC), de la parte aérea (PFPA), de la raíz (PFR); Peso seco: de raíz (PSR) y de parte aérea (PSPA). El peso seco de las partes raíz y aérea fue logrado al someterles a deshidratación en horno con circulación de aire forzado, a 58° C \pm 2° por espacio de 72 hs; los datos derivados de aquí permitieron derivar tres variables compuestas que relacionan peso fresco y seco.

Las variables principales en los dos ensayos de rendimiento fueron Días a floración (masculina y femenina); acame de tallo y raíz y Rendimiento, de mazorca, ajustado al 15.5%

de humedad. Dado que los genotipos C y D, así como sus cruzas directas y recíprocas exhiben poliembrionía a cuantificar, la siembra de todos los genotipos se hizo de una semilla por golpe; esta situación provocó desigual número de plantas por parcela útil; por ello, se aplicó un ajuste por covarianza para evaluar la variable Rendimiento.

Los parámetros genéticos estimados en variables de los tres experimentos, se refieren a valores de aptitud combinatoria, general (ACG) y específica (ACE), efectos recíprocos (ER), los cuales fueron analizados con el paquete computacional Diallel Analysis Version 1.1, con autoría de Mark Burow y James G. Coors (1994).

El modelo genético es como sigue:

$$Y_{ijklm} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + \varepsilon_{ijklm};$$

Donde: Y_{ijklm} = Variable de respuesta; μ = Efecto de la media general; g_i = Efecto de la aptitud combinatoria general del i-ésimo padre; g_j = Efecto de la aptitud combinatoria general del j-ésimo padre; s_{ij} = Efecto de la aptitud combinatoria específica de los padres ij ; r_m = Efecto recíproco; y ε_{ijklm} = Error experimental (Griffing, 1956). En el análisis para efectos de Heterosis se siguió el método de Padre Promedio (MPH) descrito por Lamkey y Edwards (1998):

$$MPH = F1 - \frac{P1+P2}{2}.$$

La búsqueda de una medida práctica en características en planta juvenil, asociada a la expresión de alguna(s) variable(s) en etapa productiva fue explorada en este trabajo a través de un análisis de correlación entre tres características de plántula (NH, PSPA, PSR) con tres variables de importancia económica de los ensayos productivos (FM, AR y REND).

Resultados y Discusión

Los resultados de la experimentación en plántula de 21 d permitió demostrar una vez más la alta frecuencia de la poliembrionía (PE) en las poblaciones C y D, así como la condición recesiva al cruzar a éstas con genotipos No-PE, como es el caso de la población E. La germinación (emergencia, EM) fue notablemente alta en los nueve genotipos; la variable a corroborar: Radículas múltiples (RM) en plántulas poliembriónicas, fue ubicada en frecuencias de 7 a 18 % (Cuadro 1), valores semejantes a los señalados por Espinoza *et al.* (2006).

La PE se manifiesta en proporciones variables en función de la población a observar y la condición genética que la genera; de los antecedentes de la literatura, la proporción de PE es comúnmente menor a 30 % (Sharman, 1942; Pesev *et al.*, 1976; Hallauer y Miranda, 1988; Pilu, 2000); de hecho, la población de donde fueron derivados los grupos C y D, originalmente presentó una frecuencia de 1.5 a 2.0% (Castro, 1979); la proporción actual de estas poblaciones, superior a 65 %, es por mucho el éxito de la selección aplicada; un caso equiparable lo informan Pesev *et al.* (1976), quienes partieron de una expresión menor del carácter, para llegar a frecuencias de 25.3% en las mejores líneas endogámicas que lograron generar.

Cuadro. 1. Media y desviación estándar para germinación y dos variables exclusivas de las poblaciones poliembriónicas, medidas a los 21 d de edad.

Genotipos	EM (%)	[§]PE (%)	[§]RM (%)
C	96 ± 4	68 ± 16	11 ± 1
C x D	94 ± 2	50 ± 8	18 ± 1
C x E	96 ± 2	0	0
D x C	98 ± 4	64 ± 6	7 ± 2
D	96 ± 2	66 ± 7	11 ± 1
D x E	100	0	0
E x C	98 ± 2	0	0
E x D	100	0	0
E	96 ± 2	0	0

[§] Variables exclusivas de la PE. Poblaciones C = NAP poliembriónica, porte alta; D =BAP, poliembriónica, enana; E = Tuxpeño, alto aceite.

Sin duda, la característica más sobresaliente en esta parte del estudio es la presencia de RM (2 ó 3 radículas por semilla germinada) en proporciones superiores a 5%. Es común que se reporten casos de plántulas gemelas o triples, pero que compartan una serie de estructuras, apreciables fenotípicamente a la germinación. De hecho, la tipificación de poliembriónia en maíz señalada por Erdelska (1996) incluye casos de plántulas dobles con estructuras completamente separadas, otras que comparten el endospermo, y las hay que comparten sólo el complejo radical. Estudios más recientes [Chung *et al.*, 2007 (en maíz); Yang y Hwa, 2008 (en arroz)] informan de la acción de genes mayores en la manifestación de plúmulas múltiples por semilla, teniendo o no la manifestación de radículas múltiples; estos casos, como los de las poblaciones C y D manejadas aquí, denotan la capacidad de las semillas de formar alteraciones importantes y potencialmente útiles en el desarrollo embrionario y llegar a manifestarse como dos o más plántulas.

La evaluación de los nueve genotipos a los 21 d de edad incluyó otras nueve variables consideradas de importancia, y que se refieren a medidas de longitud y peso de raíz / parte aérea, en estado fresco y seco, lo cual describió el estado de desarrollo alcanzado a esa edad y la capacidad de ellos para acumular materia seca. En general, los genotipos alcanzaron la etapa de desarrollo vegetativo de tres a cuatro hojas (V3 y V4), de acuerdo a la nomenclatura de Ritchie *et al.* (1992); en esta etapa, el SRS ha cesado su desarrollo (más no su función) y se hace manifiesto el establecimiento del sistema radica definitivo (raíces nodulares o de corona), las que asumen el control total de sustentación de la planta en lo sucesivo. El Cuadro 2 contiene la información relativa a las diferencias estadísticas entre genotipos, las nueve variables, así como sus promedios generales.

La experimentación aplicable en esta etapa arrojó resultados válidos e interesantes; los genotipos difieren ($P < .05$ ó $P < 0.01$) en todas las variables simples, resaltando que los grupos C, D y la cruce entre ellas generan un mayor número de hojas (NH x 2) y de raíces nodulares; este último datos es atractivo, ya que podría indicar que el fenómeno se magnifica por la presencia de dos ó tres tallos, lo que a su vez podría manifestar la urgencias de estas plántulas PE para absorber cantidades vitales de agua y aniones del suelo para continuar su desarrollo, compensando de este modo las dificultades que pudo haber presentado al sistema radical seminal (SRS) y el desarrollo de las hojas seminales al tener que suministrar recursos para dos o tres estructuras aéreas en vez de una, que es el caso del maíz común. Tal vez sea esta alta demanda de suministros de supervivencia, una de las explicaciones para que una proporción (12 % promedio) de plántulas PE generen radículas múltiples.

El análisis de longitud, radícula y parte aérea, indica que a los 21 d, estos maíces alcanzaron medidas cercanas a 24 cm, de hecho la radícula superó al tallo en 2 cm en promedio. Los genotipos superiores corresponden a genotipos PE y su cruza CxD. Por otra parte, la longitud de la parte aérea (tallo y hojas) fue mayor en las cruzas ExC y ExD, mostrando Heterosis de al menos 19% arriba del promedio de sus progenitores. Es de interés destacar que los genotipos PE tuvieron significativamente más longitud de raíz que de parte aérea, aunque ésta se presenta como el promedio del número de tallos presentes, lo cual pudiera significar que éstas plántulas se preparan con más radícula para nivelarse en etapas posteriores de desarrollo juvenil de la planta.

Cuadro 2. Cuadrados medios y significancia (prueba de F y medias, Tukey ($\alpha = 0.05$), y otros estadísticos de nueve variables, todos los genotipos, en estado de plántula.

		NH	NRN	LR	LPA	PFR	PFP	PSR	PSPA	PSR/PSPA
FV	gl			(cm)	(cm)	(g)	(g)	(g)	(g)	A
Rep	2	0.005	12.7*	0.06	0.55	0.003	3.3*	0.001	0.17*	0.04
			*						*	
Gen	8	0.34*	6.1**	6.7*	15.4*	0.77*	5.0**	0.009	0.05*	0.01
		*	*	*	*	*	*	*	*	
Erro	16	0.006	3.7	1.6	0.3	0.2	0.8	0.002	0.01	0.01
r										

C	3.6 b	8.9 a	24	20 d	7.1 ab	13.6ab	0.70a	1.2 b	0.55 a	
			ab			c	b			
C.	3.6 b	8.2 ab	26 a	21 d	7.6 a	13.8ab	0.71a	1.3 b	1.56 a	
D						c	b			
C.E	4.1 a	6.2 cd	24	23 bc	6.7 ab	11.9 bc	0.62a	1.1 b	0.61 a	
			ab				b			
D.	3.5 b	9.3 a	22 b	23 bc	6.1 b	12.8 bc	0.57 b	1.2 b	0.49 a	
C										
D	3.3 b	9.1 a	24	18 e	6.6 ab	12.5 bc	0.59a	1.1 b	0.69 a	
			ab				b			
D.	4.1 a	6.8 c	23	22 c	6.9 ab	11.9 bc	0.64a	1.1 b	0.57 a	
E			ab				b			
E.C	4.0 a	6.8 c	25	25 a	7.7 a	14.5 ab	0.73 a	1.3 b	0.63 a	
			ab							
E.	4.1 a	5.3 d	25	25a	7.4 a	15.5 a	0.72 a	1.5 a	0.48 a	
D			ab							
E	4.1 a	6.7 c	22 b	22 c	9.6 ab	11.7 c	0.65a	1.1 b	0.57 a	
							b			
	
CV	1.97	6.4	5.3	2.6	6.0	7.0	7.4	6.5	12.4	
\bar{X}	3.8	7.5	23.9	22.1	7.0	13.1	0.66	1.2	0.58	

*, ** = significancia al 0.05 y 0.01; NH = número hojas; NRN = número raíces nodulares; LR = longitud radícula; LPA = longitud parte aérea; PFR = peso fresco raíz; PFP = peso fresco parte aérea; PSR = peso seco raíz; PSPA = peso seco parte aérea; PSR/PSPA = peso seco raíz/peso seco parte aérea. Medias con misma letra son estadísticamente iguales.

El análisis de longitud, radícula y parte aérea, indica que a los 21 d, estos maíces alcanzaron medidas cercanas a 24 cm, de hecho la radícula superó al tallo en 2 cm en promedio. Los genotipos superiores corresponden a genotipos PE y su cruza CxD. Por otra

parte, la longitud de la parte aérea (tallo y hojas) fue mayor en las cruzas ExC y ExD, mostrando Heterosis de al menos 19% arriba del promedio de sus progenitores. Es de interés destacar que los genotipos PE tuvieron significativamente más longitud de raíz que de parte aérea, aunque ésta se presenta como el promedio del número de tallos presentes, lo cual pudiera significar que éstas plántulas se preparan con más radícula para nivelarse en etapas posteriores de desarrollo juvenil de la planta.

Las variables relativas a peso, fresco o seco, de las dos partes de las plántulas a esta edad indican una proporción relativamente pequeña de materia seca (de 9 a 10%); esto quiere decir que no importa que las estructuras hojas-tallo pesen el doble que la raíz, la proporción de materia seca es prácticamente igual en ambas partes, incluso con ligera ventaja para la raíz; esto parece acorde al activo crecimiento por el que pasan, y el acompañamiento de agua en sus tejidos para apuntalar tal crecimiento.

Resalta también el caso de la superioridad en peso fresco y densidad de raíz de los genotipos No-PE con respecto a los PE. Estos resultados son un indicativo de que la condición de plúmulas y radículas múltiples en PE no le confieren a sus portadores una ventaja aparente en esta etapa de desarrollo, pero si una capacidad de supervivencia que pudiera potenciarse en etapas posteriores de desarrollo. En los Cuadros 3 y 4 aparecen los resultados de análisis estadístico y valores promedio de las tres variables importantes de los ensayos para evaluar el comportamiento productivo de las tres poblaciones y las cruzas entre ellas, localidades: Loc 1 = Buenavista, Loc 2 = Calvillo.

Cuadro 3. Cuadros medios y significancia del análisis de varianza de tres variables agronómicas evaluadas en dos localidades.

FV	g.l.	DFM		AR		REND	
		(días)		(%)		(ha ⁻¹)	
		Loc 1	Loc 2	Loc 1	Loc 2	Loc 1	Loc 2
Rep	2	11.44	27.15	0.002	0.002	15.31	* 0.18
Gen	8	6.92	** 36.20	0.003	0.003	* 7.32	* 18.90 **
Error	16	1.74	14.23	0.001	0.001	3.03	3.24
CV%		1.5	5.3	3.6	3.1	15.9	22.6

g.l.= grados de libertad; DFM= días a floración masculina; AR= acame de raíz; REND= rendimiento de mazorca al 15.5% de humedad. CV %= Coeficiente de variación.

Los genotipos presentaron diferencias ($P < 0.05$ ó 0.01) en las dos localidades sólo para Rendimiento (REND); las otras dos variables resultaron relevantes de manera parcial en una u otra localidad. Dado que los progenitores C y D tienen una base genética común, y difieren grandemente de la población E por lo que no sorprende el comportamiento diferencial entre ellas, dentro y entre ambientes.

De relevancia el hecho de que los genotipos resultantes de cruzar madres PE y polen E resultaron en todo caso (dos localidades) los de mayor REND; sin duda, este es un indicio de patrón heterótico aprovechable. En este sentido, cuando se desea apreciar el fenómeno de heterosis en alguna combinación híbrida, se acude a la variabilidad genética que presentan los progenitores, enfocándose principalmente en las diferencias de expresión de uno o varios caracteres (Vasal y Córdova, 1996; Latournerie *et al.*, 1998).

Cuadro 4. Valores promedio y prueba multirango (Tukey $\alpha=0.05$) en genotipos de tres poblaciones de maíz y sus cruzas, dos localidades.

Genotipos	DFM (días)		AR (%)		REND (t mazorca ha ⁻¹)	
	Loc 1	Loc 2	Loc 1	Loc 2	Loc 1	Loc 2
C	90 a	75 a	10 a	23 ab	10.8 ab	6.3 bc
CxD	90 a	75 a	11 a	13 ab	10.0 ab	4.4 c
CxE	87 a	71 a	0 a	12 ab	12.6 a	9.5 abc
DxC	90 a	70 a	13 a	25 a	11.5 ab	4.5 bc
D	87 a	75 a	5 a	8 ab	7.4 b	6.8 abc
DxE	87 a	66 a	1 a	12 ab	11.5 ab	11.8 a
ExC	86 a	69 a	3 a	16 ab	11.8 ab	9.7 ab
ExD	86 a	67 a	1 a	9 ab	10.8 ab	8.8 abc
E	87 a	68 a	1 a	4 b	12.3 ab	9.6 abc
\bar{X} general	88 a	70 b	5 b	14 a	10.96 b	7.96 a

DFM= Días a floración masculina; AR= Acame de raíz; REND= Rendimiento de mazorca al 15.5% de humedad. Misma letra en la columna o fila (media general) son estadísticamente iguales.

Los genotipos presentaron diferencias ($P < 0.05$ ó 0.01) en las dos localidades sólo para Rendimiento (REND); las otras dos variables resultaron relevantes de manera parcial en una u otra localidad. Dado que los progenitores C y D tienen una base genética común, y difieren grandemente de la población E por lo que no sorprende el comportamiento diferencial entre ellas, dentro y entre ambientes. De relevancia el hecho de que los genotipos resultantes de cruzar madres PE y polen E resultaron en todo caso (dos localidades) los de mayor REND; sin duda, este es un indicio de patrón heterótico aprovechable. En este sentido, cuando se desea apreciar el fenómeno de heterosis en alguna combinación híbrida, se acude a la variabilidad genética que presentan los progenitores, enfocándose principalmente en las diferencias de expresión de uno o varios caracteres (Vasal y Córdova, 1996; Latournerie *et al.*, 1998).

El comportamiento de los genotipos en las dos localidades permiten distinguir a la Loc 1 como el mejor ambiente para la reducción de su AR y mayor REND, pero como suele suceder en temas de producción, la madurez tardía favorece el rendimiento, mientras que la precocidad la abate; es relevante el hecho de que la variable DFM (floración, espiga) fue en promedio 18 d menor en Loc 2, pero los valores de acame y rendimiento son realmente pobres (Cuadro 4). La diferencia entre localidades en las variables AR y REND favorecen a la Loc 1, estadísticamente notable: 7 % menos acame de raíz y 3 t ha⁻¹ más en producción de mazorca.

La inclusión de parámetros genéticos en este trabajo fue considerada de interés en el propósito de identificar algún tipo de relación entre los valores estimados en etapa de plántula con los de planta adulta; esta relación tendría importancia en la identificación de variables en etapas juveniles, como medio certero para seleccionar genotipos con mejores atributos en sus etapas productivas.

Del conjunto de variables en las dos etapas de estudio, se seleccionaron las que se han señalado en este escrito, y que son: NH, PPS y PSR en plántula, y DFM, AR y REND en los ensayos de producción. Dado que las seis presentan significancia estadística en cuanto a

genotipos fue posible llevar a cabo la descomposición de la varianza en los parámetros ACG, ACE y ER, maternos y no-maternos (Cuadros 5 y 6).

Cuadro 5. Cuadros medios y significancia estadística, nueve genotipos, etapa de 21 d de edad.

FV	g.l.	NH (n)		PSPA (g)		PSR (g)
Rep	2	0.004		0.172	**	0.000
Gen	8	0.351	**	0.054	**	0.009
ACG	2	0.952	**	0.0003		0.009
ACE	3	0.291	**	0.034	**	0.004
REC	3	0.010		0.110	**	0.015
MAT	2	0.015		0.161	**	0.018
NMAT	1	0.000		0.008		0.008
Error	16	0.006		0.006		0.002
CV (%)		1.97		6.51		7.40
Media		3.80		1.21		0.66

ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; REC = efectos recíprocos; MAT = efectos maternos; NMAT = efectos no-maternos.

Cuadro 6. Cuadros medios y significancia estadística, nueve genotipos, etapa planta adulta.

FV	g.l.	DFM (Días)		AR (%)		REND t*ha-1	
		LOC 1	LOC 2	LOC 1	LOC 2	LOC 1	LOC 2
Rep	2	11.44 **	17.44	0.0030	0.0118	15.31 **	0.18
Gen	8	6.92 **	28.50	0.0017	0.0004 *	7.32	18.90 **
ACG	2	17.01 **	61.23 *	0.0033	0.0013 **	21.32 **	48.27 **
ACE	3	7.00 **	30.66	0.0002	0.0018	3.69	13.69 *
REC	3	0.11	4.52	0.0021	0.0052	1.63	4.52
MAT	2	0.16	5.40	0.0031	0.0070	1.84	4.85
NMAT	1	0.00	2.76	0.0001	0.0014	1.20	3.86
Error	16	1.74	16.49	0.0014	0.0011	3.03	3.24
CV (%)		1.50	5.3	3.6	3.1	15.9	22.6
Media		88	70	4.80	13.60	10.96	7.97

Los resultados del análisis dialélico permiten identificar que en etapa juvenil, los genotipos expresan el impacto de la crianza materna y ciertas variables exhiben ER significativos, situación que no está presente en plantas adultas. Los valores significativos de ACG son propios de las tres variables de planta adulta, principalmente en REND, y en NH de plántulas de 21 d; el genotipo E presentó los mejores valores significativos de efectos de ACG en las variables NH (+0.27**), DFM (-1.0 *) y REND (+0.9* Loc 1 y +1.9* en Loc 2.

Por otra parte, la ACE se destaca en estas últimas y escasamente en planta adulta; aquí destaca el REND sobresaliente de la cruz DxE en Loc 2.

Con base en la descomposición de la fuente de genotipos, se calculó la proporción de varianza atribuible a efectos genéticos (Cuadro 7). Como puede apreciarse, la componente aditiva es relevante en la variable NH y en las tres de planta adulta, las dos localidades, indicando la importancia de los efectos aditivos en estos caracteres. Los resultados en plántula son similares a los reportados por Revilla *et al.* (1999) y Antuna *et al.* (2003), quienes concluyeron la prevalencia de los efectos aditivos sobre los de dominancia en calidad de semilla y etapas iniciales del desarrollo del maíz. Discordantes a los de Cervantes *et al.* (2006) quienes reportan lo contrario. En etapa adulta, los resultados de este trabajo coinciden con los reportado por Antuna *et al.* (2003) proporción de 60 a 76 % de varianza por ER, 80 % ó más corresponde a efectos maternos, que pueden significar el efecto de los productos almacenados de genes en el citoplasma de la madre.

El desarrollo de variedades de maíz puede beneficiarse si el proceso de selección puede auxiliarse de evaluaciones de materiales en etapa juvenil. Con este enfoque se aborda la relación de caracteres de plántula y planta adulta y se comparan los efectos genéticos obtenidos del diseño de apareamiento dialélico. El Cuadro 8 presenta la expresión fenotípica promedio de los nueve genotipos bajo estudio.

Cuadro 7. Contribuciones de varianza genética, a partir de la descomposición de la suma de cuadrados de la fuente de variación genotipos en las dos etapas de evaluación.

Etapa de desarrollo	Variables	Contribuciones de Varianza (%)				
		Aditivos	Dominancia	Recíprocos	MAT	NMAT
		ACG	ACE			
Plántula (21 días de edad)	NH (n)	68	31	1	100	0
	PSR (g)	23	17	60	80	20
	PSPA (g)	1	23	76	97	3
Planta adulta	DFM 1	62	37	1	100	0
	DFM 2	54	40	6	78	22
	AR 1	69	23	8	96	4
	AR 2	71	8	21	93	7
	REND 1	73	19	8	75	25
	REND 2	64	27	9	71	29

Los efectos recíprocos sólo se presentaron en la etapa juvenil, concretamente en las variables peso seco raíz y parte aérea (PSR y PSPA). La descomposición ulterior de ER en maternos y no-maternos, sigue el método de Martínez (1983).

Como puede apreciarse, la asociación más notable se presenta en los híbridos PE x E, así como E *per se* ya que manifiestan un buen comportamiento a través de las dos etapas del estudio. En específico, las cruzas fueron E x C y E x D, aunque su promedio en las dos localidades no fueron las más rendidoras; esta situación es concordante con lo publicado por Hawkins y Cooper (1979), quienes argumentan que un buen comportamiento en plántula en el periodo heterotrófico desaparece antes de la floración masculina. Por otra parte, los genotipos

más rendidores fueron CxE y DxE (madres poliembriónicas); considerando que el rendimiento es por lo general el objetivo mayoritario del mejoramiento, puede asumirse que estos son los genotipos de mejor respuesta a través del ciclo de vida.

Cuadro 8. Valores medios de atributos de plántulas en etapa juvenil y caracteres agronómicos en planta adulta.

Gen	NH		PSPA		PSR		FM (Días)		AR (%)		REND t*ha ⁻¹	
	(n)	(g)	(g)	LOC 1	LOC 2	LOC 1	LOC 2	LOC 1	LOC 2	LOC 1	LOC 2	
C	3.56	1.23 *	0.69	90 *	75 *	11 *	23 *	10.8	6.3			
CxD	3.56	1.27 *	0.71 *	90 *	75 *	10 *	13	10.0	4.4			
CxE	4.10 *	1.10	0.62	87	71	0	12	12.6 *	9.5			*
DxC	3.50	1.16	0.57	90 *	70	13 *	25 *	11.5 *	4.5			
D	3.26	1.10	0.59	87	75 *	5	8	7.4	6.8			
DxE	4.10 *	1.10	0.64	87	66	1	12	11.5 *	11.8			*
ExC	4.03 *	1.28 *	0.74 *	86	69	3	16 *	11.8 *	9.7			*
ExD	4.13 *	1.52 *	0.72 *	86	67	1	9	10.8	8.8			*
E	4.06 *	1.15	0.65	87	68	1	4	12.3 *	9.6			*
Media	3.8	1.2	0.7	87.7	70.1	4.8	13.6	11.0	8.0			
ϵ	0.02	0.02	0.01	1.5	1.3	0.25	0.78	0.24	0.34			

* = Mayor que $\mu + 2 \epsilon$; NH= Número de hojas; PSPA= Peso seco parte aérea; PSR= Peso seco de raíz; DFM= Días a floración masculina; AR= Acame de raíz; y REND= Rendimiento al 15.5% de humedad; ϵ = Error estándar.

Para dar sustento al comportamiento diferencial de los genotipos en respuesta a las variables de plántula con los de planta adulta, se realizó un análisis de correlación entre los valores promedio de todos los genotipos y las variables de las dos etapas de desarrollo analizadas en este trabajo (Cuadro 9).

Los coeficientes de correlación entre las variables de las dos etapas de desarrollo fueron bajos pero significativos. Los valores de correlación negativos entre NH con DFM y AR, así como los positivos establecidos entre NH y REND, pudieran significar que los genotipos de mayor número de hojas en etapa juvenil se correlacionan con precocidad, menor acame de raíz y mayor rendimiento de mazorca; esta interpretación coincide con lo publicado por quienes obtuvieron correlaciones bajas pero significativas entre número de hojas de planta juvenil y días a floración femenina y rendimiento de mazorca en líneas de maíz; pero son discordantes con lo establecido por Antuna *et al.* (2003) en relación a variables de calidad fisiológica de semillas y características productivas de plantas adultas.

Cuadro 9. Coeficientes de correlación entre características de planta juvenil y agronómicas en planta adulta.

Variables	Variables agronómicas						
	FM (Días)		AR (%)		REND t*ha ⁻¹		
	LOC 1	LOC 2	LOC 1	LOC 2	LOC 1	LOC 2	
Plántula	NH (n)	-0.52 **	-0.51 **	-0.38 *	-0.25 *	0.48 *	0.65 **
	PSR (g)	-0.12	-0.31	-0.23	-0.11	0.10	0.26
	PSPA (g)	-0.25	-0.14	0.06	0.03	-0.17	0.01

*, ** = Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad; NH= Número de hojas; PSPA= Peso seco parte aérea; PSR= Peso seco de raíz; DFM= Días a floración masculina; AR= Acame de raíz; y REND= Rendimiento al 15.5% de humedad.

Conclusiones

La poliembrionía es un fenómeno aprovechable desde el punto de vista agronómico; sus características genéticas exhiben un comportamiento recesivo al cruzarse con genotipos no-PE; el fenómeno tiene relación con la expresión de radículas múltiples, lo cual pudiera ser una característica a seleccionar para incrementar su frecuencia en los genotipos PE.

Los parámetros genéticos estimados en este trabajo reflejan que los efectos genéticos aditivos son significativos en las variables de planta adulta, y en algunos de plántula como el caso de NH; los efectos recíprocos, principalmente maternos, son más identificables con variables en etapa juvenil de la planta.

La asociación significativa entre variables de plántula y planta adulta resaltan el hecho de que un número alto de hojas a los 21 d de edad pudiera ser un buen indicador para seleccionar genotipos potencialmente buenos en comportamiento agronómico y rendimiento.

Literatura Citada

- Antuna-Grijalva O., F. S. Rincón, E. Gutiérrez Del R, N. A. T. Ruiz, y L. G. Bustamante., 2003.** Componentes genéticos de caracteres agronómicos y de calidad fisiológica de semillas en líneas de maíz. *Revista Fitotecnia Mexicana*. **26**(1): 11-17.
- Castro-Gil M., 1979.** Estudio sobre herencia y valor nutritivo de semillas con doble embrión. 24-25 pp. En: Informe de Avances de Investigación, IMM, 86-87.
- Cervantes-Ortiz F., García-de los Santos. G., Carballo-Carballo. A., Bergvinson D., Crossa J., Mendoza-Elos. M., Moreno-Martínez. E., 2006.** Análisis dialélico para caracteres de vigor de semilla y de plántula en genotipos de maíz tropical. *Agricultura Técnica de México* **32**(1): 77-87.
- Chung T., Cheol Soo K., Nguyen. H. N., Meeley R. B. y Larkins B. A., 2007.** The maize *Zmsmu2* gene encodes a putative RNA-Splicing factor that affects protein synthesis and RNA processing during endosperm development. *Plant Physiology*. 144: 821-835.
- Corey L. A., Matzinger D. F., Cockerham C. C., 1976.** Maternal and reciprocal effects on seedling characters in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Genetics* **82**: 677-683.
- Dubrovsky, J., Ivanov, V., 1984.** Certain mechanisms of lateral root initiation in germinating maize roots. *Physiology and Biochemistry of Cultivated Plants*, Kiev **16**: 279±284.

- Erdelska, O., 1996.** Cleavage polyembryony *in vivo* and *in vitro*. *Acta Botanicorum Poloniae* Vol **65** (1-2) CTOP. 001123-00125.
- Espinoza, J., Vega, C., Navarro, E., Burciaga, G., 1998.** Poliembriónia en maíces de porte normal y enano. *Agronomía Mesoamericana* **9**(2):83-88.
- Espinoza, J., Musito, N., Sámano, D., González V., Musito, A., Gallegos, J., 2006.** Variantes en raíz de maíces poliembriónicos a nivel plántula. XXI Congreso Nacional y Primero Internacional de Fitogenética, del 3 al 8 de septiembre de 2006. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Espinoza., 2007.** Libro Científico Anual de Agricultura, Ganadería y Ciencia Forestal. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. Disponible en la página de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro: <http://www.uaaan.mx/>
- Griffing, B., 1956.** Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal Biology Science.* **9**, 463-493.
- Hochholdinger, F., Feix, G., 1998.** Early post-embryonic root formation is specifically affected in the maize mutant lrt1. *Plant Journal* **16**: 247±255.
- Hochholdinger, F., 2004.** Genetics of root formation in maize (*Zea mays* L.) Reveals Root-Type specific developmental programs. *Annals Botany* **93**: 359-368.
- Hochholdinger, F., 2006.** Research interest: Genetic analysis of root formation in maize (*Zea mays* L.). Available in <http://www.uni-tuebingen.de/genetics/hochh/hochh.htm>. Accessed 25 January 2007.
- Hochholdinger, F., 2009.** The maize root system: Morphology, Anatomy, and genetics. J. L. Bennetzen and S.C. Hake (eds.), Handbook of maize: Its Biology. *Springer Science.* 145-160.
- Hoecker, N., Keller, N., B., Piepho H. P., Hochholdinger, F., 2006.** Manifestation of heterosis during early maize (*Zea mays* L.) root development. *Theor. Appl. Genet.* **112**: 421-429.
- Ishikawa, H., Evans, M. L., 1995.** Specialized zones of development in roots. *Plant Physiology* **109**: 725±727.
- Lynch, J., 1995.** Root architecture and plant productivity. *Plant Physiology* **109**: 7±13.
- Márquez, S. F., 1998.** Genotécnia Vegetal. Tomo II. AGTESA. México. 563 p.
- McPhee, K., (2005).** Variation for seedling root architecture in the core collection of pea germplasm. *Crop Science* **45**:1758-1763.
- Melani, M. D. y Carena, M. J., 2005.** Alternative maize heterotic pattern for the Northern corn belt. *Crop Science* **45**: 2186-2194.
- Pilu, R., (2000).** The twin trait maize. *Maize Gen. Coop. News.* 74:51.
- Pesev, N, R Petrovic, Lj Zecevic and M Milosevic., 1976.** Study of Possibility in raising maize inbred lines with two embryos. *Theor. Appl. Gen.* 47: 197-201.
- Revilla, P., A. Butrón, R. A. Malval, and A. Ordás., 1999.** Relationships among kernel weight, early vigor, and growth in maize. *Crop Science* **39**:654-658.
- Ritchie, S. W., Hanway, J. J., 1992.** How a corn plant develops. Special report No. 48. Iowa State University Ames, IA, USA,
- Tuberosa, R., Salvi, S., 2007.** Form the QTLs genes controlling root traits in maize. *J.H.J. Spiertz, P.C. Struik and H.H. van Laar (eds.), Scale and Complexity in Plant Systems Research: Gene-Plant-Crop Relations,* 15-24.
- Sherman, B C., 1942.** A twin seedling in *Zea mays* L. Twinning in the gramineae. *New Phytol.* 41, 2:125-129.

Vasal, K. y Córdova, H., 1996. Heterosis en maíz: acelerando la tecnología de híbridos de dos progenitores para el mundo de desarrollo. In: López B. A., S. A. Rodríguez H. y G. Martínez. Memorias del curso internacional de actualización en Fitomejoramiento y agricultura sustentable. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. 32-61 pp.

Yang X. y C. Hwa. 2008. Genetic and physiological characterization of the *OsCem* mutant in rice: formation of