

**Parámetros genéticos y características de producción en genotipos de  
maíz que segregan poliembrionía**

**AGUSTÍN DOMÍNGUEZ TAMAYO**

**TESIS**

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

**MAESTRO EN CIENCIAS  
EN FITOMEJORAMIENTO**



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA  
"ANTONIO NARRO"**

**Buenavista, Saltillo, Coahuila, México.**

**Diciembre, 2013**

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO  
SUBDIRECCIÓN DE POSGRADO

Parámetros genéticos y características de producción en genotipos de maíz que segregan poliembrionía

TESIS

POR

AGUSTÍN DOMÍNGUEZ TAMAYO

Tesis elaborada bajo la supervisión del Comité Particular de Asesoría y aprobada como requisito parcial para optar el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS  
FITOMEJORAMIENTO

COMITÉ PARTICULAR

Asesor principal



---

Dr. José Espinoza Velázquez


Asesor



---

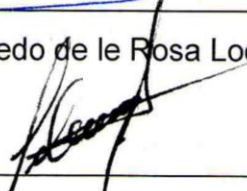
Dr. Alfonso López Benítez

Asesor



---

Dr. Alfredo de la Rosa Loera



---

Dr. Fernando Ruiz Zarate  
**Subdirector de Posgrado**

Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. Diciembre de 2013

## **AGRADECIMIENTOS**

A la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro por darme la oportunidad de formarme como profesionista.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico brindado durante mis estudios de postgrado.

Al Dr. José Espinoza Velázquez por la asesoría brindada, por su confianza, tiempo y dedicación.

Al Dr. Alfonso López Benítez y al Dr. Alfredo de la Rosa Loera por las aportaciones recibidas durante la formación y redacción de esta tesis.

A mis profesores de maestría que contribuyeron a mi formación profesional y personal.

A mis compañeros y amigos de Generación de la maestría en Fitomejoramiento, Gabriela, Diana, Pilar, José Antonio y Javier. Gracias por todo el apoyo brindado, compañerismo y por su amistad.

A mis compañeros y amigos de la maestría, Adrián, Fabián, Mary Carmen Eva, Inés, Rosendo, Antonio, Mayra, José Luis, Alondra, y Nury. Gracias por su apoyo para este trabajo.

A Eric, Daniel, Jorge, Jesús H, Alonso, y los compañeros de servicio social, gracias por su apoyo.

A los Señores Rogelio Burciaga Vera y Jesús Zavala, por su apoyo.

A la Secundaria Técnica No. 12 de Derramadero, Saltillo, Coahuila por facilitarme parte de sus instalaciones para la realización de este trabajo.

A todos aquellos que de alguno u otra forma me ayudaron, y que sin querer omití, mi más profundo agradecimiento.

## **DEDICATORIAS**

A mis padres el señor Francisco Domínguez (†) y la Señora Reynalda Tamayo, ustedes padres les dedico este logro que es de ustedes, por sus consejos, su apoyo incondicional. A usted mamá por siempre creer en mí y apoyarme en todo momento a pesar de la distancia.

A mis hermanas Monserrat y Antonia por todo el apoyo, gracias por ser hermanas y amigas, sin su ayuda esto no hubiera sido posible. Les estaré eternamente agradecido.

A mis sobrinos Aidé y Ángel por ser la alegría de la casa.

En General a la Familia García y Tamayo

Les dedico con mucho cariño este trabajo y donde quiera que esté siempre estarán conmigo.

## COMPENDIO

**Parámetros genéticos y características de producción en genotipos de  
maíz que segregan poliembrionía**

**POR**

**AGUSTÍN DOMÍNGUEZ TAMAYO**

**MAESTRO EN CIENCIAS**

**FITOMEJORAMIENTO**

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO  
BUENAVISTA, SALTILLO, COAHUILA, MÉXICO. DICIEMBRE de 2013**

**DR. JOSÉ ESPINOZA VELÁZQUEZ –ASESOR PRINCIPAL--**

**Palabras clave: *Zea mays* L., segregación de la poliembrionía, variables de plántula, ensayos de rendimiento, análisis dialélicos, heterosis.**

La poliembrionía en maíz (PEm) es una característica natural, originada por mutación, que se manifiesta de diversas maneras, la más notable es la presencia de dos, tres y hasta siete tallos, de desarrollo completo, con capacidad de producir mazorcas. En términos prácticos la condición de dos plantas, originadas a partir de una semilla, sean idénticas o no, es la versión más aprovechable en términos agronómicos.

Es relevante el hecho de que asociado a la PEm, los maíces de esta condición presentan en sus granos contenidos superiores en grasa cruda, lisina y triptófano, lo que les confiere mayor calidad nutrimental. El potencial de

producción y calidad de maíces que incluyen la poliembrionía hace deseable la incorporación del carácter PEm a variedades especializadas de maíz.

El presente trabajo de investigación explora la posible utilidad de la PEm en la generación de grupos genotípicos de valor en la eventual generación de variedades de maíz. La hipótesis y objetivos de trabajo proponen que con base en el control genético de la PEm es posible desarrollar nuevos genotipos valiosos para la producción de maíz, especialmente para la agricultura de bajos insumos.

Las metodologías aplicadas en este trabajo incluyen la derivación de grupos generacionales  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $CG_3$  y  $CG_4$  a partir de cruza iniciales entre materiales PEm x exóticos de tipo comercial.

Los grupos  $F_1$  y  $F_2$  se generaron de la manera mendeliana habitual. Los  $CG_3$  se generaron a partir de cruzamientos solamente entre plantas  $F_2$  que exhibían PEm, es decir, se practicó apareamiento preferencial positivo (AP+). Los genotipos del grupo  $CG_4$  se originaron por apareamiento planta a planta dentro de cada genotipo segregante bajo estudio, y por cruzamiento dialélico del tipo método 4 de Griffing entre cinco progenitores del grupo  $CG_3$ .

Los materiales de los cuatro grupos generacionales fueron evaluados en condición de plántula a los 17 días posteriores a la siembra, bajo condiciones de invernadero. En general, las variables de respuesta fueron: por ciento de emergencia (PG), poliembrionía (PE), anomalías (PA); número de: coleótilos (NC), mesocótilos (NM), raíces laterales seminales (NRL), raíces de corona (NRC), hojas (NH); longitud de: radícula (LR), de parte aérea-tallo (LT). Además, las variables de peso, fresco de raíz (PFR), de parte aérea-tallo (PFT), seco de raíz (PSR), y seco de parte aérea-tallo (PST).

La evaluación de la capacidad de producción en planta adulta se evaluó sólo en materiales de los grupos generacionales CG<sub>3</sub> y CG<sub>4</sub>. Los primeros (6 genotipos segregantes y 3 testigos) en dos ensayos de rendimiento durante el ciclo agrícola P/V 2012, localidades Buenavista y Derramadero, Saltillo, Coahuila, y los segundos (5 genotipos progenitores segregantes, 10 híbridos varietales, y 3 testigos) en dos ensayos de rendimiento durante el ciclo P/V 2013, en Buenavista, dos ambientes de prueba establecidos por fechas diferidas por cinco semanas (principios de mayo y finales de junio). Los cuatro ensayos fueron fertilizados con sulfato de amonio y mono fosfato amónico aplicando la fórmula 120 (N): 80(P): 00(K), a la siembra se aplicó la mitad del N y el total de P y el resto de N, al cierre de surco.

Las variables de respuesta en los ensayos fueron: días a floración masculina (FM) y femenina (FF), altura de planta (AP), altura de la mazorca superior (AM), índice de inserción de mazorca superior (IIM), mala cobertura de mazorca (MC), presencia de fusarium en planta (fP), fusarium en mazorca (fM), mazorcas podridas (MP), y rendimiento en mazorca al 14.5 % de humedad (REN).

El diseño estadístico de bloques completos al azar, tres repeticiones, fue el aplicado en todas las evaluaciones de invernadero. Cada genotipo, de cada grupo generacional, en cada repetición, fue representado por 50 semillas tomadas al azar del depósito de semillas del genotipo. Las semillas se sembraron en charolas de germinación de 200 cavidades, con dimensiones 67 x 34 x 7 cm. El sustrato suelo fue una mezcla de tierra de bosque y peat moss en proporción 2:1 v/v; no se aplicó ningún fertilizante, y los riegos fueron diarios de manera manual, con regadera.

Los ensayos de campo, en todas las localidades y en los dos ciclos agrícolas utilizaron un diseño estadístico simple, completamente al azar, dos repeticiones. En el P/V 2012, la parcela experimental fue de 3 surcos, 5 m de longitud cada

uno, tomando los datos del surco central. En P/V 2013, la parcela fue de un surco de 5 m.

Los análisis de datos incluyeron la aplicación de las técnicas del ANOVA, pruebas de rango múltiple (Tukey o LSD), regresión lineal, correlación simple, ajuste por covarianza número-de-plantas-rendimiento en los ensayos de rendimiento. La determinación de algunos parámetros genéticos se derivaron de los datos del dialélico, a los cuales se aplicó la metodología apropiada para el método 4 de Griffing (1956) y el método II de Gardner y Eberhart (1966).

Los datos y los análisis correspondientes permitieron corroborar el control genético de la PEm, así como el grado de asociación de ésta con la manifestación de estructuras múltiples en radículas y coleoptilos, observados en dos o más plántulas provenientes de una semilla.

La evaluación simultánea de los cuatro grupos generacionales,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $CG_3$  y  $CG_4$ , estos dos últimos generados bajo el esquema de reproducción AP+, permitieron validar la propuesta de que por esta vía se puede obtener grupos segregantes con frecuencias crecientes de plantas poliembriónicas. Los datos de frecuencia PEm obtenidos a través de generaciones se sometieron a un análisis de regresión simple. Los resultados de este análisis indicaron una ganancia de 7.6 % de casos por generación. La regresión lineal simple fue suficiente para explicar el incremento generacional en PEm.

Los ensayos de rendimiento observados el año 2012, en las dos localidades, mostraron diferencias estadísticas ( $p < 0.05$  o menor) entre localidades y entre genotipos. El REN en mazorca, promedio ajustado por covarianza (número de plantas – rendimiento), se ubicó entre 5 y 7 t ha<sup>-1</sup> en Buenavista, y entre 4.5 a 6 t ha<sup>-1</sup> en Derramadero.



Los parámetros genéticos estimados a partir de los análisis método 4 de Griffing y método II de Gardener y Eberhart son, en lo general, coincidentes. Los efectos de ACG y ACE resultaron significativas ( $p < 0.05$  ó  $0.01$ ) en las variables evaluadas en invernadero NRC, LT y PST, y en FF y REN en planta adulta. En la mayoría de los casos los efectos no-aditivos fueron los más importantes, lo cual condujo a calcular montos de heterosis en NRC, PST, y REN para el ambiente II de Buenavista, 2013.

La heterosis media calculada para FF y REN permitió identificar a ciertos genotipos de cruzas dialélicas como buenos indicadores para sustentar la hipótesis de que es posible utilizar la PEm como base para generar nuevas variedades de maíz.

Con el propósito de detectar alguna asociación entre variables de plántula y plantas en producción, se aplicó un análisis de correlación entre variables medidas en etapa de plántula (NRC, LT, PST) y algunas medidas en edad adulta (FF y REN). Con base en los resultados se puede establecer que PST es un buen indicador de incrementos en REN, y que la selección con base en peso de plántula puede ser de utilidad en la identificación de genotipos de alto rendimiento.

La conclusión más relevante de esta investigación establece que la metodología descrita para desarrollar análisis genético mendeliano acerca de la segregación de PEm en genotipos de tercera y/o cuarta generación, derivados de cruzas entre las fuentes de maíz poliembriónicas desarrolladas por el IMM-UAAAN y materiales exóticos, parece ser la adecuada para generar nuevos genotipos que expresen productivamente la poliembriónía recuperada.

## **ABSTRACT**

### **Genetic Parameters and Yield Performance of Maize Genotypes Segregating Polyembryony**

**BY**

**AGUSTÍN DOMÍNGUEZ TAMAYO**

**MAESTRO EN CIENCIAS**

**FITOMEJORAMIENTO**

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO**

**Buenavista, Saltillo, Coahuila, México, December 2013**

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

**Key words: *Zea mays* L., polyembryony segregation, seedling traits, yield performance, diallel analysis, heterosis.**

The maize polyembryony (PEm) is a natural trait originated by mutation, expressed in several ways, but mainly by the presence of two, three or up to seven complete stalks, fully developed to ears production per germinated seed. Practically, the two plants condition, being identical or different, is the most useful condition for agronomic utilization.

It is also relevant that PEm maize has associated a higher than normal contents of crude fat, lysine and tryptophan amino acids, conferring nutrimental quality to the grain. The yield and quality potential of polyembryonic maize

genotypes make desirable the incorporation of PEm to specialized maize varieties.

This research work explores the PEm usefulness in generating valuable genotypic groups for designing maize varieties. The proposed hypothesis and objectives stated that based on the PEm genetic control it is possible to generate new valuable genotypes to increase maize yield, focusing toward low input cultivars.

The methods applied to this research include the making of generational groups  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $CG_3$  and  $CG_4$  from a basic former crossing among polyembryonic maize materials x exotic, commercial type sources. The groups  $F_1$  and  $F_2$  were generated by common Mendelian procedures. The  $CG_3$  group was generated by positive assortative mating (+AM) among  $F_2$  polyembryonic type plants only. The  $CG_4$  groups were generated by two ways, one was done by mating plant to plant of the same PEm kind within the same segregating group, and the other was done by crossing plants between five genotypes belonging to the  $CG_3$  group, following the Griffing diallel method 4.

The four generational groups mentioned above were evaluated on seedlings under greenhouse conditions at 17 days old. The response variables were percent of emergence (PG), polyembryony (PE), abnormalities (PA), number of coleoptiles (NC), radicles (NR), mesocotyl (NM), lateral seminal roots (NRL), crown roots (NRC), leaves (NH), longitude of radicle (LR), stalk (LT), besides of the weight of fresh roots (PFR), fresh stalk (PFT), dry roots (PSR) and dry stalk (PST).

The yield performance of adult plants was evaluated only in the  $CG_3$  and  $CG_4$  generational groups. The former (6 PEm segregating genotypes and 3 checks) were evaluated in two locations (Buenavista and Derramadero, Saltillo, Coahuila) during the Spring / Summer, (S/S) 2012 season. The latest (5 PEm

segregating genotypes, 10 diallel crosses and 3 checks) were evaluated in two different environments in the same location Buenavista during S/S 2013 season, the environments were referred to sewing 5 weeks apart, initiating of middle dates of May. The four essays were equally fertilized with the formula 120 N: 80 P. 00 K, using commercial presentation of Ammonium sulfate (20.5 % N) and Mono Ammonic Phosphate (11 % N: 52 % P). Half of the N and whole P were applied during sewing, and the rest of N at furrowing time.

The response variable for assays were days to flowering, male (FM) and female (FF), heights of plants (AP), of superior ear (AM), fusarium on plant (fP), and ears (fM), ear height / plant height index (IIM), rotten ears (MP), bad covering of ears (MC) and ears yield (REN) at 14.5 % of humidity.

A complete randomized block design, three replicates, was applied to all seedling experiments carried under greenhouse conditions. The sample size for each plot was made of 50 randomly taken seeds from each genotype, each generational group, and each repetition. Seeds were sewed in polypropylene made germinating cages of 67 x 34 x 7 cm size, 200 cavities. The sewing substrate was made of forest soil + peat moss in a 2:1 v/v proportion. No fertilizer was used, and watering the seedlings was manually on daily bases.

A completely randomized design, two replicates, was applied to all field assays in all locations. For the 2012 assays, the experimental plot size was three rows of 5 m long, taken data of the central row. For the 2013 assays, the experimental plot was one row, 5 m long.

The data analysis was performed using ANOVA techniques, multi-range mean tests (Tukey or LSD), simple regression analysis, correlation analysis, co-variate adjustment (plantnumber-yield). About the genetic parameters estimates, they were derived from the diallel design analysis appropriated to the Griffing (1956) method 4 and Gardner and Eberhart method II (1966).

Results allowed the characterization and comparison of the different genotypes through the response variables in the seedling studies and the plant yield performance. The data analysis led to validate the type of genetic control of the PEm trait, and also the degree of association between this character to the multiple manifestation of radicles and coleoptiles from a single seed seedlings emerged.

The simultaneous evaluation of the four generational groups, F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, CG<sub>3</sub> and CG<sub>4</sub>, the last two generated by (AM+), allowed the validation of the proposal that in doing so one could generate segregating groups increasing the PEm frequency generation by generation. A regression analysis was applied to the average data obtained from each generation of the four groups on PEm frequency, and the results showed that PEm gains 7.6 % frequency units per generation. Lineal regression analysis was appropriate to explain the changes in PEm frequency on these four generation study.

The 2012 yield assays, both locations, showed statistical differences ( $p < 0.05$  or less) between locations and among genotypes. The average REN on ear yield basis, adjusted by covariate (plot plant numbers – yield) was from 5 to 7 t ha<sup>-1</sup> in Buenavista, and from 4.5 to 6 t ha<sup>-1</sup> in Derramadero.

The genetic parameters estimates from the two methods of analysis (Griffing and Gardner and Eberhart) are mostly the same. GCA and SCA were statistically significant ( $p < 0.05$  or 0.01) for seedling traits NRC, LT and PST and for mature plants variables FF and REN. The non-additive effects were more important than additive effects which point out the fact of heterosis in NRC, PST, and REN in the Buenavista, 2013 environment II.

The average parent heterosis for FF and REN allows the identification of outstanding genotypes from the diallel crosses as indicators of the potential of PEm as a base to design new maize specialized varieties.

In order to identify seedlings and mature plant traits association, a correlation analysis was undertaken using some seedling stage variables (NRC, LT, PST) and FF and REN on mature plants. Significant correlation among seedlings traits were detected, but also between PST and REN ( $p < 0.01$ ) which could led to state that selecting on PST at juvenile stages could be useful to identify productive genotypes.

The main conclusion derived from this research is that the methodology applied to carry out Mendelian genetic analysis for PEm segregation in genotypes from the third and fourth generations, derived from crosses among the polyembryonic sources developed by IMM-UAAAN with exotic materials, seems to be successful in the design of new genotypes that express a more productive recovered polyembryony.

## ÍNDICE DE CONTENIDO

	Página
Hoja de Firmas.....	ii
Agradecimientos.....	iii
Dedicatorias.....	iv
Compendio.....	v
Abstrac.....	x
Índice de cuadros.....	xvi
<b>I. INTRODUCCIÒN .....</b>	<b>1</b>
Objetivos.....	3
Hipótesis:.....	4
<b>II. REVISIÒN DE LITERATURA .....</b>	<b>5</b>
Impacto de la producción de maíz en México .....	6
Estudios generales sobre la poliembrionía en maíz .....	10
Calidad nutrimental del grano PEm.....	14
Desarrollo de plántulas PEm.....	16
Diseños dialélicos .....	18
Recuperación de la poliembrionía en grupos segregantes de cruzas entre fuentes exóticas y las dos poblaciones de alta frecuencia PEm.....	20
<b>III. MATERIALES Y MÈTODOS.....</b>	<b>23</b>
Material Genético.....	25
Diseño experimental .....	26
Análisis estadístico .....	28
Manejo de los experimentos .....	30
Variables de respuesta, invernadero.....	32
Variables de respuesta, ensayos de rendimiento.....	34
Parámetros Genéticos estimados en este estudio .....	36
<b>IV. RESULTADOS Y DISCUSIÒN .....</b>	<b>38</b>
1) Resultados en plántulas de maíz.....	38
2) Ensayos de rendimiento, plantas adultas de tercera y cuarta generación segregantes de PEm, y parámetros genéticos.....	58
<b>V. CONCLUSIONES.....</b>	<b>75</b>
<b>VII. LITERATURA CITADA .....</b>	<b>79</b>
<b>VIII. APÉNDICE .....</b>	<b>87</b>

## ÍNDICE DE CUADROS

	Página
Cuadro 2.1 Producción, importación y exportación de maíz en México en el periodo de 1965 a 1986 y estimados al año 2000 (Pronadri, 1987). ....	8
Cuadro 2.2 Producción, importación y exportación de maíz en México en el periodo de 1996 a 2006 (Anónimo, 2012; Inegi, 2012.) .....	8
Cuadro 3.1 Cruzas originales de maíz del tipo Exóticos x NAP o BAP, para generar F <sub>1</sub> y F <sub>2</sub> , desarrolladas en ciclos previos en esta línea de investigación.....	26
Cuadro 3.2. Genotipos de maíz segregantes con base en la poliembrionía, grupos generacionales CG3 y CG4. ....	27
Cuadro 3.3. Los cinco genotipos CG <sub>3</sub> y sus 10 cruzas dialélicas. ....	30
Cuadro 4.1 Valores promedio de la variable Germinación en plántula de los cuatro grupos generacionales de maíz, diversos genotipos y testigo, evaluados bajo condiciones de invernadero <sup>†</sup> .....	39
Cuadro 4.2 Promedio de tres repeticiones del porcentaje PEm en plántula, crecida bajo invernadero, de los cuatro grupos generacionales de maíz, diversos y testigos. ....	41
Cuadro 4.3 Valores promedio por grupo de genotipos para ocho <sup>‡</sup> variables medidas en plántula de maíz por grupo generacional, bajo condiciones de invernadero. ....	45
Cuadro 4.4 Valores promedio de las medidas de peso en los 10 genotipos de las cruzas dialélicas, del grupo CG <sub>4</sub> . ....	48
Cuadro 4.5 Concentrado de los análisis de varianza para cinco variables <sup>‡</sup> en plántula, de los cuatro grupos generacionales segregantes de poliembrionía en maíz. ....	49
Cuadro 4.6 Análisis de varianza en nueve variables medidas en plántula en los 10 genotipos resultantes de cruzas dialélicas. ....	52
Cuadro 4.7 Comparación de medias de las variables que presentaron con diferencias estadísticas en los genotipos del dialélico (Tukey $\alpha=0.05$ ). ....	52



Cuadro 4.8 Cuadrados medios y significancia para ACG y ACE en ocho variables de invernadero de los 10 genotipos derivados del dialélico, grupo CG4, en 2013. ....	54
Cuadro 4.9 Efectos de aptitud combinatoria para peso seco de parte aérea-tallo (PST), datos de Invernadero, 2013. ....	55
Cuadro 4.10. Efectos de aptitud combinatoria para número de raíces de corona (NRC), datos plántula <sup>‡</sup> , Invernadero, 2013. ....	55
Cuadro 4.11 Valores promedio de la proporción de la poliembrionía observada en los genotipos segregantes <sup>‡</sup> , de los cuatro grupos generacionales. ....	56
Cuadro 4.12 Análisis de regresión de PEm con respecto a grupos generacionales. ....	58
Cuadro 4.13 Valores promedio <sup>†</sup> de variables agronómicas <sup>‡</sup> de genotipos de los grupos generacionales CG <sub>3</sub> y CG <sub>4</sub> en los cuatro ensayos de rendimiento.....	59
Cuadro 4.14 Resumen de los ANOVA de cada uno de los ensayos de rendimiento en genotipos de maíz segregantes de la poliembrionía, ciclo P/V - 2012. ....	61
Cuadro 4.15 Prueba de medias <sup>‡</sup> entre genotipos para las variables FF y REN en los dos ensayos, ciclo P/V – 2012. ....	62
Cuadro 4.16 Resumen del análisis de varianza combinado de los ensayos de rendimiento maíz en Buenavista y Derramadero, ciclo P/V - 2012. ....	63
Cuadro 4.17 Comparación de medias de floración femenina y rendimiento a través de ambientes, ensayos de rendimiento maíz, ciclo P/V- 2012. ....	63
Cuadro 4.18 Prueba de medias para genotipos resultante del análisis de varianza combinado para los ensayos Buenavista y Derramadero, P/V - 2012. ....	64
Cuadro 4.19 Resumen de los ANOVA para los ensayos desarrollados en los Ambientes I y II, Buenavista 2013. ....	65
Cuadro 4.20 Prueba de medias <sup>‡</sup> para genotipos de los ensayos de rendimiento en Ambientes I y II, Buenavista 2013. ....	66

Cuadro 4.21 Análisis de varianza combinado para los ensayos Ambiente I y Ambiente II, Buenavista 2013. ....	67
Cuadro 4.22 Comparación de medias entre genotipos del análisis conjunto de los ensayos de rendimiento, Buenavista, 2013. ....	68
Cuadro 4.23 Cuadrados medios del análisis de cruzas dialélicas, genotipos pertenecientes al grupo CG <sub>4</sub> , Ambientes I y II Buenavista, P/V- 2012. ....	69
Cuadro 4.24 Promedios de rendimiento de cruzas (diagonal superior), efectos de ACE (S <sub>ij</sub> diagonal inferior), efectos de ACG (g <sub>i</sub> ), media de progenitores, de testigos, de cruzas de 5 genotipos segregantes de PEm. ACG y ACE calculadas utilizando el análisis del método 4 de Griffing. Datos de Ambiente II, Buenavista, 2013. ....	70
Cuadro 4.25 Cuadrados medios obtenidos del análisis dialélico de 10 genotipos y sus 5 Progenitores para cuatro variables de plántula y dos de plantas productivas. Método II de Gardner y Eberhart. Datos, Buenavista, 2013. ....	71
Cuadro 4.26 Heterosis Media para las cruzas generadas en el dialélico para variables de plántula y de planta adulta. Datos de invernadero, Ambiente I, Ambiente II, Buenavista, 2013. ....	73
Cuadro 4.27 Coeficientes de correlaciones entre variables de plántula y planta adulta y su significancia en los Ambientes I y II. ....	74
Cuadro A1. Temperaturas mínimas y máximas registradas de los meses de Febrero y Marzo .....	87
Cuadro A2. Concentrado de los análisis de varianza para cinco variables <sup>‡</sup> en plántula, de los cuatro grupos generacionales segregantes de poliembrionía en maíz. ....	89
Cuadro A3. Medias y desviación estándar de variables de planta adulta Buenavista 2012. ....	90
Cuadro A4. Medias y desviación estándar de variables de planta adulta Derramadero 2012 .....	92
Cuadro A5. Medias y desviación estándar de variables de planta adulta Ambiente I Buenavista 2013 .....	94
Cuadro A6. Medias y desviación estándar de variables de planta adulta ambiente II Buenavista 2013 .....	96

## I. INTRODUCCIÓN

La poliembrionía es una característica de gran rareza en la variación natural de la especie maíz, de tal modo que no se consigna en la catalogación de variedades criollas en uso, ni en los bancos de germoplasma relativos al maíz detentados por organismo públicos (Cimmyt, 2013) e incluso está ausente de la base de datos sobre genes de efecto fenotípico reconocidos hasta ahora (MaizeGDB, 2013).

A pesar de lo anterior, el fenómeno de poliembrionía en maíz (PEm) ha sido aludido en la literatura científica en diversas fuentes a lo largo de un poco más de 80 años (Inicialmente identificado como pseudo - poliembrionía: Kiesselbach, 1926; Randolph, 1936, luego como poliembrionía y/o condición gemelar: Morgan y Rappleye, 1951; Kermicle, 1969 y 1971; Pesev *et al.*, 1976; Rodríguez y Castro, 1978; Castro, 1979; Espinoza *et al.*, 1998; Evans, 2007; Rebolloza *et al.*, 2011; González *et al.*, 2011; Espinoza *et al.*, 2012). Aunque el tema PEm no se menciona en la amplia revisión que sobre poliembrionía de especies angiospermas se publicó en Webber (1940).

La PEm sería una variante más de la amplia colección de genes mutantes con efecto fenotípico, de no ser por sus capacidades de desarrollarse en dos o más plantas adultas, germinadas de manera simultánea, fructificantes, mostrando una eficiente competencia en campo entre plantas hermanas múltiples y otras plantas vecinas. Además, conviene señalar que la PEm está asociada a ciertos elementos de la calidad nutrimental, concretamente a niveles superiores al determinado en el maíz común, en cuanto a los contenidos de grasa cruda y los aminoácidos lisina y triptófano en grano (Pesev *et al.*, 1976; Valdéz *et al.*, 2004; Valdéz, 2005; 2011; González *et al.*, 2011; Pérez, 2012).

Los grupos de alta frecuencia PEm que han desarrollado investigadores del Instituto Mexicano del Maíz “Dr. Mario E. Castro Gil” de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (en lo sucesivo: IMM-UAAAN) tienen su origen en una población de amplia base genética denominada en su tiempo como “selección súper enana” (SSE), cuya singularidad fue la inclusión del mutante braquítico dos ( $br2\ br2$ ) como fuente de enanismo. La población en cuestión fue integrada por muestras amplias de porte bajo de las poblaciones Selección Puebla 1 y Tuxpeño, además de la inclusión de un grupo de maíces amarillos con la característica “tallo cuadrado”, de procedencia argentina. De la recombinación genética de estos grupos se derivaron 500 familias, que integraron compuestos balanceados, los cuales se manejaron por esquemas de selección recurrente de medios hermanos (Castro, 1973).

Los genotipos PEm desarrollados (de 1976 a la fecha, 2013) en el IMM-UAAAN están representados en dos poblaciones, una de porte normal y otra enana, con frecuencias promedio actuales del mutante en ambas de 55 a 65 %. Se cuenta también con dos poblaciones derivadas de cada una de las primeras por selección reversa (de 1996 a la fecha, 2013) de baja frecuencia PEm (< 1.5 %) que sirven como controles de las poblaciones putativas (Espinoza *et al.*, 1998; Espinoza *et al.*, 2008).

A las cualidades positivas y aprovechables de las poblaciones de alta frecuencia PEm, debe señalarse la prevalencia de algunas características agronómicas desventajosas como son bajos niveles de germinación (de 70 a 85 %) y proporciones considerables de acame, principalmente de raíz (10 a 18 %). La capacidad productiva de las poblaciones PEm es variable, pero de valores comparables y superiores (3 a 6 t ha<sup>-1</sup> de grano al 14.5 % de humedad) a variedades criollas que se desarrollan en el área de influencia de la UAAAN (Espinoza V, J, 2013, comunicación personal).

La necesaria y estratégica participación de la investigación agrícola para generar opciones varietales propias a la agricultura maicera del país, competitiva en la eficiencia productiva y con mayor calidad nutrimental, justifica la búsqueda de esquemas idóneos y aplicables, fácilmente transferibles a los agricultores en general, pero a los agricultores comuneros y de bajos insumos en lo particular.

El desarrollo de este trabajo de investigación se basa en la caracterización a nivel de plántula y evaluación productiva de plantas adultas de genotipos generados a partir de la combinación de germoplasma exótico, comercialmente productivo, en cruzamiento con las poblaciones PEm, normal y enana. Dada la condición genética de dos loci en condición recesiva duplicada de la poliembrionía, producto de la interacción epistática del tipo 15:1 en  $F_2$  (Espinoza *et al.*, 2008; Rebolloza *et al.*, 2011), se explora la posibilidad de recuperar la PEm en frecuencias básica de segregantes  $F_2$ , e incrementarla notablemente en los grupos generacionales  $G_3$  y  $G_4$  a través del apareamiento preferencial positivo.

## **Objetivos**

1. Avanzar genotipos  $F_2$ , a generaciones tres y cuatro, utilizando apareamiento preferencial positivo.
2. Generar 10 cruzamientos dialélicos utilizando cinco progenitores de nivel generación tres.
3. Evaluar a través de variables de plántula a los diferentes grupos generacionales  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $CG_3$ ,  $CG_4$  y los cruzamientos dialélicos.
4. Llevar a cabo ensayos de comportamiento productivo con los genotipos nivel generación tres y los cruzamientos dialélicos.

5. Calcular la aptitud combinatoria (ACG y ACE) en características de plántulas y agronómicas a nivel de producción de grano.

**Hipótesis:**

La hibridación entre germoplasma exótico y poliembriónico genera grupos genotípicos identificables, agronómicamente productivos, y permite recuperar en proporciones mayores de poliembriónía a la esperada en  $F_2$  en la tercera y/o cuarta generación.

## II. REVISIÓN DE LITERATURA

La poliembrionía en maíz (PEm) es un fenómeno conocido a lo largo de varias décadas en la investigación científica pero escasamente utilizado en aplicaciones agronómicas (Kiesselbach, 1926; Randolph, 1936; Morgan y Rappleye, 1951; Kermicle, 1969; Pesev *et al.*, 1976; Castro, 1979; Hallauer y Miranda, 1988; Espinoza *et al.*, 1998; Evans, 2007; Espinoza *et al.*, 2008; Rebolloza *et al.*, 2011; González, *et al.*, 2011; Espinoza *et al.*, 2012).

La condición mutante PEm, a diferencia del hijamiento (vástagos que brotan de la base del tallo a los 15 - 25 días posteriores de la emergencia, con una inserción lateral angular de 30 a 45° al tallo principal, y rara vez fructíferas) que es típico del maíz, tiene la capacidad de manifestarse al germinar de manera simultánea en forma de dos y hasta siete plúmulas observadas por grano (cariopsis), acompañándose de una, dos o tres radículas presentes en el sistema radical seminal (la primera es la forma mayoritaria). Las plúmulas múltiples se desarrollan en plantas adultas fructíferas en el 90 a 95 % de los casos, compitiendo una al lado de otras, favoreciendo incrementos en densidad de población con un menor número de semillas, y presentando un mayor potencial de producción de materia seca por semilla sembrada (Espinoza *et al.*, 2005).

Asociado a la condición de plantas múltiples por semilla, los granos de mazorcas PEm presentan niveles mayores a 4.5 % de grasa cruda, así como 20 a 40 % más de los aminoácidos lisina y triptófano que el maíz común. Estas cualidades mejoran la calidad nutricional, por lo que hacen elegible al fenómeno PEm para su inclusión en nuevas variedades especializadas de maíz.

La literatura científica en el tema se aborda aquí en seis secciones, como sigue.

### **Impacto de la producción de maíz en México**

La agricultura en México tiene al maíz como uno de los cultivos más extendidos al que se dedican en lo general de 7 a 8 millones de hectáreas, es decir, aproximadamente el 35% de la superficie total agrícola del país.

En nuestro país la agricultura de maíz se practica en varios sistemas de producción, que en términos generales pueden señalarse como: siembras de temporal, y las llevadas a cabo bajo condiciones de riego y altos insumos. Los dos segmentos presentan diversas variantes en función de las regiones agroecológicas y a la tipificación de los productores. Del total de los productores de maíz, aproximadamente 90% tienen parcelas menores de cinco hectáreas y más del 80% de ellos utiliza semilla propia, adaptada a una enorme diversidad de situaciones agroclimáticas (SAGARPA, 2007).

En el contexto anterior, el desarrollo del cultivo presenta una serie de limitantes que obligan a importar millones de toneladas, principalmente de maíz amarillo. Las causas de las deficiencias en producción de maíz son varias, y por lo tanto la gama de soluciones es compleja. Indudablemente que una de esas causas es la tecnología agrícola aplicada y que abarca desde semillas mejoradas, nutrición adecuada e inocua, aplicación óptima de riegos, manejo y conservación del suelo, procedimientos de cosecha, almacenamiento y transporte, además de las condiciones coyunturales del mercado internacional de granos, especialmente de las llamadas “commodities” (materias primas).

Es ilustrativo recapitular lo que desde los programas gubernamentales se informaba y proyectaba en relación al fomento para la producción nacional de maíz (Pronadri, gobierno de México, 1987). Como se puede apreciar (Cuadro 2.1), en los años Sesenta del Siglo XX, México era exportador de maíz y las



importaciones eran simbólicas. La condición contraria o reversa se inició en 1974, prácticamente anulando las exportaciones, e importando cerca del 29 % del volumen de la producción nacional de maíz. Desde entonces, el crecimiento de las importaciones sigue; en ese tiempo, la proyección para la importación de maíz en el año 2000 se situó en 6.6 millones de t, lo cual representaba un poco más de 39 % de la producción nacional proyectada.

Información validada por la SAGARPA (Cuadro 2.2), indica que las proyecciones de Pronadri (1987) fueron, por lo general, atinadas. Sin embargo, al considerar de manera conjunta a tres fuentes de información (Pronadri, 1987; Anónimo, 2011; Inegi, 2012), se puede hacer algunos señalamientos: teniendo como base los datos de 1986 cuando la producción total nacional de maíz fue de 12.4 millones de t y se importaron 3.8 millones, 10 años después, los volúmenes de producción e importación crecieron en 44% y 51 % respectivamente. El incremento en estos dos rubros reflejó la disparidad en la capacidad del país para subir la producción y bajar la importación. 20 años después de 1986, la situación se mantiene, ya que en el periodo la producción nacional creció cerca de 76 % mientras que las importaciones alcanzaron un crecimiento cercano a 97 %. Es de tomarse muy en serio que las condiciones para 2011 no fueron mejores.

Cuadro 2.1 Producción, importación y exportación de maíz en México en el periodo de 1965 a 1986 y estimados al año 2000 (Pronadri, 1987).

Ciclo agrícola	Inventario (miles de t)	Producción (miles de t)	Importación (miles de t)	Exportación (miles de t)
1965	725	8 936	0	1668
1968	313	9 062	0	863
1971	785	9 786	0	448
1974	684	7 853	2 275	0
1977	638	9 965	1 702	0
1980	732	12 537	3 046	0
1983	1 255	13 319	2 458	0
1986	1 589	12 481	3 854	0
1989 <sup>†</sup>	1 589	13 271	4 355	0
1992	1 589	14 109	4 890	0
1995	1 589	15 000	5 484	0
1998	1 589	15 944	6 137	0
2000	1 589	16 606	6 619	0

<sup>†</sup> A partir de 1989 los datos son proyectados.

Cuadro 2.2 Producción, importación y exportación de maíz en México en el periodo de 1996 a 2006 (Anónimo, 2012; Inegi, 2012.)

Año	Producción (Miles de T)	Importación (Miles de T)	Exportación (Miles de T)
1996	18 026	5 844	78
1997	17 656	2 500	132
1998	18 456	5 219	231
1999	17 708	5 499	18
2000	17 539	5 326	6
2001	20 134	6 170	11
2002	19 299	5 493	162
2003	20 703	5 760	7
2004	21 689	5 478	7
2005	19 341	5 725	53
2006	21 962	7 585	184
2007	23 513	8 000	300
2008	24 410	9 100	100
2009	20 143	7 300	300
2010	23 302	7 800	600
2011	17 635	nd	nd

Es del conocimiento general que la producción de maíz mayoritariamente (entre el 78 y 85 % de la superficie dedicada al cultivo) se lleva a cabo bajo condiciones de temporal, con rendimientos promedio inferiores a  $2 \text{ t ha}^{-1}$ , mientras que la generada en superficies bajo riego es la minoritaria (1.2 millones de ha, aproximadamente) con rendimientos promedio de 6 a  $8 \text{ t ha}^{-1}$ . La producción de estos dos grandes sectores de la producción maicera ha generado un volumen conjunto de 20 a 24 millones de t en el decenio de 2001 a 2012, con altibajos debido principalmente a efectos climáticos inesperados, relativos a periodos prolongados de sequía y heladas aniquiladoras en varias de las regiones productoras de maíz, en periodos extraordinarios durante los ciclos de producción agrícola.

Como ejemplo de estas variaciones en la producción nacional en los últimos cinco años, se ilustran con los datos siguientes: la superficie cosechada en 2007 y 2008 es muy similar, del orden de 7.2 millones de ha, pero en 2009 se presentó una caída a 6.2 millones de ha, luego se tuvo un repunte en 2010 a 7.1 millones de ha, y en 2011 una reducción, la más drástica del quinquenio analizado, a 6.0 millones de ha (FIRA, 2012). El impacto de estas reducciones significó fluctuaciones notables en el volumen total de la producción nacional.

Por otra parte, las importaciones de maíz en México, en 2011 fueron de 9.6 millones de t de maíz amarillo con un precio de 290.3 dólares por tonelada, alcanzando niveles records en la importación de este grano, mientras que las exportaciones ascendieron a sólo 0.4045 millones de t, principalmente de maíz blanco, ya que es de este tipo grano la producción mayoritaria en México (FIRA, 2012; SIAP, 2011).

De acuerdo a la información citada en esta sección, la producción nacional de maíz blanco es, en lo general, suficiente para cubrir la demanda, aunque fallo en el mantenimiento estratégico de inventarios. Por otra parte, la mayor proporción del déficit radica en la producción de maíz amarillo, utilizable en los

procesos industriales del grano para la producción de alimentos balanceados para ganado, alimentos de caja para el desayuno, botanas, etc. por lo que se requiere importar en volúmenes que significan del 30 al 35 % del total del maíz que se consume en México.

En este contexto, es razonable considerar la existencia de nichos de oportunidad para aportar a la agricultura maicera regional y nacional la oferta de nuevas variedades de maíz, con más aptitudes para la producción que incluya capacidad para altos rendimientos, calidad nutrimental e inocuidad para la producción, conservación y utilización del cereal, en una perspectiva orientada a la seguridad alimentaria del país.

### **Estudios generales sobre la poliembrionía en maíz**

En el conjunto general de plantas superiores, y en especial entre las plantas cultivadas, algunas presentan el fenómeno natural de poliembrionía (PE), como lo reporta Webber (1940) para un buen número de especies angiospermas y gimnospermas, describiendo los tipos y probable origen de la PE.

La información técnica científica reconocida en cuanto a poliembrionía en maíz (PEm) con antelación y a posteriori del ensayo de Webber (1940) se resalta en las publicaciones de Kiesselbach (1926) y Randolph (1936); el primero describe al fenómeno como falsa poliembrionía, mientras que el segundo, un estudioso de la anatomía y morfología del maíz, ubica el carácter como espontáneo y poliembrional. El fenómeno PEm también ha podido ser inducido, como lo señalan Morgan y Rappleye (1951) quienes informaron de plantas múltiples por semilla, que provienen de cruzamientos de líneas puras con polen expuesto a diferentes unidades de radiación X (600r, 2600r y 3700r); las frecuencias de poliembrionía por dosis de radiación fueron de 1.65, 12.76 y 18.18 % respectivamente, mientras que el testigo no irradiado presentó una frecuencia marginal de 0.12%.

Uno de los pocos casos publicados sobre la utilización agronómica de la PEm se encuentra en Pesev *et al.* (1976) quienes utilizaron una población de maíz que exhibía la característica de manera natural, con una frecuencia de 3.1%. A partir de ella, derivaron un conjunto de 12 líneas endogámicas, las cuales presentaron una variada frecuencia de PEm en el rango de 2.1% a 25.3%. Un hallazgo importante por estos autores fue que asociado a la poliembrionía, las líneas presentaron un mayor contenido de lisina y grasa cruda en comparación al maíz común.

Una versión mutante que causa poliembrionía en maíz es la descrita por Kermicle (1969; 1971) y se refiere al gen *ig* (indeterminate gametophyte) el cual altera el desarrollo del gametofito femenino. Algunos de los cambios o efectos que causa el gen *ig* son: alta esterilidad masculina en plantas homocigóticas *ig ig*; semillas abortivas o plantas altamente anormales en el 50 % de los casos en plantas homocigotas recesivos, y 25 % en las heterocigóticos; cerca del 6 % de las semillas con endospermo normal que reciben el gen *ig* de plantas homocigóticas recesivas o heterocigóticas son poliembriónicas, y cuando plantas *ig ig* son cruzadas como hembras, cerca del 3 % de la progenie son monoploides. La condición monoploide de origen materno-paterno, se presenta en la proporción 1:2, lo que evidencia el mal funcionamiento en el desarrollo del gametofito femenino.

Uno de los reportes en relación a la determinación de la naturaleza (control genético) de la PEm, es el publicado por Pollacsek (1984), quien llegó a la conclusión de que plantas con dos tallos, observadas con una frecuencia natural de 4.5 % , en la línea endogámica F1254 derivada en el instituto de investigación agrícola francés (INRA) no presentaban una verdadera poliembrionía sino una fasciación temprana, ya que al utilizar un marcador (gen recesivo “sin lígula”, del término en inglés *liguleless*) en condición heterocigótica, las plantas autofecundadas segregaban sólo los tipos plantas normales y de dos tallos (mutante) y no una combinación de los dos en una

planta doble. En la expresión del carácter “planta dos tallos” se observó penetrancia incompleta de bajo nivel. La duplicación de tallo también afecta al mesocotilo, coleoptilo y la raíz primaria seminal (radícula). Otro reporte sobre la herencia de la PEm es el de Pílu (2000), que menciona que la condición de plantas gemelas en maíz está controlada por un gen recesivo.

En un estudio sobre desarrollo embrionario utilizando mazorcas muy jóvenes, en varias etapas del proceso de formación de grano (jilotes pre y post polinizados) provenientes de la población BAP del IMM-UAAAN, Pérez Belmont (2009) llegó a la conclusión de que en el proceso de formación de las semillas se observó un solo embrión con plúmulas múltiples que comparten al coleoptilo, poseen un solo escutelo y una o varias radículas. Las evidencias observadas en el estudio le permitieron señalar que, cita textual: “los fenotipos mutantes de BAP podrían ser el producto de mutaciones que no afectan el número de embriones, pero si el desarrollo de plúmula y raíz. O bien como el fenómeno de poliembrionía segmentada (cleavaje) que afecta la división de células proembrionarias haciéndolas formar varios ejes embrionarios adheridos por ciertas estructuras”. Sin embargo, en estudios fenotípicos a nivel de plántula con miles de progenies de la población BAP se ha podido documentar la emergencia, a partir de una semilla, de dos y tres plántulas independientes en sus estructuras (coleoptilo, mesocotilo, radícula) que comparten sólo el escutelo. Material que no incluyó el estudio de Pérez Belmont (José Espinoza Velázquez, datos sin publicar).

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, estado de Coahuila.

La primera mención sobre el tema la hace Castro (1973) quien reportó que en la integración de la población base (Población 301-SSE de la UAAAN) para derivar líneas que se convertirían posteriormente en los progenitores del híbridos súper enanos, e. g. AN-360 (denominado popularmente como “Pancho Villa”), intervino un material muestra de una población argentina de maíz cristalino, amarillo, enano y con la peculiaridad de ser “tallo cuadrado” que significa que la planta de maíz es, de hecho, la expresión de dos plantas íntimamente unidas palmo a palmo.

En estados avanzados de recombinación de la 301-SSE se detectó la presencia del carácter “plantas gemelas” en una frecuencia de 1 a 2 % (Rodríguez y Castro, 1978; Castro, 1979). Utilizando a este tipo de plantas dobles y manejándolas reproductivamente por separado de las plantas normales, se dio inicio a la integración de la población de maíz con el carácter “doble embrión” o gemelas. Procesos de selección recurrente se aplicaron hacia una mayor frecuencia de la PEm. Un resumen sobre los trabajos desarrollados en este tema durante los primeros 24 años (1973 – 1996) se publicó en Espinoza *et al.* (1998).

La investigación en este tema durante el periodo señalado arrojó cuatro datos relevantes: 1) el carácter respondió a la selección, por lo tanto tiene una base genética, 2) la población derivada del proceso selectivo tiene cualidades agronómicas positivas y factibles de mejorar, 3) la experimentación practicada pudo demostrar la independencia del carácter con respecto al ambiente, y 4) el control genético de la condición “plantas gemelas” se determinó entonces como de naturaleza cuantitativa, con una heredabilidad de 65 %, calculada a través de la regresión progenie-progenitor medio (Castro, 1979).

El postulado de herencia cuantitativa para PEm, previamente reportado por investigadores del IMM-UAAAN, mereció una revisión una vez que la frecuencia del fenómeno alcanzó valores tope (plateau) de 55 a 65 % como resultado de

los diversos ciclos de selección en el periodo de 1997 a 2006. A partir del siguiente año y hasta 2010, se desarrolló una batería experimental que incluyó la combinación de germoplasma de las dos poblaciones de alta frecuencia poliembriónica (denominadas internamente como BAP, enana, y NAP, porte normal) en cruzamientos con materiales exóticos, completamente ajenos a los materiales poliembriónicos. Las progenies fueron evaluadas a través de un análisis genético mendeliano para pruebas de segregación de genes mayores. Los resultados de estas investigaciones permitieron establecer nuevos niveles de conocimiento sobre esta PEm, como sigue: a) la poliembriónía bajo estudio es un fenómeno de herencia mendeliana y recesiva, b) el control genético está dado por dos loci en interacción epistática del tipo recesividad duplicada, la cual genera una proporción en F<sub>2</sub> de 15 plantas normales: 1 planta poliembriónica, y c) la manifestación de esta PEm se acompaña del fenómeno de penetrancia incompleta, en función de la procedencia del germoplasma exótico (Espinoza *et al.*, 2008; Rebolloza *et al.*, 2011).

Asociados al fenómeno de PEm están la manifestación de cambios en el número de las estructuras anatómicas del proceso de germinación y emergencia de plántulas, como son coleoptilos, mesocotilos y radículas, que pueden aparecer en número variable de dos a tres en los casos de semillas que germinan haciendo emerger de manera simultánea dos o más plúmulas, futuros tallos fructíferos (Espinoza *et al.*, 2012).

### **Calidad nutrimental del grano PEm**

En México, el maíz se utiliza mayormente como alimento, tanto para humanos como para animales, a más de otras aplicaciones industriales. Estas características de uso variado y dinámico pueden llegar a demandar la necesidad de generar variedades especializadas de maíz de acuerdo a tal o cual aplicación o uso. En esto, es ampliamente conocido la aplicación especializada de maíz palomero, pozalero, harinoso, dulce, coloreado para pigmentos, pero también altos en calidad proteica (QPMs), altos en grasa cruda



(HOCs), altos en fructuosa, variedades para forraje, para extracción de etanol, etc.

Es del conocimiento general que el maíz como alimento es, principalmente, una fuente rica en hidratos de carbono, y por lo tanto una fuente energética, y baja en cantidad de proteína cruda (< 11.0%) y más pobre aún en calidad proteica. Esta fue la razón de buscar por decenios la creación de variedades ricas en lisina y triptófano, estrategia que contribuyó a generar en los últimos 25 años a los maíces QPM (Quality protein maize), aunque de muy poco uso en México. Sin embargo, las variedades, mayormente utilizadas, de grano amarillo o blanco, en la actualidad y desde hace unos 30 años, presentan en lo general la siguiente composición nutrimental: cerca de 4% de aceite (grasa cruda), de 8.3 a 11.3% de proteína cruda, de 69.1 a 86.0% de almidón, los lípidos de 4.0 a 7.0% y cenizas entre 1.1 y 1.7 % (Paliwal *et al.*, 2001; Méndez *et al.*, 2005).

La calidad nutrimental del grano de maíz, observada a través de cantidades mayores de grasa cruda, así como de los aminoácidos lisina y triptófano, ha sido reportada en algunos casos como asociada a la poliembrionía. Pesev *et al.* (1976) compararon la calidad nutrimental entre semillas de doble embrión y de grano normal provenientes de la misma línea seleccionada para mayor poliembrionía. Las semillas que contienen poliembrionía mostraron mayor porcentaje de proteína cruda, determinada en un incremento de 4 a 6%, y contenidos mayores de lisina (de 21.3 a 34%) por cada 100g de proteína. El porcentaje de incremento en el contenido de aceite fue de 3.5 a 13.6%, es decir de 4.97 a 5.65g por 100g de materia seca.

En el mismo tema de la calidad nutrimental del grano de maíz, las dos poblaciones poliembriónicas, BAP (Braquítica de Alta Poliembriónica) y NAP (Normal de Alta Poliembriónica), desarrolladas en el IMM-UAAAN se consideran como materiales con potencial para rendimientos altos, además de la asociación de la PEm con características de calidad nutrimental en grano, ya

que, en lo general, contienen de 30 a 50% más de grasa cruda, de 15 a 20%, más de ácido graso oleico, y 20 a 50% más de lisina y triptófano que el maíz común (con datos de: Valdez *et al.*, 2004; Valdez, 2005; González *et al.*, 2011; Pérez, 2012).

En resumen, la poliembrionía (PEm) estudiada y en uso por los investigadores del IMM-UAAAN es un fenómeno genéticamente controlado, de fácil mantenimiento y utilización en cruzamientos, asociada a características de calidad nutrimental del grano, así como a modificaciones de las estructuras anatómicas y morfológicas de la planta, desde la misma plántula emergente como la planta adulta en producción. Por lo tanto, presenta un potencial agronómico-productivo aprovechable en el diseño de nuevas variedades especializadas de maíz. (Castro, 1979; Espinoza *et al.*, 1998; Valdez, 2005; Espinoza *et al.*, 2005; Espinoza *et al.*, 2008; Rebolloza *et al.*, 2011; González *et al.*, 2011; Pérez, 2012).

### **Desarrollo de plántulas PEm**

La descripción general de cómo crece una planta de maíz, iniciándose con el proceso de germinación y emergencia de plántulas, está bien descrito en Ritchie *et al.* (1992). En condiciones adecuadas de temperatura y humedad, la semilla absorbe el agua y comienza su crecimiento. La radícula es la primera estructura anatómica en aparecer e inicia su alargamiento desde el núcleo hinchado de la semilla, seguido por el coleoptilo, luego la plúmula y de tres a cuatro raíces seminales o laterales. La emergencia, señalada por Ritchie *et al.* (1992) como etapa VE, finalmente se logra por el alargamiento rápido del mesocotilo que empuja al coleoptilo hacia la superficie del suelo. Cuando se tienen las condiciones adecuadas, la emergencia de la plántula ocurrirá en un inter de 4 a 5 d después de la siembra.

La radícula y las raíces laterales del sistema radical seminal (SRS) inician su crecimiento directamente de la semilla al ocurrir la germinación. La contribución más importante del SRS son el anclaje de la plántula y la absorción de agua y minerales para las primeras semanas post-germinación. Las raíces seminales reducen el crecimiento poco después que el coleoptilo emerge a la superficie del suelo y antes de que las raíces nodulares lleguen a convertirse en el sistema radical permanente de la planta joven (Nielsen, 2001). Una planta joven de maíz depende de las reservas de energía de la semilla, hasta que las raíces nodulares o de corona se establezcan.

Ahora bien, el manejo de las familias constitutivas de las dos poblaciones PEm, BAP y NAP del IMM-UAAAN, y los genotipos derivados de ellas incluye, desde el inicio, una evaluación generación por generación en estado de plántula, bajo condiciones de invernadero, calificándoles y seleccionándolas en su capacidad de germinación-emergencia (PG), alta frecuencia del carácter poliembrionía (PEm), y baja frecuencia de anomalías (PA).

Una vez que las 150 a 250 familias de medios hermanos de cada población se cosechan y seleccionan en campo, son cuidadosamente envasadas, etiquetadas y protegidas contra plagas de almacén, para su conservación. En fechas de marzo y abril del año siguiente, muestras de 30 a 50 semillas de cada familia por cada población se establecen en charolas de germinación de 200 cavidades para ser observadas y calificadas por sus capacidades en las características PG, PEm y PA. Aplicando una presión de selección de 20 a 25 % se identifican a las mejores familias para las tres características señaladas arriba. Éstas serán las familias que formen el grupo de progenitores para la siguiente generación progenie (Rodríguez y Castro, 1978; Espinoza *et al.*, 1998; Espinoza *et al.*, 2003).

A partir de establecimientos de campo de las dos poblaciones ha sido posible manipular la reproducción para generar familias de muy alta frecuencia

PEm, líneas endogámicas a nivel de  $S_3$ , y/o cruzar a BAP o NAP con diversas fuentes de material exótico de diversa índole. Progenies de los cruzamientos han sido manipuladas reproductivamente a través de apareamiento preferencial positivo (AP+) con varios objetivos: a) obtener más resultados experimentales sobre la herencia de PEm y la penetrancia incompleta asociada, b) estudiar el desarrollo de plántulas y sus sistema radical seminal, c) observar y determinar el monto de la frecuencia de PEm a través de genotipos segregantes, y d) precisar el método de recuperación de la poliembrionía en genotipos segregantes (Díaz, 2013; Velázquez, 2013).

### **Diseños dialélicos**

Los cruzamientos dialélicos son los sistemas de apareamiento más utilizados para hacer más eficientes los procesos de Fitomejoramiento. En un dialélico se realizan todos los posibles cruzamientos entre varios genotipos (Hayman, 1954; Kempthorne, 1956; Kang, 1994) ya que éstos permiten el conocimiento de las propiedades genéticas intrínsecas del material en estudio, el control genético de caracteres cuantitativos de éste, y permiten identificar progenitores y cruzamientos superiores (Sprague y Tatum, 1942; Viana *et al.*, 1999).

Se han propuesto diferentes métodos para el análisis de diseños dialélicos (Jinks y Hayman, 1953; Hayman, 1954; Dickinson y Jinks, 1956; Griffing, 1956; Kempthorne, 1956; Gardner y Eberhart, 1966). En la propuesta de Griffing (1956) se distinguen cuatro métodos experimentales diferentes de cruces dialélicos, mismos que varían dependiendo de la inclusión o no de las autofecundaciones y los cruces recíprocos de las primeras generaciones filiales ( $F_1$ 's) durante la evaluación; además, se plantea la existencia de dos modelos, el modelo de efectos fijos (modelo I) y el modelo de efectos aleatorios (modelo II).

Los términos de aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE) fueron originalmente definidos por Sprague y Tatum (1942). La ACG se considera asociada a la acción génica de tipo aditivo y la ACE a la de tipo no aditivo, dominancia y sobre-dominancia (Griffing, 1956; Falconer y Mackay, 1996).

La utilización de los métodos dialélicos está generalizado en la valoración de la aptitud combinatoria de una serie de genotipos de maíz, de naturaleza diversa, sean líneas endogámicas, variedades, poblaciones, etc. y está presente en una gran cantidad de estudios y publicaciones. Sin embargo, con propósitos de brevedad, en este trabajo se revisa principalmente a los autores Cervantes *et al.* (2006), Espitia *et al.* (2006), Glover *et al.* (2005) y Napolini Filho *et al.* (1981). Los primeros, reportan resultados de características de semilla y plántula de maíz tropical derivadas de un grupo de líneas endogámicas del CIMMYT, estudiándolas a través del método 1 de Griffing (1956), los resultados más relevantes indicaron que los efectos de ACG, ACE y maternos fueron significativos ( $p < 0.01$ ) para caracteres de semilla y vigor de plántula, y que los de éstas, presentaron una heredabilidad más alta, favoreciendo la práctica de selección en esta etapa.

El trabajo de Espitia *et al.* (2006) es de interés en esta investigación por el manejo experimental que desarrollaron para la determinación de heterosis, efectos ACG y de ACE, aplicando y comparando los métodos dialélicos II de Gardner y Eberhart (1966), y el de Hallauer y Miranda (1988), el cual es una combinación de varios métodos, entre ellos el método 4 de Griffing (1956), muy utilizado en maíz. Ellos trabajaron con cinco variedades de calabaza y cinco líneas  $S_1$  derivadas de las primeras. Los autores concluyeron que en los dos métodos aplicados a líneas, la acción génica aditiva y no-aditiva controla la expresión del rendimiento de fruto, mientras que en el dialélico de variedades, el control de rendimiento se adjudica a los efectos aditivos. También detectaron las mejores variedades para explotar los efectos aditivos por selección

recurrente, y la mejor cruza híbrida para explotar los dos efectos a través de Selección Reciproca Recurrente.

Glover *et al.* (2005) aplicaron los métodos 2 y 4, modelo fijo, de Griffing (1956) para evaluar la heterosis, ACG y ACE en rendimiento y otras variables agronómicas de 10 poblaciones de maíz que combinan germoplasma de China y USA. Los efectos de aptitud combinatoria fueron calculados por la metodología 4, ya que los efectos padres-cruzas resultó estadísticamente significativa ( $p < 0.01$ ). El estudio presentó evidencias (alta ACG para rendimiento, así como alta ACE con determinada cruza) para señalar a una de las poblaciones con potencial para utilizarle en planes futuros de mejoramiento para rendimiento.

El reporte de Naspolini Filho *et al.* (1981) es uno más de los trabajos desarrollados con fines de evaluar las capacidades de nuevas poblaciones en determinada región, así como a sus cruzas  $F_1$ . El dialélico aplicado fue el método 2 de Griffing (1956). El tratamiento del tema por los autores ilustra de manera pertinente el uso de los efectos de la aptitud combinatoria para calificar el desempeño de genotipos, de acuerdo a tal o cual variable, como lo es el rendimiento de mazorca o grano.

### **Recuperación de la poliembrionía en grupos segregantes de cruzas entre fuentes exóticas y las dos poblaciones de alta frecuencia PEm**

Una vez esclarecida la herencia del fenómeno PEm en las dos poblaciones BAP y NAP del IMM-UAAAN (Rebolloza *et al.*, 2011) y confirmada la capacidad de éstas para presentar calidad nutrimental del grano de manera asociada a la PEm (Valdez, 2005; González *et al.*, 2011; Pérez, 2012) se proyectó la forma más efectiva de la utilización y aprovechamiento de la PEm en la constitución de nuevos genotipos, que fueran más aptos para la producción que BAP y NAP, pero con más calidad nutrimental del grano.

El método a seguir se finca en el análisis genético mendeliano de genes mayores. Se parte de la conjunción de germoplasma diverso cuyas dos características centrales son: 1) ser materiales exóticos a BAP y NAP con potencial productivo, sean híbridos, variedades o líneas endogámicas de probada aptitud combinatoria, 2) con capacidad de heredar alguna(s) cualidades de interés agronómico-industrial, e. g. altos contenidos de aceite, de pigmentos, potencial productivo, tipo de planta, etc.

La hibridación entre las poblaciones PEm x material exótico conduce a progenies  $F_1$  fenotípicamente libres de poliembrionía debido a la naturaleza recesiva de la PEm. La generación de  $F_2$ , o la  $RC_1$  de ( $F_1$  x BAP o NAP) son progenies que manifiestan la poliembrionía en proporciones de 15:1 y 12:4 respectivamente. La generación de pro genie  $F_3$ , y las de mayor nivel, a través de apareamiento aleatorio, mantendrán la proporción de la poliembrionía a niveles como en  $F_2$ , mientras que al avanzar una generación de retro-cruza ( $RC_2$ ) se puede generar una proporción 6:10, es decir, una frecuencia PEm esperada máxima de 62.5 %, de no hacerse presente la penetrancia incompleta.

En las filiales  $F_2$ ,  $F_3$ , etc. la dosis en proporción de germoplasma exótico: germoplasma PEm se mantienen en 50:50, y se logra la recombinación genética entre los genes de las dos fuentes, mientras que en retro-cruzas avanzadas hacia BAP y NAP ( $RC_2$ ,  $RC_3$ ) la dosis de germoplasma exótico se reduce generacionalmente de manera drástica, *i.e.* en la segunda retro-cruza la presencia de germoplasma exótico es de 25 % y en la tercera es de 12.5 %.

El investigador puede decidir qué método seguir para obtener plantas PEm, sea por la vía de filiales o de retro-cruzas. El procedimiento de filiales puede llegar a  $F_2$  de manera convencional, pero a partir de este nivel, se puede llevar a cabo apareamientos sólo entre plantas dobles, es decir, entre iguales, practicando apareamiento preferencial positivo (AP+), lo cual garantiza

mantener la dosis de germoplasma en proporción 50:50 pero incrementando en cada generación la frecuencia de PEm. Este procedimiento asegura mantener genes de material exótico que puedan influir positivamente el comportamiento productivo del grupo segregante, al mismo tiempo que se recupera la poliembrionía, indicador de calidad nutrimental (Díaz, 2013).



### III. MATERIALES Y MÉTODOS

La presente investigación sobre utilización de la poliembrionía en maíz (PEm) se llevó a cabo en trabajo de invernadero y campo, en varias fechas de los años 2012 y 2013, en las instalaciones de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, localidad Buenavista, Saltillo, Coahuila, México (coordinadas: 25° 21' de latitud Norte; 101° 02' de Longitud Oeste, y 1756 m de altitud. CETENAL, 1975) y en una localidad de Derramadero, al sur de Saltillo (25°17' latitud Norte, 101°16' longitud Oeste, 1780 m de altitud. Nomenclátor del Estado de Coahuila, 1982). Los estudios en etapa de plántula fueron tres, y se realizaron en el invernadero Núm. 3 en Buenavista. Los experimentos de campo consistieron en la obtención de cruzas dialélicas a partir de los genotipos segregantes de tercera generación, en Buenavista, y cuatro ensayos de comportamiento productivo, tres en Buenavista, y uno en Derramadero, Saltillo.

La experimentación en invernadero se refiere a evaluación de características generales en plántulas, desarrollada en una batería de experimentos, los cuales se describe como sigue:

- 1) Mediciones de las variables germinación (PG), poliembrionía (PPE) y anormalidades (PA) en seis genotipos segregantes (tercera generación) de cruzas originales entre híbridos comerciales y las poblaciones de alta frecuencia poliembriónica (PEm) denominadas brevemente como BAP y NAP, en plántulas de 17 días post-siembra (etapa de 2 a 3 hojas).
- 2) Evaluación de cuatro grupos generacionales que se derivaron de manera consecutiva a partir de cruzas originales entre materiales tipo normal, híbridos comerciales inclusive, y las poblaciones de alta

frecuencia poliembriónica (BAP y NAP). Los grupos incluyen a  $F_1$ ,  $F_2$ , y los grupos generacionales 3 y 4, denominados aquí como  $CG_3$  y  $CG_4$ . De estos dos, el primero representa la progenie de apareamientos preferenciales positivos (AP+) entre plantas dobles (PEm) nivel  $F_2$ , en cada grupo segregante, es decir, son genotipos de tercera generación. Los  $CG_4$  son genotipos que representan a la generación cuatro, producto de una nueva serie de (AP+) a partir de los genotipos  $CG_3$  de cada grupo segregante.

- 3) Evaluación de 10 genotipos, derivados de cruzas dialélicas entre cinco progenitores nivel  $CG_3$ , aplicando el método 4, modelo 1, de Griffing (1956).

Los cuatro trabajos en campo se describen como sigue.

- 1) Generación de cruzas dialélicas entre los cinco progenitores  $CG_3$ , ciclo agrícola P/V 2012.
- 2) Evaluación del comportamiento productivo del conjunto de genotipos segregantes nivel  $CG_3$  y sus testigos en Buenavista, ciclo P/V 2012.
- 3) Evaluación del comportamiento productivo de los genotipos  $CG_3$  y sus testigos en Derramadero, P/V 2012.
- 4) Dos ensayos de rendimiento de los cruzamientos dialélicos, progenitores y testigos en Buenavista, ciclo P/V 2013. Los ensayos se distinguen entre sí por utilizar la misma batería experimental en diferentes ambientes (fecha de siembras espaciadas) en la misma localidad.

## Material Genético

Originalmente, este tema se inició realizando una serie de cruzamientos entre materiales diversos, incluyendo híbridos comerciales, con las poblaciones de maíz de alta frecuencia poliembriónica, denominadas como IMM-UAAAN-NAP (porte normal) y -BAP (enana) desarrolladas por investigadores del Instituto Mexicano del Maíz “Dr. Mario E. Casto Gil” de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, en lo sucesivo identificadas por NAP o C, y BAP o D, respectivamente. Las  $F_1$  así generadas, se llevaron a  $F_2$  a través de cruzamientos planta a planta en cruzamientos aleatorios (Cuadro 3.1).

A partir de la progenie  $F_2$  en floración, dentro de cada uno de los grupos segregantes, se aparearon sólo plantas dobles para dar origen a la tercera generación ( $CG_3$ ), es decir, se practicó un sistema de apareamiento preferencial positivo (AP+), con base en la condición poliembriónica. Semillas  $CG_3$  de los diversos grupos, fueron el material genético punto de partida para la presente investigación. (Cuadro 3.2).

Los genotipos  $CG_3$  son cinco por lo que las cruza dialélicas son 10 (Cuadro 3.3), dado el diseño de apareamientos del método 4 de Griffing.

Cuadro 3.1 Cruzas originales de maíz del tipo Exóticos x NAP o BAP, para generar F<sub>1</sub> y F<sub>2</sub>, desarrolladas en ciclos previos en esta línea de investigación.

Genotipo	Nivel (grupo generacional)	Identificación
Comercial Núm. 1 x NAP	F <sub>1</sub>	1
Comercial Núm. 2 x NAP	F <sub>1</sub>	2
Comercial Núm. 1 x BAP	F <sub>1</sub>	3
Población Tuxpeño HOC	Testigo, T1	4
C ò NAP	Población de referencia, T2	5
D ò BAP	Población de referencia, T3	6
(Comercial Núm. 1 x NAP) # pap	F <sub>2</sub>	7
(Comercial Núm. 2 x NAP) # pap	F <sub>2</sub>	8
(Población Tuxpeño x NAP) # pap	F <sub>2</sub>	9
(Comercial Núm. 2 x BAP) # pap	F <sub>2</sub>	10
(Población Tuxpeño x BAP) # pap	F <sub>2</sub>	11
(Comercial Núm. 3 x BAP) # pap	F <sub>2</sub>	12
Población Tuxpeño HOC	Testigo, T1	13
C ò NAP	Población de referencia, T2	14
D ò BAP	Población de referencia, T3	15
AN-(CSn*311)	Híbrido tri-lineal experimental, T4	16

### Diseño experimental

Trabajos de invernadero: la evaluación de los genotipos de CG<sub>3</sub> (Cuadro 3.2) durante el mes de abril de 2012 se dispuso en un diseño completamente al azar, tres repeticiones. La segunda evaluación de ellos, así como la de los genotipos de los cuatro grupos generacionales y los de cruzas dialélicas se llevaron a cabo en fechas de febrero y marzo de 2013, y se dispusieron en un diseño de bloques completos al azar, tres repeticiones. Las fechas de siembra a ritmo semanal fue el concepto bloques, dada la influencia que pudieran tener los cambios estacionales en cuanto a la temperatura externa al invernadero.

Experimentación a campo abierto: Los ensayos de comportamiento productivo de los genotipos bajo estudio y testigos, establecidos en Buenavista y Derramadero, 2012, así como los dos ensayos establecidos en Buenavista 2013, se dispusieron en diseño completamente al azar; el número de repeticiones en los experimentos fueron tres en 2012 y dos en 2013.

Cuadro 3.2. Genotipos de maíz segregantes con base en la poliembrionía, grupos generacionales CG3 y CG4.

Genotipos	Nivel	Id
[(Comercial Núm. 1 x NAP) # pap] (AP+ plantas PE) # pap = AN-100	CG3	17
[(Comercial Núm. 2 x NAP) # pap] (AP+ plantas PE) # pap = AN-200	CG3	18
[(Población Tuxpeño x NAP)#pap] (AP+ plantas PE) # pap = AN-300	CG3	19
[(Comercial Núm. 2 x BAP) # pap] (AP+ plantas PE) # pap = AN-400	CG3	20
[(Población Tuxpeño x BAP)#pap] (AP+ plantas PE) # pap = AN-500	CG3	21
[(Comercial Núm. 3 x BAP) # pap] (AP+ plantas PE) # pap = AN-600	CG3	22
Población Tuxpeño HOC	T1	23
C ò NAP	T2	24
D ò BAP	T3	25
AN-447	T5	26
[AN-100] (AP+ plantas PE, # pap)	CG4	27
[AN-200] (AP+ plantas PE, # pap)	CG4	28
[AN-300] (AP+ plantas PE, # pap)	CG4	29
[AN-400] (AP+ plantas PE # pap)	CG4	30
[AN-500] (AP+ plantas PE, # pap)	CG4	31
[AN-600] (AP+ plantas PE, # pap)	CG4	32
Población Tuxpeño HOC	T1	33
C ò NAP	T2	34
D ò BAP	T3	35
AN-447	T5	36
AN-MCG, Híbrido tri-lineal experimental	T6	37

## **Análisis estadístico**

Los datos correspondientes a experimentos, sean de variables medidas en invernadero o de ensayos de rendimiento, se analizaron a través de Análisis de Varianza de acuerdo al diseño utilizado. En los casos donde se documentó diferencias estadísticas en tal o cual efecto del modelo, se practicó una prueba de medias (DMS,  $\alpha = 0.05$  en variables de invernadero, y Tukey,  $\alpha = 0.05$  para variables en ensayos de rendimiento).

Para corroborar a la herencia de la poliembrionía en segregantes  $F_2$  (bajo la hipótesis de que la clase PE aparece en proporción 1/16, con las reservas que implica el fenómeno de penetrancia incompleta), se aplicó una prueba de  $X^2$  de bondad de ajuste. Para observar el comportamiento de los cambios en la frecuencia de la PE en los cuatro grupos generacionales sucesivos ( $F_1$ ,  $F_2$ ,  $CG_3$ , y  $CG_4$ ), se aplicó un análisis de regresión lineal simple. Para ver la asociación de variables de plántula a variables de rendimiento (Floración Femenina y Rendimiento) se realizó un análisis de correlación.

Los Análisis de Varianza, prueba de medias se realizaron con el paquete estadístico SAS versión 9.1.

Modelo de los diseños, experimentales: 1) Completamente al azar, 2) Bloques completos al azar, y 3) diseño de apareamientos correspondiente al método 4, modelo fijo (I) de Griffing.

$$1) Y_{ij} = \mu + t_i + \varepsilon_{ij}$$

Donde

$i = 1, \dots, t$ ;  $j = 1, \dots, r$ .  $t$  = número de tratamientos;  $r$  = número de repeticiones.

$Y_{ij}$  = variable de respuesta o medida en el  $i$ -ésimo tratamiento,  $j$ -ésima repetición.

$\mu$  = media general.

$t_i$  = efecto del i-esimo tratamiento.

$\varepsilon_{ij}$  = el ij-esimo error experimental.

$$2) \quad Y_{ij} = \mu + t_i + \beta_j + \varepsilon_{ij}$$

Donde

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

$Y_{ij}$  = Variable de respuesta observada o medida en el i-esimo tratamiento y j-esimo bloque.

$\mu$  = media general de la variable de respuesta.

$t_i$  = efecto del i-esimo tratamiento.

$B_j$  = efecto del j-esimo bloque.

$\varepsilon_{ij}$  = error asociado a la ij-esima unidad experimental.

$$3. Y_{ijk} = \mu + g_i + g_j + S_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde

$i = j = 1 \dots p; K = 1 \dots r$   $p$  = número de progenitores;  $k$  = número de repeticiones.

$Y_{ijk}$  = es el valor observado de la cruce con progenitores  $i$  y  $j$  en la repetición  $k$

$\mu$  = es el efecto medio de todas las observaciones

$g_i$  = es el efecto de aptitud combinatoria general del progenitor  $i$

$S_{ij}$  = representa el efecto de aptitud combinatoria especifica de la cruce  $i \times j$ ;

$\varepsilon_{ijk}$  = el error experimental.

Los diseños dialélicos fueron realizados con la rutina computacional DIALLEL-SAS05, propuesto por Zhang *et al.* (2005).

Cuadro 3.3. Los cinco genotipos CG<sub>3</sub> y sus 10 cruzas dialélicas.

<b>Genotipos</b>	<b>Nivel</b>	<b>Id</b>
[(Comercial Núm. 1 x NAP) # pap] (AP+ plantas PE) # pap = AN-100	CG3	17
[(Población Tuxpeño x NAP)#pap] (AP+ plantas PE) # pap = AN-300	CG3	19
[(Comercial Núm. 2 x BAP) # pap] (AP+ plantas PE) # pap = AN-400	CG3	20
[(Población Tuxpeño x BAP)#pap] (AP+ plantas PE) # pap = AN-500	CG3	21
[(Comercial Núm. 3 x BAP) # pap] (AP+ plantas PE) # pap = AN-600	CG3	22
AN-100 x AN-300	Cruza 17, 19	A
AN-100 x AN-400	Cruza 17, 20	B
AN-100 x AN-500	Cruza 17, 21	C
AN-100 x AN-600	Cruza 17, 22	D
AN-300 x AN-400	Cruza 19, 20	E
AN-300 x AN-500	Cruza 19, 21	F
AN-300 x AN-600	Cruza 19, 22	G
AN-400 x AN-500	Cruza 20, 21	H
AN-400 x AN-600	Cruza 20, 22	I
AN-500 x AN-600	Cruza 21, 22	J

### **Manejo de los experimentos**

#### a) Bajo condiciones de Invernadero

El invernadero Núm. 3 se localiza en la porción norte-centro del campus universitario UAAAN en Buenavista, Saltillo, sección de invernaderos, a un costado del edificio que alberga los laboratorios de Fisiología vegetal y Ecología, del departamento de Botánica. La construcción es de polines de PTR, recubierto con polietileno especializado para este tipo de obras, techo de dos aguas, con dimensiones de 9 x 32 x 4 m, habilitado con una pared húmeda, dos extractores frontales, cortinas laterales abatibles, malla antiáfidos, y termómetro de máximas y mínimas.

La siembra de cada experimento se llevó a cabo en charolas de germinación de polipropileno, de 200 cavidades, dimensiones de 67 x 34 x 7 cm. El sustrato de siembra fue una mezcla de tierra de bosque de pino y peat-moss en proporción 2:1 v/v. Cada genotipo, en cada experimento, se representó por una



muestra aleatoria de 50 semillas por repetición. Las charolas con las semillas se montaron sobre rieles de ladrillo para facilitar el drenaje y la aireación de las plántulas. El riego fue manual, con regadera, aplicado a diario, a lo largo de la duración de los experimentos. Las siembras en invernadero no se fertilizaron, ni se controló químicamente a plagas o malezas.

La toma de datos en plántulas en todos los experimentos consistió en diversas mediciones, tales como: el conteo de plántulas presentes, su condición normal o poliembriónica, condición normal-anormalidad de plántulas, medidas sobre número de: coleoptilos, radículas, mesocotilos, raíces laterales, raíces de corona, hojas, así como medidas de longitud de tallos y radículas. De la batería experimental bajo invernadero, sólo en la que correspondió a la evaluación de plántulas de genotipos dialélicos se tomaron, además de las medidas anteriores, las de peso fresco y seco de tallo y raíz.

#### b) Experimentación en Campo

Los dos ensayos de rendimiento y el establecimiento de los genotipos para cruza dialélicas llevados a cabo en el ciclo P/V 2012, se establecieron en lotes surcados a 0.8 m y en parcelas de tres surcos, de 5 m de longitud, datos tomados del surco central. Cada genotipo se representó por una muestra aleatoria de 30 semillas por repetición. Fertilización con la fórmula 120: 80:00, a la siembra se aplicó 60:80:00 utilizando sulfato de amonio (21:00:00: 23.4 de azufre) y mono fosfato amónico (MAP 52:11:00), el resto del nitrógeno se aplicó al momento del cultivo. El control de plagas, mayormente lepidópteros, se controló con insecticidas (clorpirifos, metamidofos); las malezas se controlaron de manera mecánica (azadón, tractor). El riego se aplicó por medio de cintilla, y estuvieron sujetos a los requerimientos hídricos durante crecimiento y desarrollo de los lotes.

Los ensayos de rendimiento con respecto a progenitores, cruzas dialélicas y testigos establecidos el ciclo P/V 2013, se manejaron de la misma forma que los de 2012, con la salvedad que la parcela por genotipo-repetición fue de un surco, y dos repeticiones por experimento. La fertilización, manejo de plagas y malezas, así como el riego, fueron aplicados de manera similar a los dos ensayos previos.

La toma de datos relativos a las variables de respuestas, en todos los ensayos, se obtuvieron en el momento y tiempo requeridos, de acuerdo a la definición de la variable. La cosecha de cada material fue manual, y fue el momento de tomar los datos principales hacia la evaluación del rendimiento de mazorca-grano.

### **Variables de respuesta, invernadero**

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

Frecuencia de poliembrionía (PE): Relación entre el número de plántulas poliembriónicas y el total de plantas presentes por genotipo y repetición.

Proporción de plántulas anormales (PA): Relación entre el número de plántulas distorsionadas, deformes o que no presentan plúmula o raíz completa, y el total de plántulas germinadas, por genotipo y repetición.

Número de coleoptilos (NC): Es el número de coleoptilos presentes por plántula múltiple, es decir la que exhibe poliembrionía. Invariablemente, las plántulas normales presentan un coleoptilo.

Número de radículas (NR): El número de radículas presentes por plántula poliembriónica, estructura que puede ser de una y hasta tres. En maíz común, la plántula presenta siempre una sola radícula.

Número de mesocotilo (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 de uno, dependiendo de la naturaleza de la plántula.

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); a 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 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: Medida en centímetros de la parte aérea (plúmula) desde el cuello de la plántula (región nodular) hasta el cogollo.

Longitud de radícula (LR): Medida de la extensión de este órgano desde el escutelo hasta la punta, 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 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 55 ° 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 55 ° C.

### **Variables de respuesta, ensayos de rendimiento**

Días a floración, masculina y femenina (FM, FF): número de días transcurridos de la siembra al estado madurez reproductiva cuando el 50% de las estructuras de cada genotipo estuvieran en floración, ya sea masculina o femenina.

Altura de planta, hasta hoja bandera (AP): Medida del tallo desde la base del tallo hasta la hoja bandera, registrado en cm.

Altura a la mazorca principal (AM): Esta longitud (cm) se determinó desde la superficie del suelo donde inicia el tallo hasta el nudo donde se encuentra la mazorca principal.

Índice de inserción altura mazorca-altura planta (IIM): Es la relación que existe entre la altura a la mazorca principal y la altura de la planta, expresado en por ciento.

Acames, raíz y tallo (AR, AT): Es el número de casos por parcela experimental donde la planta se inclina en un ángulo mayor o igual a  $30^{\circ}$ , o se cae por completo por fallas en el anclaje por la raíz. El acame de tallo se tomó en cuenta si la planta presentaba una ruptura en el tallo por debajo de la mazorca principal.

Mala cobertura (MC): Número de caso por parcela donde la mazorca presenta áreas descubiertas en la parte superior, ya que las brácteas o totomoxtle no cubren por completo a la mazorca.

Fusarium en planta (FuP): Porcentaje de plantas enfermas por parcela que presentan marchitez causada por especies de fusarium que afectan al maíz.

Fusarium en mazorca (FuM): Porcentaje de mazorcas que presentan daño por fusarium. La expresión más común de este daño es la flacidez que presenta la mazorca por afectación de la estructura olote, así como el tamaño pequeño y blando de los granos enfermos.

Pudrición de mazorca (PM): Por ciento de mazorcas por parcela con daño aparente causado por diversas especies de hongos patogénicos.

Por ciento de humedad (H): Contenido de humedad del grano recién cosechado, obtenido como muestra al azar de 5 a 6 mazorcas de cada

genotipo, expresado en porcentaje a través de un determinador para granos de maíz (Dickey- John, modelo 919 GAC 2100, marca motomco, USA).

Rendimiento de mazorca (REN): Esta se determina al multiplicar el peso seco por un factor de conversión.

$$\text{Peso Seco (PS)} = \left(\frac{100 - H}{100}\right) \times \text{PC}$$

PC= Peso de campo

$$\text{El factor de conversión (FC)} = \frac{10000}{\text{APU} \times 0.845}$$

$$\text{Área de Parcela Útil (APU)} = (\text{DS} \times \text{DP} \times \text{NP})$$

DS=distancia entre surcos, DP=distancia entre plantas, NP=Número de plantas por parcela.

### **Parámetros Genéticos estimados en este estudio**

Aptitud Combinatoria General (ACG): Modalidad de la aptitud combinatoria en que el genotipo o población produce, en general, buenas combinaciones híbridas en todos los cruzamientos donde participa. A determinar a través del análisis de varianza que se aplique a los resultados del experimentación del dialélico método 4 de Griffing.

Aptitud Combinatoria Específica (ACE): Modalidad de la aptitud combinatoria donde el genotipo produce híbridos sobresalientes en cruzamiento con determinado genotipo(s). Si dos progenitores que producen híbridos de alto comportamiento entre sí, producen progenies malas cuando se cruzan con otros, se dice que tienen alta aptitud específica para combinarse. Estos efectos reflejan efectos genéticos no aditivos, que pueden resultar de interacciones alélicas intra e inter loci, efectos multiplicativos, etc. A calcularse con el procedimiento señalado en ACG.

Heredabilidad ( $h^2$ ): Es la relación entre la varianza aditiva y la varianza fenotípica total. En el caso de las varianzas asociadas a la aptitud combinatoria de un grupo de progenitores determinado, la heredabilidad puede calcularse de

acuerdo a la fórmula, como sigue: 
$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\frac{\sigma_E^2}{r} + \sigma_A^2 + \sigma_D^2}$$
 Donde:

$\sigma_A^2$  = Varianza Aditiva

$\sigma_E^2$  = Varianza del Error

$\sigma_D^2$  = Varianza de Dominancia

La Heterosis Media ( $H_{PM}$ ), que se define como el exceso de vigor de la  $F_1$  de un híbrido en relación con el promedio de sus progenitores (Gowen, 1952), se calculó como sigue,

$$H_{PM} = \frac{(X_{ij} - PM)}{PM}$$
 Dónde:

PM = progenitor medio =  $(P_i + P_j) / 2$

$X_{ij}$  = Valor promedio del ij-esimo genotipo de la variable analizada.

## **IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

El capítulo se presenta en dos secciones, 1) se refiere a los datos obtenidos en la serie de experimentos realizados en etapa de plántula, todos los genotipos de maíz, en los cuatro ciclos generacionales que cubre la investigación, 2) se refiere a los ensayos sobre características agronómicas y de producción observados en genotipos de tercera y cuarta generación, derivados de los cruzamientos de origen entre germoplasma exótico y las poblaciones poliembriónicas que desarrolla el Instituto Mexicano del Maíz “Dr. Mario E. Castro Gil” de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (IMM-UAAAN). El estudio relativo a parámetros genéticos en características de plántula y de plantas productivas se incluye, de manera y lugar convenientes, en las dos secciones mencionadas.

### **1) Resultados en plántulas de maíz**

La información relevante sobre características medidas en etapa de plántula, diferentes grupos genotípicos a través de cuatro grupos generacionales, aparecen en la serie de cuadros 4.1 a 4.12.

El por ciento de germinación (Cuadro 4.1) es, con excepción en 5 de 44 casos, superior a 85 %, monto de la medida convencional y legal para calificar como buena la capacidad de un material al establecerse como siembra comercial, sea variedad o híbrido de maíz.



Cuadro 4.1 Valores promedio de la variable Germinación en plántula de los cuatro grupos generacionales de maíz, diversos genotipos y testigo, evaluados bajo condiciones de invernadero<sup>†</sup>.

Materiales	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	CG <sub>3</sub>	CG <sub>4</sub>
Comercial Num. 1 x NAP	77.1	92.4	97.9	81.9
Comercial Num. 1 x BAP	95.8	Nd	Nd	Nd
Comercial Num. 2 x NAP	89.9	97.3	97.3	96.5
Comercial Num. 2 x BAP	nd	94.2	98.0	95.2
Población Tuxpeño x NAP	nd	93.5	98.7	94.5
Población Tuxpeño x BAP	nd	93.5	83.6	93.3
Comercial Num. 3 x BAP	nd	92.7	89.7	92.4
A				88.1
B				95.7
C				92.4
D				95.1
E				97.2
F				90.3
G				92.4
H				88.6
I				94.9
J				93.0
NAP <sup>‡</sup>	94.4	93.6	98.0	93.3
BAP	91.2	97.7	95.2	94.6
Tuxpeño HO	81.2	83.8	95.6	97.3
AN-447	sd	sd	97.2	93.9

<sup>†</sup> El ciclo agrícola de origen de los genotipos (de F<sub>1</sub> a CG<sub>4</sub>) son consecutivos: P/V 2009, 2010, 2011 y 2012, respectivamente. Los genotipos A, B,,J corresponden a las 10 cruzas dialélicas generadas en 2012.

<sup>‡</sup> Los materiales testigos. Los casos nd significan que no se dispuso de semilla en número suficiente para la prueba, y los sd, significa que no se tiene el dato.

Es notable que los nuevos materiales germinaron en igual o mayor monto que los testigos, sean híbridos o las poblaciones poliembriónicas NAP (plantas de alta frecuencia poliembriónica y porte alto) y BAP (plantas de alta frecuencia poliembriónica y de porte braquítico).

El tema central de esta investigación es en lo general, el fenómeno de la poliembriónía en maíz (PEm), y en lo particular, el incremento de su frecuencia (poliembriónía recuperada) en grupos segregantes de tercera y cuarta

generación. Dado que la proporción esperada de segregación PEm en  $F_2$  es 1/16, con la salvedad de las variantes que propicia la penetrancia incompleta (Rebolloza *et al.*, 2011), se propuso aquí avanzar los grupos  $F_2$  hacia dos generaciones más pero aplicando apareamiento preferencial positivo (AP+), cruzando sólo plantas que expresaran la PEm, dentro de grupos para las generaciones  $CG_3$  y  $CG_4$ , y entre grupos para los cruzamientos dialélicos, cuyo nivel generacional corresponde a  $CG_4$ . En el Cuadro 4.2 se presentan los resultados sobre frecuencias de segregación de la poliembrionía.

Como puede apreciarse, los resultados permiten corroborar la propuesta de herencia de esta PEm (Rebolloza *et al.*, 2011). Las cruza originales de materiales Exóticos x NAP, o x BAP generan una  $F_1$  No-Poliermbriónica, confirmando la condición recesiva del mutante. Las polinizaciones llevada a cabo entre individuos  $F_1$  genera la  $F_2$  en donde reaparece la PEm en proporción general de 15:1, es decir, 1/16 del tipo poliermbriónico. Este valor presenta variaciones en función de la penetrancia incompleta asociada al mutante, la cual puede variar en su rigor en función de la procedencia del material exótico con quienes se crucen las poblaciones poliermbriónicas. Los valores promedio PEm para los seis genotipos  $F_2$  varían de 2.2 a 8.5 % que, dicho sea de paso, estos valores extremos le corresponden a materiales de marcas comerciales distintas. Las pruebas de  $X^2$  aplicadas permitieron establecer que todos los porcentajes PEm observados, con excepción de la de Pio x D, 2.2 %, corresponden a la hipótesis de 15:1. La frecuencia excepcional de 2.2 % se pudiera explicar por una penetrancia en extremo baja, auspiciada por la procedencia del material exótico en cruza.

Cuadro 4.2 Promedio de tres repeticiones del porcentaje PEm en plántula, crecida bajo invernadero, de los cuatro grupos generacionales de maíz, diversos y testigos.

Materiales	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	CG <sub>3</sub>	CG <sub>4</sub>
Comercial Num. 1 x NAP	0	8.5	18.1	41.9
Comercial Num. 1 x BAP	0	nd	Nd	nd
Comercial Num. 2 x NAP	0	3.6	19.8	18.9
Comercial Num. 2 x BAP	Nd	2.2	13.2	18.2
Población Tuxpeño x NAP	Nd	3.1	17.5	26.9
Población Tuxpeño x BAP	Nd	6.7	15.7	20.1
Comercial Num. 3 x BAP	Nd	3.7	14.1	17.6
A				48.4
B				28.5
C				29.9
D				34.4
E				23.7
F				21.9
G				12.9
H				9.5
I				25.7
J				31.3
NAP	66.3	67.4	43.2	73.8
BAP	71.7	40.1	36.5	42
Tuxpeño HO	0	0	0	0
AN-447	sd	sd	0	0

Por otra parte, los testigos o materiales de referencia mostraron valores de acuerdo a lo esperado, las poblaciones NAP y BAP presentaron una alta frecuencia PEm (de 36 a 73 %) mientras que los materiales Tuxpeño HO y AN-447, ajenos a estas poblaciones y prototipos de la reproducción del maíz común, presentaron cero PEm.

Como se explicó antes, a partir de la F<sub>2</sub>, el manejo reproductivo de las plantas PEm fue a través de (AP+) produciendo de esta manera a los ciclos generacionales CG<sub>3</sub> y CG<sub>4</sub>. Con este procedimiento, el incremento de la frecuencia PEm en la tercera generación, pasó del valor esperado 1/16 en F<sub>2</sub> a

la de por lo menos 1/8 en CG<sub>3</sub>. Y más aún, la frecuencia PE en CG<sub>4</sub> se acumuló en valores iguales o superiores a 3/16.

La cuestión aquí es que si este tipo de PEm se heredara solamente por la acción de dos loci en interacción epistática del tipo recesividad duplicada (15:1), bastaría con obtener plantas poliembriónicas de nivel F<sub>2</sub> y reproducirlas entre ellas para obtener progenies totalmente PEm. Sin embargo, este no es el caso, como se señaló antes, la PEm bajo estudio está acompañada del fenómeno “Penetrancia Incompleta”, el cual determina qué proporción de los genotipos PEm se expresen, variando el monto en función de la procedencia del germoplasma exótico con quien se cruce las poblaciones poliembriónicas. Esto es coincidente con lo postulado por Espinoza *et al.* (2008); Rebolloza *et al.* (2011); y González *et al.* (2011).

Asociado también al fenómeno PEm está la “Expresividad Variable”, la cual refleja el grado o acentuación con que se expresa la poliembrionía. La expresividad del carácter se refleja en valores de 2, 3, y hasta 7 plántulas germinadas de manera simultánea por semilla. Sin embargo, en las poblaciones BAP y NAP, la condición de dos plántulas por semilla se da en 80 a 90 % de los casos, mientras que casos de tres y más plantas por semilla ocurren en frecuencias de 10 a 20 %. La condición de 5 a 7 plántulas se presenta de manera muy esporádica y en frecuencias muy pequeñas (Espinoza *et al.*, 1998; Espinoza *et al.*, 2008).

Tomando en cuenta la fenomenología genética que acompaña el control de esta PEm, se decidió practicar (AP+) en plantas poliembriónicas F<sub>2</sub>, con el objetivo de obtener materiales segregantes en proporciones crecientes de poliembrionía, pero con una nueva composición de germoplasma (exóticos x NAP, o x BAP en dosis 50:50) que contribuyeran de algún modo a mejorar las características agronómicas de los grupos genotípicos resultantes de estos procesos. Es importante lograr proporciones altas del mutante en los grupos

segregantes, ya que a PEm se le asocia también con mayores contenidos de aceite y lisina en grano, es decir, mayor calidad nutrimental (Pesev *et al.*, 1976; Valdez *et al.*, 2004; Valdez, 2005; González *et al.*, 2011; Pérez, 2012). A la gradualidad con que se obtienen frecuencias crecientes de PEm al avanzar en ciclos generacionales, como son los casos de CG<sub>3</sub> y CG<sub>4</sub>, se denomina aquí como grupos genotípicos con “poliembriónía recuperada”.

Los materiales A, B,..., J en el Cuadro 4.2, son los genotipos F<sub>1</sub> resultantes del dialélico generado a partir de cruzamientos (método 4 de Griffing) entre 5 progenitores de nivel CG<sub>3</sub>, que aparecen en el Cuadro mencionado (*i.e.* Leo x C, Tux x C, Pio x D, Tux x D, y Puma x D). Los valores extremos en la expresión de la PEm observada en el grupo de 10 cruzamientos fueron 9.5 y 48.3 %, que de nueva cuenta se refieren a genotipos que involucran a los dos progenitores de marcas comerciales, mismos que fueron señalados en los resultados para F<sub>2</sub>, el primero de ellos (Pio x D) CG<sub>3</sub>, que segrega una baja frecuencia PEm, tiene una contribución germoplásmica que obstruye fuertemente la expresión del mutante, mientras que el otro (Leo x C) CG<sub>3</sub>, lo favorece. Por lo demás, la mayoría de las cruzas presentan frecuencias PEm superiores a 20 %, lo cual representa un incremento cercano a tres veces la frecuencia PEm esperada en F<sub>2</sub>, mayor a lo observado en el grupo progenitor CG<sub>3</sub>.

Los resultados para otras variables en plántulas, por grupo de genotipos y a través de las cuatro generaciones, se presentan en el Cuadro 4.3. En éste, el primer valor en los cruces hilera-columna por variable corresponde al promedio de grupo del primer conjunto de genotipos (ver Cuadro 4.2); el segundo valor hilera-columna corresponde al promedio de las poblaciones NAP y BAP que son referencia para poliembriónía; el tercer valor es el promedio para los testigos que representan al maíz común (Tuxpeño y AN-447), es decir, materiales No-PEm.

La morfología fenotípica de plántulas PEm en etapa seminal se diferencia del maíz común por la eventual aparición de más de un órgano de las estructuras coleoptilo, radícula y/o mesocotilo, expresándose en combinaciones diversas. Esto ocurre principalmente entre coleoptilo y radícula, *i.e.* dos de cada uno, tres de uno y dos del otro, uno del primero y dos o tres del segundo, etc. Por otra parte, la presencia de dos mesocotilos es evidente sólo cuando las plántulas emergen desde posiciones separadas en la semilla, en concordancia con lo señalado por Erldeska (1996) y reportado en cuanto a las poblaciones NAP y BAP por Espinoza *et al.* (2012).

Cuadro 4.3 Valores promedio por grupo de genotipos para ocho<sup>‡</sup> variables medidas en plántula de maíz por grupo generacional, bajo condiciones de invernadero.

Variables	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	CG <sub>3</sub>	CG <sub>4</sub>
NC	1.0	1.0	1.01	1.01
	1.02	1.02	1.0	1.02
	1.0	1.0	1.0	1.0
NM	1.0	1.0	1.0	1.0
	1.0	1.0	1.0	1.0
	1.0	1.0	1.0	1.0
NR	1.01	1.005	1.01	1.01
	1.03	1.01	1.01	1.02
	1.0	1.0	1.0	1.0
NRL	3.6	4.6	4.5	4.2
	3.2	4.3	4.3	3.7
	2.9	5.0	4.3	4.7
NRC	4.3	4.6	4.5	4.9
	4.1	4.5	6.4	3.4
	4.4	4.3	4.6	4.9
NH	2.2	2.3	2.5	2.4
	2.6	2.1	2.3	2.1
	2.1	2.3	2.4	2.2
LR (cm)	5.9	6.0	5.8	5.8
	4.9	5.2	6.2	5.5
	6.0	6.5	5.9	5.9
LT (cm)	8.3	7.3	8.2	7.8
	7.0	7.0	9.3	7.4
	6.6	7.5	8.2	8.2

<sup>‡</sup> NC = número de coleoptilos, NM = núm. de mesocotilos, NR = núm. de radículas, NRL = núm. de raíces laterales seminales, NRC = núm. de raíces de corona, NH = núm. promedio de hojas, LR = longitud de radícula(s), LT = longitud de tallos (cm).

Los resultados en este trabajo permiten validar la asociación del fenómeno PEm con la manifestación de dos o más de las estructuras básicas de la germinación en genotipos poliembriónicos (Cuadro 4.3). Como puede observarse, el tercer dato (testigo tipo maíz común), para cada variable y en cada grupo generacional, presenta una sola estructura de estos tres órganos, como corresponde a la condición normal en la expresión de plántulas del maíz común.

Es muy notable que de los tres órganos con posibilidades de manifestarse de manera múltiple, sea el caso radícula el más generalizado en los genotipos PEm. Los antecedentes sobre esta condición en las poblaciones NAP y BAP señalan una frecuencia de 12 a 16 % (Espinoza *et al.*, 2012), lo cual se generaliza en montos semejantes en los diversos genotipos segregantes de la poliembrionía en esta investigación.

Por lo demás, las variables relativas a número de raíces laterales seminales (NRL), indispensables para un buen establecimiento del cultivo en las etapas juveniles de un cultivo de maíz, de raíces de corona o nodulares (NRC), de gran importancia para el desarrollo futuro de la planta ya que conforman el sistema radical definitivo, y el número de hojas (NH), que representa el inicio de los procesos fotosintéticos y de la transpiración, claves en la alimentación recíproca raíz-parte aérea de la planta, se presentan en valores muy similares en los diversos grupos generacionales. Destaca una ligera ventaja del NRC sobre NRL (promedios 5 vs 4 raíces), mientras que el NH promedio es ligeramente mayor a 2 hojas, correspondiente a la etapa V2 como lo señalan Ritchie *et al.* (1992).

Las variables de longitud, radícula (LR) y tallo-parte aérea (LT) también presentan similitud a través de grupos genotípicos y generacionales, aunque a nivel CG<sub>3</sub> algunos genotipos presentaron promedios más altos, la posible diferencia significativa en esos casos se discutirá con los resultados de análisis de varianza. Por ahora conviene destacar que LT es en promedio 25 a 30 %



mayor que LR; esta diferencia pudiera obedecer al confinamiento del sistema radical en los conos reducidos de las cajas de germinación, descritas en el capítulo de Materiales y Métodos, o a verdaderas diferencias en velocidad de desarrollo de los sistemas vitales de la planta, En este trabajo no se tienen datos suficientes para derivar información sobre el particular.

Avanzando en la caracterización de los materiales a nivel de plántula, se exploró la posibilidad de diferenciar a genotipos del dialélico en su capacidad de acumular materia seca. Con este propósito, se determinó el peso fresco y seco de las estructuras raíz seminal y parte aérea (tallo) en maíces en etapa juvenil (de 2 a 3 hojas). Los resultados promedio de tres repeticiones aparecen en el Cuadro 4.4. El promedio general, ignorando al genotipo H dado su valor marginal, de peso fresco de raíz se ubica entre 1.5 y 2.2 g, mientras que el de tallo es de 1.6 a 2.02 g, prácticamente iguales. Por otra parte, el promedio de peso seco de las dos estructuras fue de 153 a 237 mg en raíz, y de 133 a 227 en tallo. Aunque los valores extremos más altos corresponden a peso seco raíz, el peso seco de tallo presentó valores superiores a 200 mg en la mayoría de los genotipos.

Los datos reportados en la literatura para peso seco de raíz y tallo en plántulas de maíz en etapa de dos hojas varía en función del manejo y el material varietal utilizado, *e.g.* Feil *et al.* (1990) reportan valores promedio para plántulas crecidas sin fertilización de 90 a 105 mg en peso seco raíz, y de 120 a 155 mg en tallo-parte aérea.

Cuadro 4.4 Valores promedio de las medidas de peso en los 10 genotipos de las cruzas dialélicas, del grupo CG<sub>4</sub>.

Genotipos	Peso Fresco Raíz (g)	Peso Fresco Tallo (g)	Peso Seco Raíz (mg)	Peso Seco Tallo (mg)
A	1.80	1.81	177	213
B	1.77	1.85	170	170
C	1.48	1.75	187	227
D	2.23	2.03	237	227
E	1.53	1.69	157	203
F	1.86	2.00	183	213
G	1.61	1.59	153	173
H	0.96	0.87	90	47
I	1.67	1.97	153	133
J	1.69	1.84	170	207
Media ± DE	1.66 ± 0.3	1.74 ± 0.3	167.7 ± 36.6	181.3 ± 57.7

Los datos para raíz se reportan como estadísticamente superiores a los observados en raíces de plántulas crecidas en fertilización alta en nitrógeno. 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. Los datos para peso de tallo y raíz en esta tesis discrepan de los reportados en las dos fuentes anteriores en dos aspectos, 1) los materiales de estudio, y 2) la edad de plántulas a la evaluación 14 vs 17 días post-siembra, lo que pudiera explicar en parte la superioridad de las mediciones.

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%. La superioridad de peso seco de tallo

sobre el de raíz lo reportan también Feil *et al.* (1990) y Abdel-Ghani *et al.* (2012).

La evaluación de las variables en plántula, abiertamente identificadas como métricas o cuantitativas, tales como PG, NH, LT, LR y NRC, se presentan en el Cuadro 4.5. La síntesis informativa consigna para cada fuente de variación y otros estadísticos, los grados de libertad (número entre paréntesis), los cuadrados medios de genotipos y del error experimental, la significancia de cada resultado, así como los porcentajes de CV y la  $R^2$ .

Cuadro 4.5 Concentrado de los análisis de varianza para cinco variables <sup>†</sup> en plántula, de los cuatro grupos generacionales segregantes de poliembrionía en maíz.

Estadísticos	PG	NH	LT	RL	NRC
Genotipos	(5) 168.3 <sup>†</sup>	(5) 0.2	(5) 2.7	(5) 1.1	(5) 2.5
	(9) 42.7	(9) 0.09	(9) 2.5	(9) 1.6*	(9) 0.8
	(9) 69.6**	(9) 0.50	(9) 3.2	(9) 0.5	(9) 2.4
	(10) 58.9	(10) 0.40**	(10) 4.3**	(10) 1.2	(10) 2.0*
Error	(10) 119.0	(10) 0.2	(10) 2.1	(10) 0.51	(10) 4.4
	(18) 25.8	(18) 0.05	(18) 1.4	(18) 0.6	(18) 0.5
	(18) 12.2	(18) 0.3	(18) 2.7	(18) 0.4	(18) 1.4
	(20) 55.4	(20) 0.1	(20) 1.7	(20) 0.5	(20) 0.7
$R^2$ (%)	58	65	69	53	23
	60	87	73	67	54
	75	65	61	49	45
	50	70	70	60	70
CV	12.4	19.5	19.1	12.8	46.4
	5.4	9.5	16.2	12.7	15.2
	3.7	23.2	19.8	11.1	24.7
	7.9	15.4	16.5	12.5	18.1

<sup>†</sup> PG = porcentaje de germinación, y valores promedio de NH = número de hojas, LT = longitud de tallo, LR = longitud de radícula(s), NRC = número de raíces de corona. <sup>†</sup> La posición vertical de estos valores corresponde al ciclo generacional (F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, CG<sub>3</sub>, CG<sub>4</sub>, respectivamente).

Como puede apreciarse, de los 20 análisis de varianza ejecutados, sólo en cinco de ellos se detectaron diferencias estadísticas ( $p < 0.05$  y  $< 0.01$ ) para genotipos, tres de ellos (variables NH, LT y NRC) se observaron en la generación CG<sub>4</sub>, otro a nivel de CG<sub>3</sub> (PG) y uno más en F<sub>2</sub> (LR). Con estos resultados se puede establecer que las diferencias estadísticas entre genotipos para la mayoría de las variables mencionadas se detectan en la generación avanzada de segregantes de PEm (nivel CG<sub>4</sub>), debido probablemente al estado de equilibrio en frecuencias alélicas alcanzado después de dos ciclos de recombinación genética a partir de F<sub>1</sub> combinando fuentes de germoplasma poliembriónico y exótico. Como lo establece la teoría del AP+, el apareamiento entre fenotipos iguales puede cambiar la proporción genotípica sin alterar la frecuencia alélica (Falconer y Mackay, 1996).

Los ANOVA resultantes (Cuadro 4.5) presentaron estadísticos válidos, a juzgar por los valores calculados de R<sup>2</sup> y CV; el primero detecta que el monto de la variación medida por el modelo aplicado es, en su mayoría (16 casos de 20), superior a 50 %, y el segundo establece una independencia de la varianza con respecto a la media en 17 de los 20 casos, ya que se calcularon porcentajes inferiores a 20 %, que en términos prácticos significa que la mayoría de los valores posibles del resultado del análisis se ubican en una proporción mayoritaria de la distribución alrededor de la media.

Es oportuno señalar que la fuente de variación “bloques o repeticiones” fue estadísticamente significativa para todas las variables, y en todos los casos generacionales. Como se señaló en el capítulo de Materiales y Métodos, la siembra de invernadero que ocurrió en fechas de febrero y marzo (época de transición entre invierno y primavera) se espació en tiempos de una semana para cada repetición. Tomando en cuenta los registros de temperaturas diarias (máximas y mínimas, ver Cuadro A1 del Apéndice) del entorno al invernadero, se pudo documentar que en la primera fecha de siembra y sus tres semanas consecutivas se presentaron fluctuaciones notables en temperatura, lo cual

afectó de manera significativa la germinación y crecimiento de las plántulas, diferenciándolas estadísticamente de las otras dos fechas consecutivas. Los datos del ANOVA para “repeticiones” aparecen en el Cuadro A2 del Apéndice.

Uno de los grupos de la generación CG<sub>4</sub>, establecidos en invernadero, corresponde al conjunto de 10 genotipos de cruza dialélicas. La evaluación de estos materiales incluyó, a más de las variables señaladas en el Cuadro 4.3, las variables relativas a peso fresco y seco de raíz y tallo, descritas en el Cuadro 4.4. Continuando con el análisis de los datos para este grupo, el Cuadro 4.6 contiene los análisis de varianza para todas las variables, peso fresco y seco incluidos. Por otra parte, en el Cuadro 4.7 se presenta los resultados de las pruebas de rango múltiple (Tukey,  $\alpha=0.05$ ) en las variables con significancia estadística.

Los resultados permiten detectar diferencias estadísticas entre genotipos para tres de las medidas de peso y la longitud de tallo ( $p<0.05$ ). Es aceptable y correspondiente que si existen diferencias de genotipos en desarrollo de tallo (longitud), también se presenten en cuanto a peso fresco y seco del mismo, es decir, que los genotipos de mayor crecimiento tuvieron una mayor acumulación de materia, medida como materia seca. De acuerdo a la comparación de medias, prueba de Tukey ( $\alpha = 0.05$ ), coincide que las cruza que destacaron en longitud de tallo, resulten como las más altas en cuanto a peso fresco y peso seco, *i. e.* los genotipos C, D y F son consistentemente los más altos en estas variables, destacando D sobre todos, que incluso es también estadísticamente superior en peso seco de raíz (Cuadro 4.7). El genotipo D se refiere a la progenie resultante de la cruce entre “segregantes CG<sub>3</sub> (Comercial 1 x NAP)” y “segregantes CG<sub>3</sub> (Comercial 3 x BAP)”.

Cuadro 4.6 Análisis de varianza en nueve variables medidas en plántula en los 10 genotipos resultantes de cruzas dialélicas.

Estadísticos	PG (%)	NH	LT (cm)	LR (cm)	NRC	PFR (g)	PFT (g)	PSR (mg)	PST (mg)
CM Gen	(9) <sup>F</sup> 27.8	(9)	(9) 1.6**	(9) 0.7	(9) 4.7	(9) 0.3	(9) 0.3*	(9) 4032.9*	(9) 6389.9**
CM Rep	(2) 118.9*	(2)	(2) 18.6**	(2) 0.21	(2) 1.64	(2) 1.15**	(2) 1.23**	(2) 14175.3	(2) 19734.0**
CM E	(18) 21.28	(18)	(18) 0.37	(18) 1.21	(18) 2.46	(18) 0.18	(18) 0.18	(18) 2421.23	(18) 1716.4
R <sup>2</sup> %	56	42	89	23	51	61	71	60	76
CV	5.0	20.2	11.0	17.9	26.2	25.8	20.3	29.4	22.4
Media	92.8	2.2	5.5	6.1	6.0	1.7	1.7	167.2	184.9

<sup>F</sup> El número entre paréntesis corresponde a los grados de libertad en cada ANOVA.

Cuadro 4.7 Comparación de medias de las variables que presentaron con diferencias estadísticas en los genotipos del dialélico (Tukey  $\alpha=0.05$ ).

Genotipos	LT	PFT	PST	PSR
A	5.6 ab	1.8 ab	211.3 a	177.3 ab
B	5.2 ab	1.8 ab	171.7 ab	170.3 ab
C	6.1 a	1.77 ab	226.3 a	185.3 ab
D	6.6 a	2.03 a	225.7 a	237.3 a
E	5.1 ab	1.67 ab	204.3 a	156.3 ab
F	6.1 a	2.0 a	212.0 a	181.0 ab
G	5.5 ab	1.6 ab	173.7 ab	154.0 ab
H	3.9 b	0.9 b	82.7 b	89.7 b
I	5.5 ab	1.97 a	133.0 ab	151.7 ab
J	5.6 ab	1.8 ab	208.0 a	169.0 ab
Diferencia mínima	1.76	1.04	121.28	144.05

Los efectos de aptitud combinatoria y los estimados de heredabilidad para ocho características de plántula se presentan en el Cuadro 4.8. Aquí, la información a destacar son los valores para efectos de ACG, ACE y heredabilidad, ya que lo concerniente a genotipos y repeticiones aparecen en el ANOVA descrito en el Cuadro 4.6. Como es de conocimiento general, la estimación de parámetros genéticos de este tipo depende en gran medida de la naturaleza de los genotipos bajo estudio. En esta investigación, los efectos aditivos fueron altamente significativos sólo para las variables LT y PST, mientras que los efectos no-aditivos fueron significativos ( $p < 0.05$ ) en las variables NRC, PFT, LT y PST.

En términos comparativos, los resultados de esta investigación y la de un estudio previo (experimentos del 2008, publicados en Espinoza *et al.*, 2012), utilizando un diseño dialélico método 1 de Griffing (1956) con los materiales BAP, NAP (con PEm) y Tuxpeño HO (no-PEm) y sus cruzas, permiten señalar que los efectos aditivos y de dominancia en las características de plántula (21 d de edad) y planta adulta son afines sólo en tendencias, pues discrepan en la significancia de efectos y en las variables que se involucran; en los dos estudios se detecta que los efectos aditivos son los más importantes en Rendimiento de mazorca, y que esta variable presenta correlación positiva con una de las variables medidas en plántula, sea NH o PST.

Los resultados publicados por Cervantes *et al.* (2006) con plántulas de 14 d, en seis líneas de CIMMYT detectaron tanto efectos aditivos como no-aditivos en las variables en características de vigor inicial de plántulas (NH y PST) y que los estimados heredabilidad fueron mayores que los calculados para características de semilla, apoyando la propuesta de una mayor efectividad de la selección en el primer grupo de variables. La  $h^2$  calculad para PST por ellos (19 %) fue prácticamente la misma a la obtenida en esta tesis.

Cuadro 4.8 Cuadrados medios y significancia para ACG y ACE en ocho variables de invernadero de los 10 genotipos derivados del dialélico, grupo CG4, en 2013.

F de v	Gl	NH	NRC	LR(cm)	LT(cm)	PFR(g)	PSR(mg)	PFT(g)	PST(mg)
Gen	9	0.15	4.76	0.67	1.56**	0.32	4032.9*	0.33*	6390**
Rep	2	0.58	1.64	0.21	18.62**	1.15	14175.3	1.23	19734.0**
ACG	4	0.47	0.95	0.97	2.17**	0.42	6063.6	0.26	10189.1**
ACE	5	0.23	7.81*	0.43	1.07*	0.23	2408.4	0.39*	5638.5*
Error	18	0.19	2.46	1.21	0.37	0.18	2421.2	0.18	1716.4
R <sup>2</sup>		0.42	0.51	0.23	0.89	0.61	0.6	0.71	0.76
CV		20.2	26.2	17.9	11	25.8	29.4	20.3	22.4
Media		2.1	6.0	6.1	5.5	1.7	167.2	1.74	184.9
h <sup>2</sup>		nd	nd	0.46	0.41	0.35	0.34	nd	0.19

Los datos puntuales de aptitud combinatoria para PST y NRC se presentan en los Cuadros 4.9 y 4.10. El único efecto significativo ( $p < 0.01$ ) de ACG corresponde al progenitor 3 y es negativo, lo cual impacta el promedio de crusa, situándolo como el más bajo. El progenitor 1 resultó ser el más alto, pero no señalado estadísticamente. Para NRC, la ACE más alta (1 x 4) corresponde al valor promedio más alto, lo que conduce a una heterosis media de 50 %. Aunque por la naturaleza de los progenitores (cruzas varietales) no se esperaba heterosis de importancia, es notable que bajo las condiciones de este experimento, todas las medias de crusa sean más altas que cualquiera de los promedios en testigos.



Cuadro 4.9 Efectos de aptitud combinatoria para peso seco de parte aérea-tallo (PST), datos de Invernadero, 2013.

Genotipo	17	19	20	21	22
17		177.3	170.3	185.3	237.3
19	-28.9		156.3	181.0	154.0
20	7.1	51.0**		89.7	151.7
21	16.0	12.9	-58.1*		169.0
22	5.8	-35.0	0.0	29.2	
Efectos de ACG	34.16	22.93	-52.73**	-6.96	2.6
Media de cruza	192.6	167.5	142.0	156.2	178.0

<sup>†</sup> Arriba de la diagonal se ubica el valor promedio de PST, abajo de la diagonal, el valor de la ACE.

Cuadro 4.10. Efectos de aptitud combinatoria para número de raíces de corona (NRC), datos plántula<sup>‡</sup>, Invernadero, 2013.

Genotipo	17	19	20	21	22
17		5.5	4.4	8.3	6.3
19	-0.19		6.7	5.6	4.9
20	-1.58*	1.35*		4.7	7.6
21	1.91**	-0.22	-1.27		6.1
22	-0.14	-0.94	1.50*	-0.42	
Efectos de ACG	0.16	-0.45	-0.24	0.21	0.31
Media Padres	5.8	4.3	5.3	5.1	4.2
Media de cruza	6.1	5.7	5.8	6.5	6.2
Media testigos:		T1 = 5.5	T2 = 4.5	T3 = 5.2	

<sup>‡</sup> Arriba de la diagonal se ubica el valor promedio de NRC, abajo de la diagonal, el valor de la ACE.

Por otra parte, con respecto a la **poliembrionía recuperada** a lo largo de cuatro generaciones sucesivas, los valores de PEm promedio observada a partir de los datos del conjunto de genotipos segregantes aparecen en el Cuadro 4.11. De acuerdo con el mecanismo de herencia propuesto para este fenómeno en las poblaciones poliembriónicas que desarrolla el IMM-UAAAN la proporción esperada de la clase mutante PEm en F<sub>2</sub> es de 6.25 % (Espinoza *et al.*, 2008; Rebolloza *et al.*, 2011), lo cual, acorde a los postulados del análisis genético mendeliano, se puede corroborar con una prueba de X<sup>2</sup> permitiendo la validez o rechazo de la hipótesis. Los resultados de esta investigación permitieron aceptar la hipótesis propuesta de 15:1. Esto, a pesar de que algunos genotipos exóticos pudieron afectar la expresión de la poliembriónía, dado la “penetrancia incompleta” que acompaña a esta versión de PEm.

Cuadro 4.11 Valores promedio de la proporción de la poliembriónía observada en los genotipos segregantes <sup>‡</sup>, de los cuatro grupos generacionales.

Condición fenotípica	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	CG <sub>3</sub>	CG <sub>4</sub>
PE	0	4.62	16.39	21.44
No-PE	100.00	95.38	83.61	78.56

<sup>‡</sup> Se iniciaron con F<sub>1</sub> de cruzas entre materiales exóticos x BAP o x NAP, luego la F<sub>2</sub>, y a partir de ésta, por apareamiento preferencial positivo las generaciones CG<sub>3</sub> y CG<sub>4</sub>.

La cuestión ahora es evaluar el efecto del AP+ en la frecuencia de la PEm al desarrollar los ciclos CG<sub>3</sub> y CG<sub>4</sub> sin apareamiento aleatorio. El efecto debe ser acorde a lo que establece la teoría: que en una población donde se practique AP+, es decir, apareamiento entre individuos de la misma condición, el procedimiento provoca cambios en la proporción genotípica más no en la frecuencia génica (Falconer y Mcakey, 1996).

En la interpretación de esta cuestión, tómesese en cuenta que la expresión de los fenotipos similares en apareamiento (PEm x PEm) poseen la misma

condición genética conferida por la interacción epistática de dos pares de genes en condición homocigótica recesiva. De este modo, no habrá modificación de la frecuencia alélica de la progenie para estos dos genes, pero si en la composición genotípica segregante para otros loci en la combinación de germoplasma de las dos fuentes en cruzamiento (No-PEm vs PEm). Este parece ser el caso (Cuadro 4.11) cuando plantas  $F_2$ , en condición poliembriónica, se aparean para generar a  $CG_3$ , y cuando éstas de la misma condición PEm, se aparean para generar a  $CG_4$ .

La frecuencia de PEm en los genotipos segregantes del grupo  $CG_3$  representa un incremento de alrededor de 250 % con respecto a lo esperado en  $F_2$ , lo cual debe considerarse como un cambio súbito muy notable, y que responde positivamente a las expectativas planteadas en esta investigación de recuperar en el corto plazo un mayor número de casos con planta PEm.

Por otra parte, el cambio observado en la cuarta generación es del orden de 350 % a lo esperado en  $F_2$ , y de 100% en el cambio operado de  $CG_3$  a  $CG_4$ . De este modo, cualquier grupo genotípico segregante de este tipo, en cuarta generación puede contar, en promedio, con 21 plantas dobles por cada 100 semillas; con esta proporción bastaría establecer en campo un lote con 4000 semillas para recuperar alrededor de 700 a 800 matas con dos o más plantas, tamaño suficiente para generar un grupo germoplásmico distintivo, donde cada individuo porta el par de loci en condición homocigota recesiva para PEm.

Con el propósito de explicar la respuesta de las proporciones de poliembriónía a los avances generacionales, se aplicó un análisis de regresión entre las dos variables. Los resultados del análisis aparecen en el Cuadro 4.12. Como puede apreciarse, la regresión es positiva y mayor de cero, y la ganancia por ciclo generacional es, en promedio, 7.6 % de poliembriónía, mayor a la proporción esperada en  $F_2$ . El coeficiente de regresión calculado mide el impacto del AP+ sobre la frecuencia de PEm en cada ciclo generacional.

También se corrió un análisis de regresión considerando un probable efecto cuadrático en el caso, sin embargo, los resultados de efecto lineal fueron estadísticamente los adecuados para explicar el cambio de la PEm en relación al progreso generacional.

Cuadro 4.12 Análisis de regresión de PEm con respecto a grupos generacionales.

Fuentes	CM	F - cal	Prob	R <sup>2</sup>	CV
CGs	289.48	59.90	0.016	0.97	20.71
Error	4.83				
A	-8.41				
X	7.609				

## **2) Ensayos de rendimiento, plantas adultas de tercera y cuarta generación segregantes de PEm, y parámetros genéticos**

La información sobre características agronómicas de importancia económica obtenida de genotipos identificados como tercera y cuarta generación de grupos segregantes del tipo PEm, aparecen en la serie de Cuadros 4.13 a 4.27. La cuestión que se discute centralmente es la efectividad del método sobre “poliembrionía recuperada” para constituir grupos genotípicos que incluyan la PEm, y que tengan potencial utilizable en el diseño de nuevas variedades de maíz, con buena aptitud de producción.

En el Cuadro 4.13 se presenta el resumen de los valores promedios para las variables FM, FF, IIM y REN en los cuatro ensayos. Los valores del completo de todas las variables bajo estudio aparecen en el Apéndice como A5 al A8.

La FM antecedió a la FF en todo caso, y los dos fenómenos presentaron variación en la edad promedio para alcanzar la floración, que está en función de grupos y los diversos ambientes de prueba. Es notorio que el grupo de cruza dialélicas presentó la menor variación en los dos ambientes de prueba, lo cual

podiera significar que la condición híbrida de su constitución pudo amortiguar mejor los efectos ambientales, sobre todo en la manifestación de floración femenina. Cabe hacer notar que los 10 genotipos dialélicos se evaluaron por primera vez en los dos ensayos de 2013, mientras que sus progenitores fueron evaluados en los dos años del estudio.

Cuadro 4.13 Valores promedio<sup>†</sup> de variables agronómicas<sup>‡</sup> de genotipos de los grupos generacionales CG<sub>3</sub> y CG<sub>4</sub> en los cuatro ensayos de rendimiento.

Ciclo agrícola y localidad	FM	FF	IIM	REN
P/V 2013, Buenavista, ambiente I	83 ± 3	88 ± 4	56 ± 4	4.46 ± 1.2
	84 ± 2	88 ± 4	55 ± 2	4.44 ± 1.4
	81 ± 1	83 ± 1	56 ± 4	7.02 ± 0.9
P/V 2013, Buenavista, ambiente II	90 ± 5	92 ± 4	44 ± 5	3.12 ± 0.5
	89 ± 2	89 ± 3	44 ± 3	4.27 ± 0.5
	87 ± 5	88 ± 5	50 ± 4	3.89 ± 1.2
P/V 2012, Buenavista	90 ± 4	92 ± 4	40 ± 4	6.50 ± 0.4
	92 ± 6	92 ± 5	42 ± 5	5.87 ± 0.4
P/V 2012, Derramadero	98 ± 2	100 ± 3	40 ± 5	5.41 ± 0.5
	97 ± 2	97 ± 2	41 ± 5	5.67 ± 0.7

<sup>†</sup> En cada celda de ensayos 2013, el primer valor corresponde al promedio de progenitores, el segundo a los 10 cruzamientos dialélicos, y el tercero a testigos. En ensayos 2012, el primer valor es de progenitores y el segundo a testigos. <sup>‡</sup> FM =días a floración masculina, FF =a floración femenina. IIM =Índice inserción mazorca, REN =rendimiento de mazorca t ha<sup>-1</sup> 14.5% de humedad.

El índice de inserción de mazorca resultó, en lo general, en un valor un poco más alto de 50 % con la peculiaridad de que se observó una reducción significativa general a 45 % en el Ambiente Buenavista II de 2013, y en la localidad de Derramadero, 2012. Es muy probable que la baja se deba al ambiente adverso de esas localidades para el desarrollo del cultivo. El promedio de IIM para el grupo testigo fue igual o superior a 50 %.

El REN presentó variaciones importantes a través de genotipos y ambientes. Los genotipos del grupo Progenitores presentaron los cambios más notables, ya que el año 2012, los promedios en REN se ubicaron entre 5 y 6 t ha<sup>-1</sup>, con ventaja para la localidad Buenavista, sin embargo, en los ensayos de 2013, la producción promedio más alta correspondió al ambiente Buenavista I, con un rendimiento promedio ligeramente arriba de 4 t, mientras que en el ambiente Buenavista II, el declive es aún mayor al observarse un REN promedio que apenas superó las 3 t. El efecto de años es notable, y en los ambientes de 2013 todo parece indicar que a estos materiales les impactó de manera adversa la fecha de siembra tardía (24 de junio, 2013).

Por otra parte, el grupo de 10 cruzas dialélicas resultó ser el más estable de los tres, con una diferencia de rendimiento de 350 Kg entre los dos promedios de Buenavista I y II. Como puede verse, las combinaciones híbridas de los progenitores, reflejadas en el comportamiento de las 10 cruzas, presentan una mayor plasticidad para responder a los cambios en el ambiente de producción.

Los materiales híbridos utilizados como testigos son particulares para cada año. En los ensayos de 2012 se incluyeron tres materiales comerciales, dos de marca internacional (T1 y T3) y uno nacional (T2); en 2013 los testigos fueron la población Tuxpeño HO (nuevo T3), un híbrido comercial nacional (el mismo T2 de 2012), y un híbrido experimental del IMM-UAAAN (nuevo T1). El REN de testigos 2012 estuvo en el rango de 5 a 6 t, mientras que en 2013 el rango estuvo entre 4 y 7 t ha<sup>-1</sup>, donde el promedio más bajo se observó en el ambiente Buenavista II. De cualquier forma, el desempeño de los híbridos se vio muy afectado por las condiciones agrícolas de bajos insumos como es la practicada en este trabajo. Considérese que si el índice de desgrane fuera de 0.22, la producción de grano al 14.5 % de humedad caería en el rango de 3 a 5 t ha<sup>-1</sup>, que indican un pobre desempeño productivo tratándose de materiales híbridos. Los datos promedio para cada material pueden consultarse en los cuadros de A5 a A8 del Apéndice.

Es interesante observar que el REN en mazorca de los grupos Progenitores y 10 Cruzas dialélicas, productos de la combinación de germoplasma exótico y poliembriónico, presentaron en estos 4 ensayos valores promedio de 3 a 6.5 t ha<sup>-1</sup>, y que aplicando el mismo índice de desgrane (0.22) significarían un REN en grano al 14.5 % en el rango de 2.3 a 5 t ha<sup>-1</sup>, lo cual puede considerarse como bueno para genotipos de este tipo, y equivalentes a lo señalado por Glover *et al.* (2005) quienes reportan rendimientos entre 5 y 7 t ha<sup>-1</sup> para 10 poblaciones y sus cruas dialélicas, derivadas de la combinación de germoplasma de maíz Chino y Norteamericano.

El respaldo estadístico para la discusión de esta parte de los ensayos se presenta a través de dos de las variables más significativas de la producción de maíz, como son días a la floración femenina (FF) y rendimiento (REN). El resumen de los ANOVA para estas variables en los dos ensayos de 2012 aparece en el Cuadro 4.14, y la prueba de medias respectiva, en el Cuadro 4.15. El análisis estadístico conjunto de las dos localidades y las pruebas de medias para las dos variables aparecen en los Cuadros 4.16 y 4.17.

Cuadro 4.14 Resumen de los ANOVA de cada uno de los ensayos de rendimiento en genotipos de maíz segregantes de la poliembrionía, ciclo P/V - 2012.

Estadísticos	FF <sup>†</sup>	Buenavista		Derramadero	
		REN	FF	REN <sup>‡</sup>	
GI <sub>Gen</sub>	8	8	8	8	
GI <sub>EE</sub>	18	18	18	18	
CM <sub>Gen</sub>	36.5	1.6**	55.3**	1.1*	
CM <sub>EE</sub>	19.9	0.3	10.1	0.4	
CV	4.8	7.9	2.4	11.1	
R <sup>2</sup> %	45	73	49	57	
Media general	92	6.2	98	5.6	

<sup>†</sup> FF = días a floración femenina, <sup>‡</sup> REN = toneladas de mazorca ha<sup>-1</sup> a 14.5 % de humedad.

El REN presentó diferencias significativas entre genotipos en las dos localidades, destacando que los materiales de mayor producción fueron dos que pertenecen al grupo de “Progenitores” y quienes superaron a los testigos con 0.5 a 1.2 t en Buenavista, y con aproximadamente media tonelada en Derramadero.

Cuadro 4.15 Prueba de medias<sup>‡</sup> entre genotipos para las variables FF y REN en los dos ensayos, ciclo P/V – 2012.

Genotipos	Buenavista		Derramadero	
	FF	REN	FF	REN
17	90.0	6.37 abc	95.7 ab	4.92 ab
18 <sup>¥</sup>	89.0	6.80 ab	102.0 a	4.55 b
19	99.7	6.63 ab	102.3 a	5.72 ab
20	90.3	5.40 c	100.3 a	5.81 ab
21	93.3	6.94 a	101.7 a	6.24 a
22	89.0	6.83 a	97.0 ab	6.22 a
T1	91.0	6.55 abc	99.3 a	5.34 ab
T2	90.0	6.47 abc	103.0 a	5.98 ab
T3	94.7	5.58 bc	89.7 b	5.68 ab
Media Progenitores	92 ± 4	6.50 ± 0.4	100 ± 3	5.41 ± 0.5
Media Testigos	92 ± 5	5.87 ± 0.4	97 ± 2	5.67 ± 0.7

<sup>‡</sup> Tukey,  $\alpha = 0.05$ . <sup>¥</sup> Progenitor que no participa en la generación de las 10 cruzas dialélicas.

Con respecto a la variable FF se detectó diferencias entre genotipos sólo en la localidad de Derramadero; el rango de la variable se ubicó entre 90 y 103 días. Los resultados permiten señalar que las condiciones de producción adversa, acentuada por sequía de orden pluvial y de riegos escasos aplicados en la localidad, retardaron la floración. Un caso menor fue el observado en Buenavista, donde el rango para la variable FF fue de 1 a 3 días menos que en Derramadero.



Cuadro 4.16 Resumen del análisis de varianza combinado de los ensayos de rendimiento maíz en Buenavista y Derramadero, ciclo P/V - 2012.

FV	GI	FF	REN
Loc	1	661.50**	8.64**
Rep (Loc)	4	7.61ns	0.34ns
Gen	8	43.50*	1.23**
Loc * Gen	8	46.58*	1.46**
Error	32	15.88	0.32
R <sup>2</sup> %	-	74	76
CV	-	4.18	9.4
Media general	-	95.4	6.0

El análisis combinado para las dos localidades en 2012 permite señalar significancia estadística en FF para localidades ( $p < 0.01$ ), genotipos ( $p < 0.025$ ) e interacción genotipos x localidades ( $p < 0.05$ ). En REN, la significancia estadística es en las mismas fuentes de variación pero a nivel de probabilidad ( $p < 0.01$ ). Las pruebas de medias (Tukey,  $\alpha = 0.05$ ) permiten corroborar las diferencias en el comportamiento de los genotipos a través de ambientes, para estas dos variables. Los genotipos en Buenavista fueron, en promedio, menos tardíos en floración y de mayores rendimientos. A pesar de ello, el REN pudiera ser apreciable para la producción de maíz en la región.

Cuadro 4.17 Comparación de medias de floración femenina y rendimiento a través de ambientes, ensayos de rendimiento maíz, ciclo P/V-2012.

Ambiente	FF	REN
Buenavista	92 b	6.2 a
Derramadero	99 a	5.6 b
DM	2.26	0.4

Siguiendo con los resultados derivados del análisis combinado para los dos ensayos de 2012, En el Cuadro 4.18 se presentan las pruebas de multi-rango para genotipos en FF y REN. Como puede apreciarse, genotipos pertenecientes al grupo Progenitores, generación CG3, presentaron los mejores resultados para estas dos variables. Los híbridos comerciales utilizados como testigos tuvieron un bajo desempeño, probablemente por las condiciones adversas de producción, principalmente en la localidad de Derramadero. Los promedios altos en FF se vieron influidos por valores que rebasaron los 100 días a floración en esta segunda localidad (Cuadro 4.15), y una reducción en REN de una tonelada.

Cuadro 4.18 Prueba de medias para genotipos resultante del análisis de varianza combinado para los ensayos Buenavista y Derramadero, P/V - 2012.

Genotipo	FF	REN
17	93 b	5.8 abc
18	95 ab	5.7 bc
19	101 a	6.2 abc
20	95 ab	5.8 abc
21	97 ab	6.8 a
22	93 b	6.7 ab
T1	96 ab	5.8 abc
T2	95 ab	5.9 abc
T3	92 b	5.4 c
DM	7.6	1.1
Media P	96 ± 6.8	6.2 ± 1.2
Media T	95 ± 5.9	5.7 ± 1.2

Los resultados 2013 de los ensayos de comportamiento productivo, indicaron una tendencia semejante a los obtenidos en 2012. De acuerdo a la información derivada de los análisis de varianza en los dos ambientes (Cuadro 4.19), los genotipos presentaron diferencias estadísticas sólo para REN en los

dos ambientes (a  $p < 0.05$  en Ambiente I, y a  $p < 0.01$  en Ambiente II). Las diferencias significativas en REN permiten señalar una superioridad en el desempeño de los genotipos en el Ambiente I, significando una tonelada más de mazorca que el promedio para Ambiente II. Por otra parte, aunque no fueron estadísticamente diferentes, la FF promedio resultó ser 3 días más tardía en el ambiente II.

Cuadro 4.19 Resumen de los ANOVA para los ensayos desarrollados en los Ambientes I y II, Buenavista 2013.

FV	gl	Ambiente I		Ambiente II	
		FF	REN	FF	REN
Gen	17	29.19 ns	5.97*	13.78 ns	2.77**
Error	18	17.47	1.9	20.47	0.56
R <sup>2</sup> %	-	61	75	39	81
CV	-	4.8	28.2	4.5	19.4
Media	-	86.9	4.9	90.1	3.9

Las pruebas de medias para REN, en los dos ambientes, aparecen en el Cuadro 4.20. Como puede apreciarse, la comparación de medias de REN indicó jerarquías diferentes para los genotipos en uno y otro ambiente, lo que indica la posibilidad de interacción genotipo x ambiente. Los seis genotipos más rendidores (de 8 a 5 t ha<sup>-1</sup>) en Ambiente I incluyen a uno (el 1 que es tercer lugar) de los genotipos Progenitores, a dos de las cruzas dialélicas (H y E, que son cuarto y sexto lugar) y a los tres testigos (T2 primero, T1 segundo y T3 quinto lugar), mientras que en Ambiente II, los seis genotipos sobresalientes (de 7 a 4.3 t ha<sup>-1</sup>) son cuatro de los genotipos de cruzas dialélicas (I, J, F y G, primero, segundo, cuarto y sexto lugar) y los testigos 1 y 2 (primero y quinto lugar). Los materiales consistentes en los dos ensayos fueron los testigos 1 y 2, híbridos tri-lineales que comparten uno de los progenitores.

El análisis de varianza conjunto para los Ambientes I y II en Buenavista, 2013, permitió detectar diferencias estadísticas ( $p < 0.01$ ) entre genotipos e interacción genotipo x ambiente sólo en la variable REN (Cuadro 4.21). La significancia de la interacción G x A permitió corroborar el desempeño inconsistente de la mayoría de los 18 genotipos en los dos ambientes, significándose el II como el de mayor impacto negativo en el rendimiento de mazorcas. Los estadísticos acompañantes indican lo adecuado del modelo aplicado, aunque la medida de independencia de la variación con respecto a la media general (CV) para REN resultó ligeramente alta.

Las pruebas multi-rango para los genotipos en el análisis combinado (Cuadro 4.22) utilizando Tukey,  $\alpha = 0.05$ , permiten señalar la consistencia de los testigos T1 y T2, pero también permite corroborar que varios de los genotipos que segregan para PEm en la tercera y cuarta generación, son capaces de producir volúmenes significativos bajo las condiciones agrícolas que fueron manejados.

Cuadro 4.20 Prueba de medias<sup>‡</sup> para genotipos de los ensayos de rendimiento en Ambientes I y II, Buenavista 2013.

Genotipo	Ambiente I		Ambiente II	
	FF	REN	FF	REN
17	83.0 ns	6.93 ab	92.5 ns	3.08 abc
19	92.5 ns	4.54 ab	94.0 ns	3.02 abc
20	86.0 ns	4.36 ab	93.0 ns	4.09 abc
21	93.0 ns	3.04 b	89.5 ns	2.89 bc
22	83.5 ns	3.45 b	91.5 ns	2.50 bc
A	90.5 ns	4.32 ab	92.0 ns	4.02 abc
B	83.0 ns	4.31 ab	88.0 ns	3.68 abc
C	86.0 ns	3.89 ab	86.0 ns	3.66 abc
D	88.5 ns	3.97 ab	87.0 ns	3.69 abc
E	89.0 ns	4.98 ab	89.0 ns	3.91 abc
F	90.0 ns	4.10 ab	91.0 ns	4.83 abc
G	89.5 ns	4.56 ab	90.0 ns	4.29 abc
H	87.0 ns	5.30 ab	91.0 ns	1.97 c

I	88.0 ns	4.60 ab	92.5 ns	6.91 a
J	86.5 ns	4.33 ab	89.5 ns	6.77 a
TI	79.5 ns	7.68 ab	92.0 ns	5.19 ab
T2	88.5 ns	8.15 a	89.0 ns	4.39 abc
T3	80.5 ns	5.25 ab	84.0 ns	2.10 c
DM	16.8	4.6	18.2	3.9

‡ Genotipos con la misma letra son estadísticamente iguales. Las letras negritas señalan a los genotipos de mayor rendimiento.

Los seis materiales más rendidores del conjunto evaluado son: uno del grupo de Progenitores (el 1, cuarto lugar), tres del grupo de cruzas dialélicas (C, J y B, tercero, quinto y sexto lugar, respectivamente) y los testigos T1 y T2, primero y segundo lugar.

Cuadro 4.21 Análisis de varianza combinado para los ensayos Ambiente I y Ambiente II, Buenavista 2013.

FV	GI	FF	REN
Amb	1	168.1 ns	16.7 ns
Rep (Amb)	2	51.5 ns	1.2 ns
Gen	17	23.7 ns	5.5 **
Amb * Gen	17	16.7ns	3.2**
Error	34	17.4 ns	1.2
R <sup>2</sup> %	-	62	80
CV	-	4.7	25.3
Media	-	88.6	4.4

Cuadro 4.22 Comparación de medias entre genotipos del análisis conjunto de los ensayos de rendimiento, Buenavista, 2013.

Genotipo	FF	REN
17	87.8	5.15 abc
19	93.3	3.58 ab
20	90.5	2.98 c
21	91.3	2.57 c
22	87.5	3.25 c
A	91.3	3.91 bc
B	85.5	4.81 abc
C	86.0	5.30 abc
D	87.8	3.97 bc
E	89.0	4.45 bc
F	90.5	4.15 bc
G	89.8	4.30 bc
H	89.0	3.76 bc
I	90.3	4.17 bc
J	88.0	4.96 abc
T1	85.8	7.44 a
T2	88.8	6.36 ab
T3	83.3	4.08 bc
DM	11.1	2.96
Media grupo Progenitores	90.0	3.5
Media grupo Cruzas dialélicas	88.7	4.4
Media Testigos	85.9	5.96

Los datos de ensayos 2013 se utilizaron para calcular los efectos de aptitud combinatoria, heredabilidad y heterosis a través de los métodos 4 de Griffing (1956) y el método II de Gardner y Eberhart (1966).

El resumen de los análisis por el método 4 aplicado a los datos de las variables FF y REN aparece en el Cuadro 4.23. Los estadísticos básicos acompañantes del análisis (CV y  $R^2$ ) fueron muy aceptables lo que justifica la aplicación del método 4 de Griffing (1956). Efectos de los dos tipos de aptitud

combinatoria fueron detectados sólo para REN en los dos ambientes, pero la significancia estadística al nivel máximo fue para ACE en el Ambiente II.

Cuadro 4.23 Cuadrados medios del análisis de cruzas dialélicas, genotipos pertenecientes al grupo CG<sub>4</sub>, Ambientes I y II Buenavista, P/V-2012.

FV	GI	FFI	RENI	FFII	RENII
Gen	9	9.67	1.99*	9.08	2.36**
ACG	4	10.17	2.13*	7.95	1.75*
ACE	5	9.27	1.87	10.00	2.84**
Error	9	19.98	0.57	9.24	0.28
R <sup>2</sup> %		38	88	62	90
CV		5.1	16.6	3.4	12.6
Media		87.5	4.6	89.6	4.2
h <sup>2</sup>		0.06	0.09	0.13	nd

Los datos puntuales de aptitud combinatoria para REN correspondiente al Ambiente II aparecen en el Cuadro 4.24. Como puede apreciarse, el rendimiento de mazorca de Progenitores estuvo en un rango de 2.5 t ha<sup>-1</sup> del Progenitor 22, a 4.09 t ha<sup>-1</sup> del Progenitor 20. Sin embargo, el efecto de ACG más alto y significativo fue para progenitor 22. Con estos resultados, las medias de Progenitores tienen poca utilidad en la predicción de la ACG; por otra parte, el cociente 0.62 resultante de la relación entre los cuadrados medios de ACE/ACG (Cuadro 4.23) resalta el papel de la ACE en la determinación de REN.

Cuadro 4.24 Promedios de rendimiento de cruzas (diagonal superior), efectos de ACE ( $S_{ij}$  diagonal inferior), efectos de ACG ( $g_j$ ), media de progenitores, de testigos, de cruzas de 5 genotipos segregantes de PEm. ACG y ACE calculadas utilizando el análisis del método 4 de Griffing. Datos de Ambiente II, Buenavista, 2013.

Genotipo	17	19	20	21	22
17		4.02	3.68	3.66	3.69
19	-0.26		3.91	4.83	4.29
20	0.88**	0.03		1.97	6.91
21	0.37	0.75*	-1.77**		6.77
22	-1.00*	-0.52	0.86*	0.65	
Efectos de ACG	-0.34	-0.48	-0.20	0.15	0.87**
Media Progenitores	3.08	3.02	4.09	2.89	2.50
Medias de cruzas	3.76	4.26	4.12	4.34	5.42
Media testigos	T1 = 5.92	T2 = 5.12	T3 = 2.79		

El nivel de producción de los materiales testigos en este Ambiente II fue próximo a 6 t (T1), mientras que las cruzas (20 x 21) y (21 x 22) se aproximaron a 7 t ha<sup>-1</sup>. Como se dijo antes, el nivel de heterocigosidad de los Progenitores por su origen, no los hacen candidatos para expresar niveles importantes de heterosis al desempeñarse en cruzamientos entre ellos, sin embargo, con los resultados observados, habría de tomar en cuenta otras consideraciones, tales como la procedencia u origen (distancia genética) y el patrón heterótico del enanismo, que está presente en los genotipos 20, 21 y 22 en condición heterocigótica.

Los cálculos de heredabilidad, sean en estos datos o los de invernadero (Cuadro 4.8 de la primera sección de este Capítulo) son valores pequeños, que pueden tomarse como una estimación particular para este trabajo. De hecho, la  $h^2$  de rendimiento para el Ambiente II resultó en un valor negativo, dado que el valor de CM de ACE fue mayor al de ACG. Sin embargo, cálculos sobre



variables como LT y PST, que en este trabajo fueron de (41 y 19 %) pueden compararse como muy semejantes con los reportados por Cervantes *et al.* (2006), o muy discordantes como los altos valores reportados por Abdel-Ghani *et al.* (2012). Además del material de estudio, también es determinante el método de análisis.

Los datos de los Ambientes I y II y los de invernadero para variables donde se cuenta con la pareja de datos, Progenitores-Progenie (cruzas dialélicas), se utilizaron para desarrollar el análisis del método II de Gardner y Eberhart (1966). Los resultados se muestran en el Cuadro 4.25. Los datos permiten acotar que los efectos de ACG (heterosis varietal) y de ACE (heterosis específica) fueron significativas para REN Ambiente II, a niveles de probabilidad de 0.01 y 0.05 respectivamente, y sólo ACG ( $p < 0.05$ ) para REN, Ambiente I. De las variables de invernadero consideradas en este análisis, sólo NRC presentó ACE significativa ( $p < 0.01$ ).

Cuadro 4.25 Cuadrados medios obtenidos del análisis dialélico de 10 genotipos y sus 5 Progenitores para cuatro variables de plántula y dos de plantas productivas. Método II de Gardner y Eberhart. Datos, Buenavista, 2013.

FV	GI	NH	NRC	LR	LT	gl	FFI	RENI	FFII	RENII
Genotipos	14	0.34	4.28*	1.46	7.83*	14	19.92	3.32	10.49	2.37**
Variedades	4	0.47	1.46	2.46	9.28**	4	6.19	6.64*	52.5	3.74*
Heterosis	10	0.18	1.49	0.84	6.72**	10	8.18	1.29	20.7	1.32**
Heterosis	1	0.82	11.09	0.01	62.17**	1	4.27	1.06	16.0	0.32
Media										
Heterosis	4	0.23	0.95	2.11	5.0	4	19.37	2.97*	4.69	3.21**
Varietal										
Heterosis	5	0.23	7.84**	0.45	5.3	5	34.47	1.41	39.25	1.00*
Especifica										
Error	30	0.25	1.97	1.32	2.92	15	20.6	2.00	17.53	0.36
R <sup>2</sup> %	-	39	50	34	56	-	47	0.61	36	0.85
CV	-	22.02	24.86	18.72	26.96	-	4.54	32.65	4.64	15.97
Media	-	2.25	5.66	6.13	6.34	-	87.73	4.36	90.43	3.78

Los resultados de los dos métodos de análisis dialélico permiten derivar conclusiones semejantes en la calificación de los genotipos bajo estudio. En lo general, las combinaciones de germoplasma que representan, tanto los Progenitores como los 10 cruzamientos dialélicos, son materiales capaces de mostrar un buen comportamiento productivo y, en algunos casos, vigor híbrido.

En el Cuadro 4.26 se presenta los cálculos de heterosis media para los 10 genotipos, producto de la  $F_1$  directa entre los 5 Progenitores. En plántula, con excepción del genotipo B, la manifestación de la heterosis fue de manera generalizada en la variable NRC, destacando el valor observado en los genotipos C e I, donde la heterosis superó 50 %. Estos dos genotipos son producto de cruza entre materiales contrastados o de procedencia disímbola, e. g. con/sin genes de braquitismo, o de origen comercial diferente, lo que pudiera significar versiones diferentes de grupos heteróticos. Por otra parte, la manifestación de heterosis fue esporádica en las variables NH y LT, y de montos iguales o inferiores a 21 %.

Las variables estudiadas en etapa de planta adulta presentaron un comportamiento asociado al ambiente en que se desarrollaron. Para REN, la manifestación mayor de heterosis media fue en el Ambiente II. Para la variable FF, el ambiente I fue de contrastes, ya que cerca de la mitad presentaron una heterosis negativa, es decir, que los genotipos cruzados tuvieron más precocidad que los progenitores en promedio, mientras que la otra mitad presentó porcentajes entre 8 y 43 %, lo que significa que estos genotipos fueron, en lo general, más tardíos que sus progenitores. En el ambiente II, donde la floración fue 6 días más tardía que en el ambiente I, la heterosis tuvo valores muy cercanos a 1 %, lo que significa que progenitores y progenies tuvieron edades semejantes a la floración.

Cuadro 4.26 Heterosis Media para las cruzas generadas en el dialélico para variables de plántula y de planta adulta. Datos de invernadero, Ambiente I, Ambiente II, Buenavista, 2013.

Genotipos	NH	NRC	LT	REN I	FFI	REN II	FF II
A	-16	9	-39	-26	3	32	-1
B	-31	-21	-37	-24	-2	3	-5
C	-16	52	-33	-22	-2	23	-6
D	-16	26	-29	-24	6	32	5
E	-13	40	-26	12	-1	10	-5
F	-13	19	-21	8	-3	64	-1
G	-17	15	-30	14	2	55	-3
H	5	10	-43	43	-3	-44	-1
I	14	60	21	18	4	110	0
J	2	31	-28	34	-2	152	-1

Finalmente, se presenta en el Cuadro 4.27 la información relativa a un análisis de correlación entre variables medidas en invernadero y las de FF y REN, medidas en los ambientes I y II de Buenavista, 2013.

De los valores calculados de correlación se puede establecer que parece natural la alta asociación, positiva y de alta significancia, entre LT y las variables de peso, mientras más longitud, puede haber mayor peso de la plántula, sea en fresco o seca. Un razonamiento similar puede establecerse para la asociación altamente significativa y positiva entre PFT y PST. Sin embargo, cómo explicar una asociación de valor moderado, significativa ( $p=0.05$ ) y negativa entre LT y REN en el ambiente I. En términos comunes, la lectura es que la mayor longitud de tallo en plántula, impactará negativamente el rendimiento de la planta adulta. Por otra parte, REN en ambiente II no tuvo una asociación estadísticamente significativa con LT.

Cuadro 4.27 Coeficientes de correlaciones entre variables de plántula y planta adulta y su significancia en los Ambientes I y II.

	RC	LT	PFT	PST	REN I	FM I	REN II	FM II
RC		0.22	0.19	0.29	0.08	-0.35	0.02	-0.20
LT			0.79**	0.78**	-0.46*	-0.21	0.36	0.17
PFT				0.64**	-0.35	-0.41	0.45*	0.05
PST					-0.40	-0.41	0.43*	0.10

Es relevante señalar que se detectó asociación positiva y significativa ( $p=0.05$ ) entre las variables PFT y PST con REN II, lo cual pudiera ser un indicio de la capacidad de ciertos genotipos para concentrar materia en etapas tempranas del desarrollo de la planta, lo que al final del ciclo vegetativo de la planta puede significar altas probabilidades de incrementos en el rendimiento de mazorca-grano. En otras palabras, la selección de genotipos hacia mayor peso de plántula pudiera contribuir a mayores rendimientos. Abdel-Ghani *et al.* (2012) presentan datos similares en la relación PST y rendimiento.

## V. CONCLUSIONES

Con base en hipótesis y objetivos de este trabajo de investigación, y a la información generada por los protocolos experimentales aplicados, se puede concluir lo siguiente.

1. La poliembrionía en maíz (PEm) es una variante natural heredable, que puede ser aprovechada en la detección de características de importancia económica en la agricultura del cultivo.
2. La metodología descrita para generar y utilizar materiales que combinen germoplasma exótico con las fuentes IMM-UAAAN de PEm parece eficiente en el diseño de nuevos genotipos que manifiesten la poliembrionía recuperada.
3. Los parámetros genéticos estimados a través de las metodologías dialélicas del método 4 de Griffing y el II de Gardner y Eberhart fueron de utilidad en la calificación de los genotipos bajo estudio.
4. Los resultados permiten validar el modelo de herencia de dos loci epistáticos y penetrancia incompleta que ha sido propuesto para la poliembrionía que se estudia en el IMM-UAAAN. Además, se pudo constatar que esta PEm es un mutante complejo, asociado a manifestaciones múltiples en la etapa de plántula, tales como radículas y coleoptilos supernumerarios o múltiples, y en ocasiones, la presencia de dos mesocotilos.

## VI. RESUMEN

La poliembrionía en maíz (PEm) es una característica natural, originada por mutación, que se manifiesta de diversas maneras, y la más notable es la presencia de dos, tres y hasta siete tallos, de desarrollo completo, con capacidad de producir mazorcas. Los maíces con esta condición presentan en sus granos contenidos superiores en grasa cruda, lisina y triptófano, lo que les confiere calidad nutrimental. El potencial de producción y calidad de maíces que incluyen la poliembrionía hace deseable la incorporación del carácter PEm a variedades especializadas de maíz.

El presente trabajo de investigación explora la posible utilidad de la PEm en la generación de grupos genotípicos de valor en la eventual generación de variedades de maíz. Las metodologías aplicadas en este trabajo incluyen la derivación de grupos generacionales  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $CG_3$  y  $CG_4$  a partir de cruces iniciales entre materiales PEm x exóticos de tipo comercial.

Los grupos  $F_1$  y  $F_2$  se generaron de la manera mendeliana habitual. Los  $CG_3$  se generaron a partir de cruzamientos sólo entre plantas  $F_2$  que exhibían PEm. Los genotipos del grupo  $CG_4$  se originaron por apareamiento planta a planta dentro de cada genotipo segregante, y por cruzamiento dialélico del tipo método 4 de Griffing entre los cinco progenitores del grupo  $CG_3$ .

Los materiales de los cuatro grupos generacionales fueron evaluados en condición de plántula, bajo condiciones de invernadero. Las variables de respuesta fueron: por ciento de emergencia (PG), poliembrionía (PE), anormalidades (PA); número de coleoptilos (NC), de mesocotilos (NM), de raíces laterales seminales (NRL), de raíces de corona (NRC), de hojas (NH);

longitud de radícula (LR), de parte aérea-tallo (LT). Además, las variables de peso, fresco de raíz (PFR), de parte aérea-tallo (PFT), seco de raíz (PSR), y seco de parte aérea- tallo (PST). La evaluación de la capacidad de producción en planta adulta se evaluó sólo en materiales de los grupos generacionales CG<sub>3</sub> y CG<sub>4</sub>. Las variables de respuesta en los ensayos fueron: días a floración masculina (FM) y femenina (FF), altura de planta (AP), altura de la mazorca superior (AM), índice de inserción de mazorca superior (IIM), mala cobertura de mazorca (MC), presencia de fusarium en planta (fP), fusarium en mazorca (fM), mazorcas podridas (MP), y rendimiento en mazorca al 14.5 % de humedad (REN).

El diseño estadístico de bloques completos al azar, tres repeticiones, fue el aplicado en todas las evaluaciones de invernadero. Los ensayos de campo, en todas las localidades y en los dos ciclos agrícolas utilizaron un diseño estadístico de completamente al azar, dos repeticiones. Los análisis de datos incluyeron la aplicación de las técnicas del ANOVA, pruebas de rango múltiple (Tukey o LSD), regresión lineal, correlación simple, ajuste por covarianza número-de-plantas-rendimiento en los ensayos de rendimiento. En cuanto a la determinación de algunos parámetros genéticos se derivaron de los datos del dialélico, a los cuales se aplicó la metodología apropiada para el método 4 de Griffing (1956) y el método II de Gardner y Eberhart (1966).

Los resultados permitieron caracterizar y comparar los diferentes genotipos a través de las variables de respuesta evaluadas en invernadero y en los ensayos de campo. También permitieron corroborar el control genético de la PEm. Los datos de frecuencia PEm se sometieron a un análisis de regresión simple, en este análisis indicaron una ganancia de 7.6 % de casos en cada una de las cuatro generaciones sucesivas.

Los ensayos de rendimiento en el año 2012, en las dos localidades, mostraron diferencias estadísticas ( $p < 0.05$  o menor) entre localidades y entre

genotipos. El REN en mazorca, promedio fue de 5 a 7 t ha<sup>-1</sup> en Buenavista, y de 4.5 a 6 t ha<sup>-1</sup> en Derramadero.

Los parámetros genéticos se estimaron a partir de los análisis método 4 de Griffing y método II de Gardener y Eberhart. Las variables evaluadas en invernadero que resultaron significativas ( $p < 0.05$  ó  $0.01$ ) para ACG y ACE fueron NRC, LT y PST, y las de planta adulta fueron FF y REN. Se detectó presencia de heterosis en NRC, PST, y REN en el ambiente II de Buenavista, 2013. El análisis de correlación se puede establecer que PST es un buen indicador de incrementos en REN.

La conclusión más relevante de esta investigación establece que la metodología descrita para desarrollar análisis genético mendeliano acerca de la segregación de PEm en genotipos derivados de cruzas entre las fuentes poliembriónicas desarrolladas por el IMM-UAAAN con materiales exóticos, parece ser la adecuada para generar nuevos genotipos que expresen productivamente la poliembrionía recuperada.



## VII. 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/s10681-012-0759-0.
- Anónimo. Monografía del Maíz de Grano. Junio del 2011. p5. Financiera Rural.
- Castro, G. M. 1973. Maíces Superenanos para el Bajío. Boletín técnico Núm. 1. Escuela Superior de Agricultura "Antonio Narro" de la Universidad Autónoma de Coahuila. Saltillo, Coahuila. México. 20 p.
- 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. México. 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.
- Cervantes O. F., García S. G., Carballo C. A., Bergvinson D., Crossa J., Mendoza M. E., Moreno M. E. 2006. Análisis dialéctico para caracteres de vigor de semilla y de plántula en genotipos de maíz tropical. *Agricultura Técnica en México*. Vol.32. Núm. 1:77- 87.

CIMMYT. 2013. Banco de [www.cimmyt.org/](http://www.cimmyt.org/) Consulta 15 de Noviembre del 2013.

Díaz H, E. 2013. “Desarrollo de una Metodología para la Recuperación de Genotipos Poliembriónicos Segregantes en Maíz”. Tesis de Licenciatura por la Universidad Nacional Autónoma Antonio Narro. 54 pp. Saltillo, Coahuila. México.

Dickinson, A. C.; Jinks, J. L. 1956. A generalized analysis of diallel crosses. *Genetics* 41(1): 65-78.

Erdelska O. 1996. Poliembryony in Maize: Histological Analysis. *Acta Societatis Botanicorum Polanie*. Vol. 65, Nr. 1-2; 123-125,1996.

Espinoza, J., Vega, C., Navarro, E., Burciaga, G., 1998. Poliembrionía en maíces de porte normal y enano. *Agronomía Mesoamericana* 9(2):83-88.

Espinoza V. J, JM Alcalá, D Samano G, J Valdez R, H De León C y VM González V. 2012. Características de maíz en plántulas y su relación con la producción de plantas adultas de maíz involucrando poliembrionía. In: MA Estrada V y ML Villareal S (eds) *Avances y Resultados de Proyectos de Investigación 2008*. Segunda edición. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Dirección de Investigación. Libro electrónico [www.uaaan.mx](http://www.uaaan.mx) . Buenavista, Saltillo, Coahuila, México, 2012.

Espinoza V. J., Musito R. N., De León. C. H., González V. V. M., Samano. G. D., Gallegos. S. J. E. *Poblaciones Base para el Diseño de Variedades de Maiz Incluyendo la Poliembrionía*. Memorias de Investigación 2005. ISBN-968-844-048-5. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México, 2005.

- Espinoza, V, J, Vega, S, M, C, Estudios Genéticos Sobre Poliembriónía o Semillas Prolífica. Resultados de Proyectos de Investigación UAAAN-2003 ISBN-968-844-030-2. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México, 2003.
- Espinoza V., J. y M.C. Vega. 2000. Maíces de alta frecuencia poliembriónica. En: Memoria del XVIII Congreso Nacional de SOMEFI. Irapuato, Guanajuato, México. 15 al 20 de octubre, 2000. pp. 106-108.
- Espinoza V. J., Valdez L. L., González V.V. M., Musito R.N., Gallegos S.J.E., Sánchez L.J., Villarreal C.A.G Alcalá R.J.M 2008. Estudios Genéticos Sobre la Poliembriónía en Maíz. Análisis Retrospectivo. In : Libro Científico Anual Agricultura, Ganadería y Ciencia Forestal UAAAN-2006 ISBN-978-968-844-05-9. Pp2-8. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Coahuila, México.
- Espinoza-Velázquez J, J Valdés-Reyna, J M Alcalá-Rodríguez. 2012. Morfología y anatomía de radículas múltiples en plántulas de maíz derivadas de cariópsis con poliembriónía. Polibotánica 33: 207-221.
- Espitia C MM., F A Vallejo., D Baena. 2006. Efectos Heteróticos y Habilidad Combinatoria para el Rendimiento por Planta en *Cucurbita moschata* Duch. Ex Poir. Revista Facultad Nacional de Agronomía, Medellín. .
- 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.
- Falconer, D. S., and T. F. C. MacKay. 1996. Introduction to quantitative genetics. 4th edition. Longman Scientific & Technical, Burnt Mill, Harlow, United Kingdom.

Feil B., R Thiraporn., G Geisler., P Stamp. 1990. Root traits of maize seedlings- indicators of nitrogen efficiency? Plant and Soil. 123.155-159.

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.

Gardner, C. O.; Eberhart, S. A. 1966. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. Biometrics 22(3): 439-452. 9: 463-493.

Glover M A., D B Willmot., L L Darrah., B E Hibbard., X Zhu. 2005. Diallel Analyses of Agronomic Traits Using and U. S. Maize Germoplasm. Crop Sci. 45:1096-1102 (2005).

Gómez, J. R. 1983. Estudio sobre herencia y valor nutritivo de semilla de maíz con doble embrión. Avances de investigación en maíz. Instituto Mexicano del Maíz Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo Coah, Méx.

González. V.M., V.J Espinoza., R.V. Mendoza., H. C. De León., Ma. T. Torres. 2011. Caracterización de Germoplasma de Maíz que Combina un Alto Contenido de Aceite Y Poliembriónía. Universidad y Ciencia Trópico Húmedo. Instituto Mexicano del Maíz-UAAAN. Departamento de Ciencias Básicas-UAAAN. Coahuila, México. pp 159-164.

Gowen J W ed. 1952. Heterosis. Iowa State College Press, Ames. 552 p.

Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to dialled crossing systems. Australian. J. Biol. Sci.

- Hallauer A R, F O Miranda (1988) Quantitative Genetics in Maize Breeding. Iowa State University Press. USA. pp 468.
- Hayman, B. I. 1954. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics* 39(6): 789- 809.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). El Sector Alimentario en México 2012. Pp 50.
- Jinks, J. L.; Hayman, B. I. 1953. The analysis of diallel crosses. II. Maize Genetics Corporation Newsletter 27: 48-54.
- Kang, M. S. 1994. Applied Quantitative Genetics. M. S. Kang Publisher, Baton Rouge. LA. pp. 157.
- Kempthorne, O. 1956. The theory of diallel cross. *Genetics* 41: 451-459.
- Kermicle, J.L. 1969. Androgenesis conditioned by a mutation in maize. *Science*, 166: 1422-1424.
- Kermicle, J, L. 1971. Pleiotropic effects on seed development of the indeterminate gametophyte gene in maize. *Am. J. Bot.* 58:1-7.
- Kiesselbach. T. A. 1926 False polyembryony in maize. *American Journal of Botany*, 13(1): 33-34
- MaizeGBD. 2013. MaizeGDB [www.maizegdb.org/](http://www.maizegdb.org/) fecha de consulta 27 de Septiembre 2013).
- Méndez Montealvo, G., Solorza Feria, J., Velázquez del Valle, M., Gómez Montiel, N., Paredes López, O., Bello-Pérez, L.A. 2005. Composición

química y caracterización calorimétrica de híbridos y variedades de maíz cultivadas en México. *Agrociencia* 39:257-274.

Morgan, D. T., Rappleye J. R., 1951. Polyembryony in maize and lily, following X-irradiation of the pollen. *J. Hered.* 42:91-93.

Naspolini V., E E Gomes., R Torres., J R Moro. 1981. General and Specific Combining Ability for Yield in a Diallel Cross Among 18 Maize Populations (*Zea mays* L.) *Rev. Brasil. Genet.* IV, 4, 571-577 (1981).

Nielsen, R. L. 2001. Corn root development. Agronomy Dept., Purdue University. West Lafayette, IN 47907-1150.

Nomenclátor del Estado de Coahuila. México 1983. p. 12.

Paliwal, R. L., H.R Lafitte., G. Granados., A. D. Violic. 2001. El maíz en los trópicos: Mejoramiento y Producción. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.

Pesev, N.R., Petrovic, LjZecevic & M. Milosevic. 1976. Study of possibility in raising maize in breed lines with two embryos. *Theor. Appl. Genet.* 47: 197-201.

Pérez B, P. 2009. "Origen de los brotes múltiples en la población de maíz UAAAN-IMM-BAP". Tesis de Licenciatura por la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. 76 pp. Mexico, D. F.

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

Pollacsek, M. 1984. Twin stalks in maize. Maize Genetics Cooperation Newsletter 58: 58:56.

Programa Nacional de Desarrollo Rural Integral (PRONADRI). Proyecto Estratégico de Fomento a la Producción de Maíz. 1987. ISBNB-968-800-187-2. p. 144.

Pilu, R. 2000. "The twin triat maize" Maize Genetics Cooperation Newsletter.74:51.

Randolph LF (1936) Developmental morphology of the caryopsis in maize. J Agric Res 53:881–916

Rebolloza H, H, J Espinoza Velázquez, D Sámano Garduño, V. M. Zamora Villa. 2011. Herencia de la Poliembrionía en dos Poblaciones Experimentales de Maíz. Revista Fitotecnia Mexicana, Sociedad Mexicana de Fitogenética, A.C. Chapingo, México pp. 28-33.

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

Rodríguez, H., S.; Castro, G. M. 1978. Estudio sobre herencia de semillas con dos embriones. Avances de investigación en maíz, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Saltillo, Coahuila. México. p.19.

Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural y Pesca (SAGARPA). 2007. [www.sagarpa.gob.mx](http://www.sagarpa.gob.mx)

Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural y Pesca (SAGARPA). 2012. [www.sagarpa.gob.mx](http://www.sagarpa.gob.mx)

- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP) 2011.  
[www.siap.gob.mx/](http://www.siap.gob.mx/)
- Sprague, G. S.; Tatum, L. A. 1942. General vs Specific combining ability in single crosses of corn. *J. Amer. Soc. Agron.* 34:923-932.
- 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, P L. 2005. Ganancia en calidad nutrimental del grano como respuesta asociada a la selección para poliembrionía en maíz. Tesis de Maestría en Ciencias en Fitomejoramiento. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. 92 pp.
- Velázquez, P, D, F. 2013. “Poliembrionía y Enanismo en Genotipos Segregantes de Cruzamientos entre una Población de Maíz Poliembriónico y Líneas Endogámicas”. Tesis de Licenciatura por la Universidad Nacional Autónoma Antonio Narro. 60 pp. Saltillo, Coahuila. México.
- Viana J. M.S.; Cruz, D.; Cardozo, A. 1999. Theory and analysis of partial diallel crosses. *Genet. Mol. Biol.* 22(4): 591–599.
- Webber, J. M 1940. Polyembryony. *The Botanical Review.* Vol. VI No.1:575-594.
- Zhang Y., M. S. Kang, K. L. Lamkey. 2005. DIALLEL-SAS05: A comprehensive program for Griffing’s and Gardner-Eberhart analyses. *Agron. J.* 97:1097-1106.



## VIII. APÉNDICE

Cuadro A1. Temperaturas mínimas y máximas registradas de los meses de Febrero y Marzo

Fecha	Febrero		Marzo		Abril	
	Mínimas	Máximas	Mínimas	Máximas	Mínimas	Máximas
1			-1	30	13	40
2			0	32	9	39
3			2	25	9	39
4			2	25	13	45
5			3	32	7	40
6	8	45	4	35	15	40
7	3	46	3	40	9	37
8	5	45	10	33	9	39
9	9	33	5	45	9	39
10	9	33	1	39	8	40
11	8	35	1	40	8	33
12	8	34	1	40	7	40
13	9	32	2	39	8	40
14	8	45	2	41	9	39
15	2	35	7	45	8	40
16	2	45	9	32	9	40
17	2	33	9	32	12	40

---

Continuación.....

Cuadro A1.

Fecha	Mínimas	Máximas	Mínimas	Máximas	Mínimas	Máximas
18	7	48	8	38	8	39
19	12	32	7	39	7	35
20	13	31	7	38	2	32
21	9	26	8	39	7	39
22	7	31	9	39	8	38
23	9	32	7	39	9	39
24	7	31	2	34	9	31
25	-2	32	2	32	8	32
26	3	32	2	32	8	39
27	-1	32	4	33	13	38
28	-2	31	8	32	14	32
			9	39	10	39
			7	39	9	39
			8	40		
Media	5.87	35.61	4.77	36.06	9.13	38.07
DE	4.22	6.37	3.29	4.98	2.57	3.15

Cuadro A2. Concentrado de los análisis de varianza para cinco variables <sup>‡</sup> en plántula, de los cuatro grupos generacionales segregantes de poliembrionía en maíz.

Estadísticos	PG	NH	LT	LR	NRC
CM bloques	(5) 388.8 <sup>†</sup>	(5) 1.35*	(5) 16.6*	(5) 0.2	(5) 0.2
	(9) 192.3*	(9) 2.4**	(9) 22.8**	(9) 3.1*	(9) 1.4
	(9) 8.2	(9) 3.3 **	(9) 24.5**	(9) 1.4	(9) 0.007
	(10) 165.6	(10) 1.1**	(10) 17.3**	(10) 1.5	(10) 7.4**
CM Error	(10) 119.0	(10) 0.2	(10) 2.1	(10) 0.51	(10) 4.4
	(18) 25.8	(18) 0.05	(18) 1.4	(18) 0.6	(18) 0.5
	(18)12.2	(18) 0.3	(18) 2.7	(18) 0.4	(18) 1.4
	(20) 55.4	(20) 0.1	(20) 1.7	(20) 0.5	(20) 0.7
R <sup>2</sup> (%)	58	65	69	53	23
	60	87	73	67	54
	75	65	61	49	45
	50	70	70	60	70
CV	12.4	19.5	19.1	12.8	46.4
	5.4	9.5	16.2	12.7	15.2
	3.7	23.2	19.8	11.1	24.7
	7.9	15.4	16.5	12.5	18.1

Cuadro A3. Medias y desviación estándar de variables de planta adulta Buenavista 2012.

Genotipo	FM	FF	Ins	AP	AM	AR	AT
17	89 ± 3	90 ± 3	44 ± 5	226 ± 24	99 ± 13	0	0
18	88 ± 1	89 ± 4	49 ± 4	227 ± 23	111 ± 5	0	1.4 ± 2.5
19	98 ± 6	100 ± 8	52 ± 2	220 ± 14	114 ± 8	0	0
20	89 ± 3	90 ± 3	29 ± 2	141 ± 8	41 ± 4	0	0
21	91 ± 3	93 ± 4	34 ± 6	163 ± 33	56 ± 21	0	2.6 ± 4.4
22	88 ± 5	89 ± 4	33 ± 5	181 ± 21	59 ± 8	0	1.8 ± 3.0
TI	90 ± 5	91 ± 4	40 ± 7	210 ± 47	86 ± 34	0	0
T2	93 ± 9	90 ± 3	42 ± 2	202 ± 24	86 ± 9	0	0
T3	92 ± 3	95 ± 7	45 ± 6	188 ± 46	85 ± 25	0	0
Media P	90 ± 4	92 ± 4	40 ± 4	193 ± 20.5	80 ± 9.8	0	0.97 ± 1.7
Media T	92 ± 6	92 ± 5	42 ± 5	200 ± 39	85.6 ± 22.7	0	0

Continuación....

Cuadro A3. Medias y desviación estándar de variables de planta adulta Buenavista 2012

Genotipo	MC	FusP	MazP	FusM	Prol	REN
17	35.8 ± 12.4	2.1 ± 3.6	36.7 ± 1.8	0	121.2 ± 11.5	6.37 ± 0.8
18	36.2 ± 1.3	0	36.4 ± 8.0	0	111.2 ± 15.9	6.80 ± 0.8
19	31.2 ± 6.9	0	46.4 ± 13.9	0	111.2 ± 10.6	6.63 ± 0.4
20	40.9 ± 9.8	0	41.5 ± 19.8	0	112.0 ± 6.9	5.40 ± 0.4
21	26.5 ± 15.8	0	38.1 ± 10.3	0	106.6 ± 6.1	6.94 ± 0.4
22	19.4 ± 2.0	0	29.0 ± 6.4	0	125.1 ± 15.4	6.83 ± 0.6
				0		
TI	9.2 ± 11.0	0	23.2 ± 30.0	0	125.8 ± 25.0	6.55 ± 0.6
T2	0	0	15.1 ± 14.4	0	105.6 ± 9.6	6.47 ± 0.3
T3	7.4 ± 12.8	0	43.4 ± 39.4	0	107.7 ± 7.7	5.58 ± 0.4
Media P	31.7 ± 8.0	0.4 ± 0.6	38.0 ± 10.0	0	114.6 ± 11.1	6.50 ± 0.4
Media T	5.5 ± 7.9	0	27.2 ± 27.9	0	113.0 ± 14.1	5.87 ± 0.4

Cuadro A4. Medias y desviación estándar de variables de planta adulta Derramadero 2012

Genotipo	FM	FF	Ins	AP	AM	AR	AT
17	97 ± 1	96 ± 5	46 ± 8	136 ± 24	64 ± 20	0	0
18	99 ± 4	102 ± 4	40 ± 1	101 ± 17	41 ± 8	4.2 ± 7.2	22.0 ± 13.1
19	99 ± 4	102 ± 5	44 ± 4	119 ± 15	52 ± 6	5.6 ± 9.6	0
20	96 ± 1	100 ± 2	31 ± 5	76 ± 15	23 ± 5	0	0
21	99 ± 2	102 ± 4	42 ± 3	92 ± 18	39 ± 10	0	4.1 ± 7.2
22	97 ± 2	97 ± 1	37 ± 10	112 ± 20	43 ± 19	0	2.2 ± 2.4
TI	97 ± 1	99 ± 3	35 ± 7	142 ± 24	50 ± 20	0	0
T2	101 ± 2	103 ± 2	48 ± 1	138 ± 16	66 ± 9	2.2 ± 3.9	0
T3	94 ± 2	90 ± 1	41 ± 6	123 ± 11	50 ± 10	0	6.1 ± 5.6
Media P	98 ± 2	100 ± 3	40 ± 5	106 ± 18.2	43.7 ± 9.7	1.6 ± 2.8	4.7 ± 3.8
Media T	97 ± 2	97 ± 2	41 ± 5	134.3 ± 17	55.3 ± 13	0.7 ± 1.3	2.0 ± 1.3

Cuadro A4. Continuación.....

Genotipo	MC	FusP	MazP	FusM	Prol	REN
17	10.1 ± 4.2	0	19.2 ± 4.5	0	102.1 ± 3.6	4.92 ± 0.05
18	13.9 ± 5.2	0	20.8 ± 19.1	0	100.0 ± 0	4.55 ± 0.26
19	8.3 ± 7.2	0	12.4 ± 11.0	0	140.7 ± 44.9	5.72 ± 0.73
20	0	0	8.1 ± 8.4	0	125.0 ± 33.1	5.81 ± 0.41
21	6.5 ± 5.8	0	13.7 ± 7.5	0	106.3 ± 10.9	6.24 ± 0.69
22	0	0	4.8 ± 8.3	0	100.0 ± 0	6.22 ± 0.85
TI	4.2 ± 3.7	0	6.6 ± 7.2	0	102.0 ± 3.4	5.34 ± 0.35
T2	0	7.9 ± 13.7	11.1 ± 19.2	11.1 ± 12.7	98.3 ± 3.0	5.98 ± 0.89
T3	2.8 ± 4.8	0	13.9 ± 12.7	0	118.0 ± 22.4	5.68 ± 0.76
Media P	6.5 ± 3.7	0	13.2 ± 9.8	0	112.4 ± 15.4	5.41 ± 0.5
Media T	2.3 ± 2.8	2.6 ± 4.6	10.5 ± 13.0	3.7 ± 4.2	106.1 ± 9.6	5.67 ± 0.7

Cuadro A5. Medias y desviación estándar de variables de planta adulta Ambiente I Buenavista 2013

Genotipo	FM	FF	Ins	AP	AM	AR	AT
17	82 ± 4	83 ± 3	59 ± 4	205 ± 33	119 ± 13	0	0
19	84 ± 4	93 ± 5	63 ± 1	192 ± 16	119 ± 9	0	0
20	80 ± 1	86 ± 1	44 ± 6	105 ± 15	45 ± 0	0	0
21	87 ± 3	93 ± 4	58 ± 4	167 ± 5	98 ± 11	0	0
22	83 ± 4	84 ± 4	55 ± 4	186 ± 6	103 ± 11	0	3.4 ± 4.7
A	84 ± 1	91 ± 1	59 ± 1	167 ± 17	98 ± 11	0	0
B	79 ± 0	83 ± 4	52 ± 0	177 ± 21	93 ± 11	0	11.5 ± 7.4
C	83 ± 5	86 ± 9	59 ± 3	178 ± 4	105 ± 7	0	5.6 ± 7.8
D	82 ± 2	89 ± 4	57 ± 1	182 ± 17	103 ± 11	0	0
E	83 ± 4	89 ± 4	57 ± 5	191 ± 34	108 ± 11	0	0
F	86 ± 1	90 ± 9	54 ± 1	183 ± 10	98 ± 4	0	0
G	85 ± 2	90 ± 6	55 ± 1	188 ± 12	103 ± 4	0	0
H	86 ± 1	87 ± 1	63 ± 3	172 ± 2	108 ± 4	0	7.7 ± 10.9
I	89 ± 0	88 ± 3	41 ± 8	170 ± 37	70 ± 28	2.6 ± 3.7	0
J	84 ± 5	87 ± 1	49 ± 1	190 ± 21	92 ± 9	0	9.8 ± 6.4
TI	79 ± 0	80 ± 1	57 ± 8	199 ± 26	111 ± 1	0	2.5 ± 3.5
T2	86 ± 1	89 ± 2	55 ± 5	193 ± 11	105 ± 14	0	4.5 ± 6.4
T3	79 ± 0	81 ± 1	57 ± 0	188 ± 19	108 ± 11	0	14.3 ± 20.2
Media P	83.2	87.8	55.8	171.0	96.8	0	0.68
Media C	84.1	88.0	54.6	179.8	97.8	0.26	3.46
Media T	81.3	83.0	56.3	193.3	108.0	0	7.1



Cuadro A5. Continuación....

Genotipo	MC	FusP	MazP	FusM	Prol	REN
17	28.4 ± 11.9	28.7 ± 18.8	12.9 ± 4.1	0	138.4 ± 2.2	6.93 ± 1.5
19	26.1 ± 10.2	15.7 ± 22.1	8.7 ± 3.4	0	111.9 ± 1.0	4.54 ± 1.1
20	6.3 ± 8.8	31.3 ± 26.5	6.3 ± 8.8	0	116.7 ± 23.6	4.36 ± 0.6
21	7.7 ± 10.9	11.6 ± 16.3	3.6 ± 5.0	0	96.2 ± 5.4	3.04 ± 1.0
22	16.5 ± 14.4	26.7 ± 9.4	9.5 ± 4.0	0	103.3 ± 4.7	3.45 ± 0.2
A	23.8 ± 10.0	0	13.3 ± 3.0	2.8 ± 4.0	92.3 ± 10.9	4.32 ± 1.8
B	17.4 ± 6.9	19.8 ± 19.1	9.1 ± 4.9	2.8 ± 4.0	99.7 ± 8.4	4.31 ± 2.1
C	23.0 ± 22.5	9.9 ± 6.2	29.0 ± 9.5	3.6 ± 5.0	122.2 ± 39.3	3.89 ± 2.6
D	24.3 ± 9.3	29.0 ± 24.3	13.6 ± 2.5	0	98.0 ± 13.8	3.97 ± 0.5
E	12.1 ± 5.3	9.4 ± 1.6	6.8 ± 2.1	0	99.6 ± 22.9	4.98 ± 2.1
F	11.5 ± 2.1	13.4 ± 9.4	16.7 ± 23.5	0	118.3 ± 11.8	4.10 ± 0.2
G	11.8 ± 3.7	11.4 ± 3.9	11.7 ± 10.7	0	109.0 ± 17.4	4.56 ± 1.1
H	47.8 ± 13.2	7.7 ± 10.9	29.4 ± 8.9	7.4 ± 0.4	137.4 ± 12.4	5.30 ± 1.8
I	15.5 ± 1.6	21.5 ± 30.3	0 ± 0	0	142.9 ± 60.6	4.60 ± 0.9
J	33.8 ± 32.9	30.1 ± 2.1	19.6 ± 12.8	5.3 ± 7.4	115.4 ± 59.1	4.33 ± 1.4
TI	13.1 ± 2.8	2.8 ± 3.96	8.1 ± 4.3	0	121.4 ± 9.0	7.68 ± 0.03
T2	3.9 ± 5.4	12.6 ± 5.0	0	9.1 ± 12.9	105.2 ± 18.3	8.15 ± 1.4
T3	17.4 ± 5.7	9.8 ± 3.8	6.9 ± 0.3	3.6 ± 5.0	101.0 ± 39.1	5.25 ± 0.93
Media P	17	22.8	8.2	0	113.3	4.46 ± 0.9
Media C	22.1	15.2	14.9	2.2	112.5	4.44 ± 1.4
Media T	11.47	8.4	5.0	4.2	109.2	7.02 ± 0.78

Cuadro A6. Medias y desviación estándar de variables de planta adulta ambiente II Buenavista 2013

Genotipos	FM	FF	Ins	AP	AM	AR	AT
1	88 ± 4	93 ± 8	47 ± 4	168 ± 0	79 ± 6	0	0
2	92 ± 4	94 ± 3	52 ± 2	177 ± 14	91 ± 4	0	0
3	92 ± 9	93 ± 7	32 ± 9	115 ± 9	37 ± 13	0	0
4	89 ± 2	90 ± 1	42 ± 9	97 ± 0	41 ± 10	0	0
5	91 ± 4	92 ± 2	48 ± 1	154 ± 0	73 ± 3	0	0
A	89 ± 7	92 ± 8	43 ± 1	156 ± 4	66 ± 3	0	16.6 ± 23.5
B	87 ± 6	88 ± 7	35 ± 1	162 ± 7	57 ± 3	3.9 ± 5.4	0
C	85 ± 1	86 ± 1	45 ± 1	171 ± 51	78 ± 2	6.3 ± 8.8	0
D	87 ± 2	87 ± 3	42 ± 4	168 ± 6	71 ± 9	0	0
E	87 ± 1	89 ± 1	41 ± 1	167 ± 5	69 ± 19	0	0
F	91 ± 2	91 ± 1	49 ± 6	176 ± 22	86 ± 22	0	0
G	91 ± 1	90 ± 1	50 ± 8	172 ± 13	78 ± 21	0	0
H	90 ± 2	91 ± 1	50 ± 2	162 ± 27	81 ± 18	0	0
I	92 ± 1	93 ± 1	41 ± 7	136 ± 4	55 ± 8	0	0
J	89 ± 1	90 ± 1	43 ± 1	147 ± 9	64 ± 2	0	0
TI	91 ± 7	92 ± 6	50 ± 5	180 ± 1	89 ± 9	0	0
T2	88 ± 1	89 ± 0	51 ± 5	185 ± 4	94 ± 6	0	3.9 ± 5.4
T3	83 ± 8	84 ± 8	49 ± 2	154 ± 15	74 ± 4	0	0
Media P	90.4	92.4	44.2	142.2	64.2	0	0
Media C	88.8	89.3	43.9	161.7	70.5	1.01	1.66
Media T	87.3	88.3	50.0	173.0	85.7	0	1.28

Cuadro A6 Continuación....

Genotipos	MC	FusP	MazP	FusM	Prol	Ren
1	10.0 ± 14.1	0	17.5 ± 10.6	0	100.0 ± 0	3.08 ± 0.7
2	30.0 ± 28.3	0	5.0 ± 7.1	0	100.0 ± 0	3.02 ± 0.2
3	6.3 ± 8.8	6.3 ± 8.8	13.4 ± 1.2	0	100.0 ± 0	4.09 ± 0.7
4	0	16.7 ± 23.5	0	0	116.7 ± 23.6	2.89 ± 0.06
5	0	9.1 ± 12.9	4.6 ± 6.4	0	125.0 ± 35.4	2.50 ± 0.9
A	25.0 ± 11.7	16.7 ± 23.5	8.4 ± 11.8	0	100.0 ± 0	4.02 ± 0.5
B	7.0 ± 1.1	4.6 ± 6.4	3.9 ± 5.4	11.6 ± 16.3	120.6 ± 3.5	3.68 ± 0.1
C	14.0 ± 2.1	7.7 ± 10.9	0	6.3 ± 8.8	100.0 ± 0	3.66 ± 0.1
D	9.1 ± 12.9	19.2 ± 11.5	4.6 ± 6.4	0	122.2 ± 0	3.69 ± 0.2
E	4.2 ± 5.9	8.4 ± 11.8	4.2 ± 5.9	0	125.0 ± 11.8	3.91 ± 0.1
F	18.7 ± 12.2	6.3 ± 8.8	9.1 ± 12.9	0	131.3 ± 8.8	4.83 ± 0.6
G	11.4 ± 3.2	7.3 ± 1.5	6.6 ± 3.5	0	128.1 ± 1.5	4.29 ± 0.3
H	7.0 ± 1.1	0	15.7 ± 22.13	0	109.1 ± 12.9	0.97 ± 0.4
I	0	20.0 ± 28.3	0	0	122.5 ± 3.5	6.91 ± 1.6
J	7.2 ± 10.1	21.0 ± 28.3	0	0	120.0 ± 28.3	6.77 ± 1.0
T1	0	0 ± 0	0	0	100.0 ± 0	5.19 ± 1.9
T2	0	4.2 ± 5.9	7.4 ± 0.4	0	117.4 ± 1.1	4.39 ± 1.1
T3	16.0 ± 0.7	4.6 ± 6.4	12.5 ± 17.7	0	104.6 ± 6.4	2.10 ± 0.5
Media P	9.3 ±	6.42	8.1	0	108.3	3.12 ± 0.5
Media C	10.4	11.	5.3	1.8	117.9	4.27 ± 0.4
Media T	5.3	2.9	6.6	0	107.3	3.89 ± 1.1