

Relación entre poliembrionía, apomixis y xenia en maíces poliembriónicos: evaluación en plántula

Polyembryony, Apomixis and Xenia Relationship in Polyembryonic Maize: Seedlings Evaluation

Marselino Celestino Avendaño-Sánchez^{1*}, José Espinoza-Velázquez²,
Raúl Rodríguez-Herrera³, Humberto de León-Castillo²

¹Programa de Posgrado en Fitomejoramiento, ²Instituto Mexicano del Maíz "Dr. Mario E. Castro Gil". Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Calzada Antonio Narro 1923. Buenavista, 25315, Saltillo, Coah., México. Tel. y Fax: +52 844 411-0221. E-mail: mars_2255@hotmail.com (*Autor responsable). ³Facultad de Ciencias Químicas, Departamento en Investigación en Alimentos, Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. V. Carranza e Ing. José Cárdenas s/n, Saltillo, Coah., México.

RESUMEN

La poliembrionía (PE) es una condición que con frecuencia se asocia a otros fenómenos reproductivos en angiospermas, como la apomixis. En maíz ha sido identificada por varios años y se hereda mayormente por herencia mendeliana. El Instituto Mexicano del Maíz "Dr. Mario E. Castro Gil" de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (IMM-UAAAN) ha generado genotípicos con alta PE (55 a 65%), condición asociada a más grasa cruda (30%) y lisina (40%) que en maíz común. La hipótesis del trabajo amplio es la probable asociación de PE con apomixis y xenia. Este informe sólo presenta la evaluación agronómica, dejando para otro los estudios de ADN. Los experimentos para seguir los tres fenómenos consistieron en el desarrollo de diversas progenies F₁ (S₁ o medios hermanos) y una serie de cruzamientos entre genotipos PE y no poliembriónicos (NPE), con o sin relación genética, derivadas todas de la población enana de alta PE (BAP). Las variables evaluadas fueron: porcentaje de germinación (GER), PE y anormalidades (ANOR). La PE para las líneas S₁ y MH fue de 55 a 68%, la cual coincide con el nivel en BAP. Sin embargo, la evaluación morfológica de líneas S₁ y MH no brindaron información relevante sobre la posible relación PE-apomixis. En el estudio para xenia tampoco se detectó el probable efecto del genotipo paterno en el fenotipo de la progenie, pero se pudo corroborar la naturaleza recesiva de este tipo de poliembrionía y la penetrancia incompleta asociada a ella en la detentada por los maíces del IMM-UAAAN. Todos los genotipos, paternos y progenies, proporcionaron tejido foliar para estudios futuros de ADN, conservado bajo condiciones de congelación.

Palabras clave: *Zea mays* L., población enana de alta poliembrionía, apomixis, xenia.

ABSTRACT

Polyembryony (PE) is a condition frequently associated to other reproduction phenomena in angiosperms, as apomixis. Maize PE has been known for years, and it is usually inherited as a Mendelian trait. Several genotypes with high PE frequency (55 to 65%) have been generated by the Instituto Mexicano del Maíz "Dr. Mario E. Castro Gil" of the Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (IMM-UAAAN). This PE is associated to high levels of crude fat (30% average) and the amino acid lysine (40% average) compared to common maize. This report is only about agronomical characterizations and the DNA studies will be published in advance. To follow the three traits relationship, a series of experiment was done. Based on the BAP population, several F₁ progenies (S₁ and half sibs (HS)) were developed. As well as crosses among PE and not-polyembryonic (NPE) genotypes, being or nor genetically related were performed. The response variables were: percentage of germination (GER), polyembryony (PE) and abnormalities (ANOR). The S₁ and HS polyembryony was 55 to 65%, as high as the BAP frequency. However, the morphology evaluation of the S₁ and HS lines was not conclusive about the PE – apomixis association. Nor was the agronomical evaluation about xenia effect on the progeny phenotype. However, in this study it was a validation of the recessiveness of this type of polyembryony as well as the incomplete penetrance associated to it in the IMM-UAAAN maize. All the genotypes provided leaf tissue for DNA extraction which was kept under frozen control for further studies.

Key words: *Zea mays* L., dwarf population of high polyembryony, apomixis, xenia.

Recibido: Junio 2013 • Aprobado: Enero 2014.

INTRODUCCIÓN

La poliembriónía (PE) en maíz es una variante mutante natural que implica modificación en el genoma y que se expresa fenotípicamente en la germinación de la semilla, haciendo emerger simultáneamente dos o más plántulas. Se han documentado varios tipos de PE en maíz, la mayoría controlada por genes de herencia mendeliana (Kermicle, 1971; Evans, 2007; Rebolloza *et al.*, 2011) y algunos señalados bajo el control de poligenes (Castro, 1979; Espinoza *et al.*, 1998). En términos naturales, la PE aparece con frecuencias sumamente bajas; sin embargo, una vez detectada es fácilmente incrementada bajo esquemas de cruzamientos y selección.

El Instituto Mexicano del Maíz (IMM) “Dr. Mario E. Castro Gil” de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN) en México, ha generado dos poblaciones poliembriónicas de maíz (PPM) que en la actualidad presentan frecuencias de PE de 55 a 65%, denominadas como: IMM-UAAAN-BAP (enana de alta poliembriónía, nombre breve = BAP) e IMM-UAAAN-NAP (porte normal de alta poliembriónía, nombre breve = NAP). Al inicio de los trabajos en este tema, los investigadores de entonces propusieron que esta PE se heredaba de manera cuantitativa (heredabilidad de 0.65; Castro, 1979; Espinoza *et al.*, 1998); sin embargo, los resultados de estudios posteriores en estas poblaciones han permitido proponer y validar un modelo de herencia cualitativa, controlada por dos loci en interacción génica epistática recesiva duplicada del tipo 15:1 en segregación F_2 y de 12:4 en cruza de prueba (Rebolloza *et al.*, 2011). La poliembriónía presenta además el fenómeno de penetrancia incompleta (PI), por lo que el carácter se expresa generalmente en el 30 a 70% de los casos.

La PE presente en poblaciones del IMM-UAAAN fue observada por primera vez en una población denominada SSE (selección súper enana), base de los maíces enanos generados en la UAAAN. Originalmente, la condición de plantas gemelas se presentó en frecuencias de 1 a 2% (Castro, 1979) y aunque se desconoce el origen exacto de esta poliembriónía, Espinoza *et al.* (2005) reportaron que en base al historial poliembriónico y poliploide de estas poblaciones y los trabajos preliminares sobre conducta reproductiva atípica en maíz, se puede plantear que las poblaciones de maíz BAP y NAP pudieran contener la capacidad de manifestar reproducción asexual por semilla, en alguna modalidad de apomixis.

A pesar de la atención que se ha puesto sobre el factor que induce y afecta la frecuencia de poliembriónía en diferentes especies, sus mecanismos y causas no son aún del todo claros. Webber (1940) señaló que muchos casos en la formación de células adventicias en angiospermas se refieren a la apomixis, y que es muy probable que la PE y la apomixis puedan estar interconectadas.

La introducción de la característica de apomixis en maíz se ha intentado a través de retrocruzas (cruzas de prueba) convencionales usando como fuente del fenómeno a especies del género *Tripsacum*, de donde pueden generarse semillas viables de la hibridación inter-genérica, las cuales fueron producidas de manera apomictica cuando fueron polinizadas utilizando maíz común (Leblanc *et al.*, 1996). De aquí se desprende que la fuente de polen (efecto xenia) tiene influencia en el desarrollo de embriones apomicticos.

Desde el punto de vista genético, la ventaja de fertilización cruzada o efecto xenia puede ser interpretada en términos de complementación entre los genes del progenitor masculino y del progenitor femenino por algunos sistemas enzimáticos en términos de heterosis (Bulant *et al.*, 2000).

En este contexto, se concibió un proyecto amplio para buscar evidencias que documenten la posible relación funcional entre poliembriónía, xenia y alguna versión de apomixis presente en los maíces IMM-UAAAN; los estudios comprenden la etapa de generación de progenitores, progenies y cruzamientos que pudieran revelar algún tipo de relación entre estos dos fenómenos y la poliembriónía, y una segunda etapa en estudios de laboratorio para ADN y marcadores moleculares. En este artículo se presenta la primera parte de resultados, la cual se refiere a la evaluación agronómica de las progenies poliembriónicas en estado de plántula.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material genético

Material en el estudio de xenia. Se utilizaron cuatro familias de medios hermanos, de naturaleza PE, y una línea de alta endogamia (S_6), denominada AN-LCR-401-3, la cual representa al maíz común y no guarda relación genética alguna con las familias PE. De las cuatro familias PE, dos pertenecen a la población BAP y las otras a la población NAP. Cada material fue representado por una muestra aleatoria

de 50 semillas. Los cinco genotipos se sembraron en campo en el ciclo PV 2010 y de ellos se derivaron progenies como material de estudio en este trabajo.

Material genético en el estudio de apomixis. De la población BAP de maíz PE se seleccionaron 35 familias de medios hermanos (MH) para formar un compuesto balanceado representado por 20 semillas por familia; el conjunto de 700 semillas se sembró en un lote experimental en el ciclo PV 2010, y del cual se derivaron progenies de dos tipos: familias de autofecundaciones S_1 y familias de MH de polinización libre, a utilizar en el experimento.

Los dos grupos de materiales experimentales fueron establecidos en el Campo Experimental Buenavista [25° 21' LN, 101° 02' LO, 1756 msnm], en Saltillo, Coah.

Manejo de la reproducción

En el estudio de xenia, las 50 semillas de cualquiera de los cinco materiales se sembraron a semilla por golpe, en dos surcos de 5 m de longitud, la separación entre surcos fue de 80 cm. En cada familia de origen PE se distinguió entre plantas dobles (es decir, plantas PE) e individuales, estas últimas fueron tomadas en principio como segregantes no poliembriónicas (NPE); las plantas señaladas se utilizaron como hembras. Para realizar los cruzamientos, las fuentes de polen se catalogaron de cuatro formas distintas, según su condición de PE o NPE, así como su parentesco con las plantas hembras. Los cuatro polinizadores fueron: 1) plantas poliembriónicas, genéticamente relacionadas (PERE); 2) poliembriónicas, no relacionadas (PENRE); 3) no-poliembriónicas, relacionadas (NPERE); y 4) no poliembriónicas, no relacionadas (NPENRE). El polinizador tipo 4 fue la línea AN-LCR-401-3. En cada combinación de cruzamiento se tomaron tres plantas y sus respectivas mazorcas (Cuadro 2).

Para el estudio de apomixis se siguieron dos estrategias en el manejo reproductivo; 1) dentro de la población BAP se realizaron 50 autofecundaciones con el fin de seleccionar las mejores mazorcas y obtener un total de 20 progenies S_1 ; 2) del mismo grupo de plantas madre BAP se eligió un número considerable de plantas que se polinizaron libremente y de las cuales se seleccionaron 20 familias de MH de polinización libre.

Para el estudio de apomixis se siguieron dos estrategias en el manejo reproductivo; 1) dentro de la población BAP se realizaron 50 autofecundaciones con el fin de seleccionar las mejores mazorcas y obtener un total de 20 progenies S_1 ; 2) del mismo grupo de plantas madre BAP se eligió un número considerable de plantas que se polinizaron libremente y de las cuales se seleccionaron 20 familias de MH de polinización libre.

Evaluación en invernadero

Las progenies de todos los cruzamientos, tanto para el estudio de apomixis como de xenia fueron evalua-

Cuadro 1. Germoplasma de maíz de Buenavista, Saltillo, Coah., México, utilizado en el estudio de xenia.

Germoplasma	Condición o característica	Origen
D-364 BAP 09-S-F 5-3	Familia derivada de la población BAP-2008	UA-2009
D-372 NAP 09-S-F 4-1	Familia derivada de la población	UA-2009 NAP-2008
C-247 NAP 09-S-F 9-1	Familia derivada de la población NAP-2008	UA-2009
AN-LCR-401-3	Línea endogámica del IMM UAAAN-2008	UA-2009

Cuadro 2. Esquema de cruzamientos de diferentes genotipos poliembriónicos y no poliembriónicos.

Progenitores	♂PERE	♂PENRE	♂NPERE	♂NPENRE
♀PE	PE x PERE	PE x PENRE	PE x NPERE	PE x NPENRE
♀No-PE	NPE x PERE	NPE x PENRE	NPE x NPERE	NPE x NPENRE

PE: poliembriónico; NPE: no poliembriónico; PERE: poliembriónico relacionado (pariente); PENRE: poliembriónico no relacionado; NPERE: no-poliembriónico relacionado; NPENRE: no-poliembriónico no-relacionado

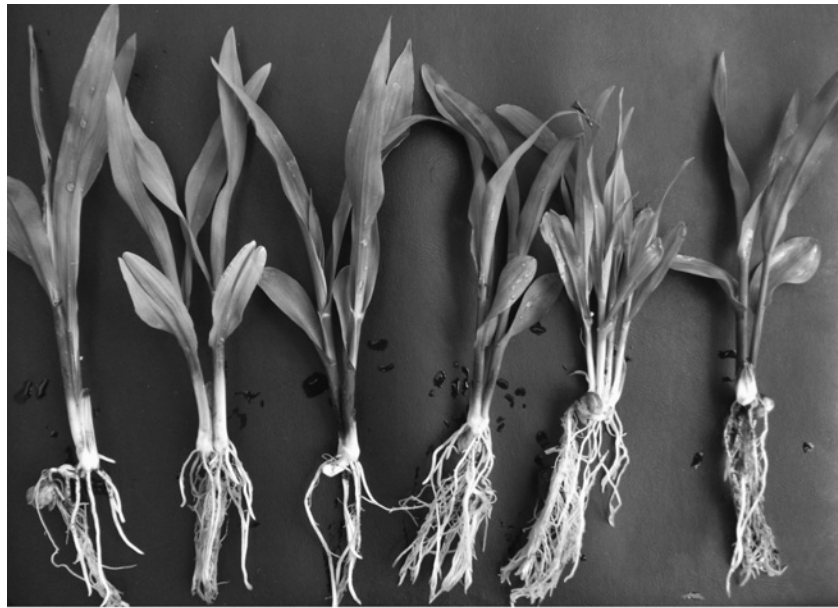


Figura 1. Plántulas poliembriónicas derivadas de la población enana de alta poliembriónia: IMM-UAAAN-BAP.

das en invernadero con la finalidad de caracterizarlas de acuerdo con germinación (GER), anormalidades (ANOR) y frecuencia de PE. Cada familia fue representada por 20 semillas, con dos repeticiones, sembradas en charolas de germinación de 200 cavidades, de 34 x 65 x 6.5 cm. Dispuestas en un diseño estadístico completamente al azar. La calificación de plántulas se llevó a cabo a los 15 d de la siembra.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Evaluación en invernadero

Las características promedio de las variables: germinación, poliembriónia y anormalidades para las familias S_1 y las F_1 de polinización libre desarrolladas para el estudio de apomixis aparecen en los Cuadros 3 y 4, respectivamente. En los dos grupos, la germinación fue igual o superior a 90%, condición muy deseable en materiales derivados de una población poliembriónica y más aún en líneas poliembriónicas S_1 , donde el proceso de endogamia en algóamas como el maíz, generalmente influye para deprimir la expresión fenotípica en distintas etapas fonológicas durante el ciclo vegetativo.

La expresión promedio para PE se ubicó en el intervalo de 55 a 68%, la cual es acorde con las proporciones esperadas en estas poblaciones poliembriónicas del IMM-UAAAN (Espinoza *et al.*, 1998; Espinoza y Vega, 2000). De hecho, la PE en algunas S_1 se ubicó en el extremo superior del intervalo, lo cual

es poco usual en casos previos de la misma condición endogámica (Rebolloza *et al.*, 2011). El proceso de uniformidad genética que se involucra en autofecundaciones conduce a generar ciertos niveles de homocigosis a los genes que influyen la PE, pero también a los genes que la obstruyen, los cuales causan la penetrancia incompleta del carácter. En este sentido, se puede decir que las familias S_1 presentan una expresión variable y errática de la PE y en muchos casos, el monto es inusualmente bajo. La condición errática del fenómeno endogámico logra también montos de PE inesperadamente altos. Como se puede apreciar en los Cuadros 3 y 4, los extremos observados fueron más amplios en las líneas S_1 que en las de polinización libre, éstas se ajustaron más a los valores típicos de la población de origen UA-IMM-BAP.

Por otra parte, el diseño de apareamientos aplicado para el estudio de xenia fue agrupado tomando en cuenta la naturaleza poliembriónica del progenitor femenino. El primero se presenta en el Cuadro 5, donde la fuente materna es PE y sus polinizadores son de su tipo o del tipo No-PE, con la cualidad adicional de estar o no emparentados. La condición donde la madre es No-PE, pero es polinizada por los mismos tipos que en el caso anterior, se presenta en el Cuadro 6.

Como puede apreciarse, la germinación fue igual o superior a 80%. Es notable que la mayoría de los casos de porcentajes bajos ocurriera en las progenies de padres genéticamente relacionados (emparentados), mientras que los de mayor germinación fueron

Cuadro 3. Porcentaje promedio de las variables de interés en las 20 familias S_1 para el estudio de apomixis.

Repetición	GER (%)	PE (%)	ANOR (%)	PE Mínima	PE Máxima
I	92 ± 7	63 ± 19	12 ± 8	26	88
II	93 ± 7	68 ± 21	9 ± 7	23	100

PE: poliembriónico; ANOR: anormalidades; GER: germinación.

Cuadro 4. Porcentaje promedio de las variables observadas en las 20 familias de polinización libre estudio de apomixis.

Repetición	GER (%)	PE (%)	ANOR (%)	PE Mínima	PE Máxima
I	92 ± 8	55 ± 13	10 ± 6	35	72
II	90 ± 7	61 ± 15	8 ± 5	30	82

PE: poliembriónico; ANOR: anormalidades; GER: germinación.

Cuadro 5. Porcentaje promedio de para los diferentes tipos de cruzamiento aplicado en xenia, donde la madre fue de naturaleza poliembriónica.

Tipo de cruzamiento	GERM (%)	PE (%)	ANOR (%)
PE x PERE	96 ± 6	70 ± 7	16 ± 14
PE x PENRE	87 ± 4	68 ± 1	24 ± 5
PE x NPERE	80 ± 16	58 ± 18	20 ± 14
PE x NPENRE	95 ± 5	0	9 ± 4

PE: poliembriónico; NPE: no-poliembriónico; PERE: poliembriónico relacionado (parientes); PENORE: poliembriónico no relacionado; NPERE: no poliembriónico, relacionado; NPENRE: no poliembriónico, no relacionado; ANOR: anormalidades; GER: germinación.

presentados por los progenitores no-emparentados. Sin embargo, hay que considerar que casos como éstos pueden generarse por efectos de muestreo, dado el tamaño finito de las muestras en el experimento.

Los resultados para la PE presentaron dos características importantes. La primera, es la validación de la frecuencia habitual del mutante en progenies de padres PE, que ordinariamente resultan de monto muy similar; la segunda se refiere a la inesperada frecuencia de PE en cruzamientos de progenitores

NPE. A esto, debe señalarse que los tipos de apareamientos en los tres primeros genotipos enlistados en los Cuadros 5 y 6, sean con madre PE o NPE, los individuos pertenecen a familias que son parte de la misma población UA-IMM-UAAAN y, por lo tanto, tienen de origen cierto grado de parentesco genético; aún más, las plantas consideradas como NPERE (no poliembriónico, emparentado) de hecho pertenecen a la misma familia de las PE, pero que germinaron y se desarrollaron como plantas individuales. Por otra

parte, en ambos grupos de datos, el cuarto tipo de cruzamientos corresponde a dos fuentes de germoplasma genéticamente distantes, por lo que la condición NPENRE (es decir, NPE y no emparentada) tiene como polinizador a la línea AN-LCR-401-3, de alta endogamia (S_0), grano blanco, semi-cristalino y buena aptitud combinatoria, y que es genéticamente distinta a cualquiera de las familias PE. En este cuarto tipo de cruzamientos, la progenie F_1 se espera sea fenotípicamente normal, es decir las semillas germinan en una plántula.

Como se puede apreciar, la PE mostrada por los primeros tres tipos de cruzamiento, sin importar la naturaleza de la madre (PE o NPE), fue siempre superior a 50% (Cuadros 5 y 6). Por el contrario, los cruzamientos del tipo PE x NPENRE o NPE x NPENRE, donde la progenie F_1 fue cero PE, es decir, en el 100% de los casos las semillas germinaron en una sola planta. Este resultado es consistente con lo señalado por Rebolloza *et al.* (2011) y González *et al.* (2011), quienes señalan que la progenie F_1 de un cruzamiento entre un genotipo PE y otro normal, exótico al primero, es invariablemente del tipo normal, NPE, debido a la condición de doble recesividad de la poliembriónia de los maíces del IMM-UAAAN.

La poliembriónia detectada en los dos grupos de apareamiento, primeros tres tipos genotípicos de los Cuadros 5 y 6, permite señalar dos temas relevantes: 1) que para la manifestación de la PE es irrelevante la naturaleza de la madre, ya que cualquiera de ellas, sea PE o NPE, da origen a progenies que presentan un grado alto de PE, y 2) que no puede deslindarse la influencia del polen para regir la presencia o au-

sencia del carácter, ya que todo parece indicar que el carácter se rige principalmente por la dotación de genes en el embrión y no por la del núcleo generador del grano de polen que fecunda a los núcleos polares o de fusión para dar origen al endospermo.

Es notable que la cruce entre el polinizador representado por la línea AN-LCR-401-3 y las plantas hembra, sean PE o NPE (cuarto tipo de apareamiento en los dos grupos, Cuadros 5 y 6) impidiera por completo la manifestación de la PE. Esta condición es típica de homocigosis recesiva, sea en casos de herencia simple o en casos de interacción génica epistática del tipo recesiva duplicada, como es la que se postuló (Rebolloza *et al.*, 2011) para el tipo de PE utilizado en este trabajo.

El tercer tipo de cruzamiento donde el polinizador es NPERE (NPE y genéticamente relacionado con la hembra) es crucial en el entendimiento de la influencia del polen en la manifestación de la PE. En estos resultados, si la hembra fue poliembriónica, el polinizador no tuvo influencia en la progenie, ya que ésta exhibió una alta frecuencia PE (Cuadro 5); por lo que debe entenderse que el progenitor macho NPERE no impacta la expresión del fenómeno y que la forma de la hembra es genéticamente prevalente (efecto materno). Esta incapacidad del macho para impedir la manifestación de la PE es más notable aún en el caso de hembra NPE, ya que la cruce entre ellos generó también una progenie de alta frecuencia PE (Cuadro 6). Este resultado es inesperado, porque si los dos progenitores fueran genuinamente NPE, no hay razón genética para que la progenie resulte PE. Dado el hecho incuestionable de progenie con 52%

de PE, no es posible plantear prevalencia masculina o femenina. Lo más probable es que los genotipos catalogados como NPE por el hecho de que en su familia PE germinaron como una planta individual son en realidad individuos genéticamente poliembriónicos, pero que por mecanismo de interacción de los genes de la PE con el resto del genoma se obstruye la manifestación del fenómeno; es decir, son los individuos afectados por la penetrancia incompleta señalada en el modelo de herencia por Rebolloza *et al.* (2011).

CONCLUSIONES

Los datos de campo e invernadero sobre la probable presencia de apomixis son relevantes y de interés, pero no son determinantes para su continuación a través de análisis de ADN por la vía de marcadores moleculares. Los datos del estudio de xenia no permiten dilucidar el efecto de las fuentes de polen sobre la poliembriónia en maíz; los polinizadores considerados no poliembriónicos, derivados de las familias de naturaleza poliembriónica, rompieron con la expectativa de obstruir la poliembriónia, y sin importar que la madre fuera o no poliembriónica, las progenies presentaron prácticamente el mismo nivel de poliembriónia de los otros tipos de progenies. Cuando el polen proviene de un progenitor completamente ajeno a las familias poliembriónicas, las progenies F_1 se manifiestan como normales—sin poliembriónia— validando la condición recesiva de esta poliembriónia. De acuerdo con esto, el carácter se rige por la dotación de genes en el embrión y no por la del endospermo.

LITERATURA CITADA

- BULANT, C., A. Gallais, E. Matthys-Rochon and J.L. Prioul. 2000. Xenia effects in maize with normal endosperm. *Crop Sci.* 40: 182-189.
- 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. Méx., pp. 24-25.
- ESPINOZA, J., M.C. Vega, E. Navarro y G.A. Burciaga. 1998. Poliembriónia en maíces de porte normal y enano. *Agronomía Mesoamericana.* 9(2): 83-88.
- ESPINOZA, V., J. y H. de León. 2005. Apomixis, ¿un fenómeno en proceso de adopción natural en maíz? En: Valdés Reyna, J. 2005. Resultados de proyectos de investigación 2004, pp. 245-252. Dirección de investigación, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coah., México.
- ESPINOZA, V., J. y Ma. C. Vega S. 2000. Maíces de alta frecuencia poliembriónica. En: Zavala, G.F., P.R. Ortega, C.J.A. Mejía, R.I. Benítez, A.H. Guillén (eds.). Memorias del XVIII Congreso Nacional de Fitogenética: Notas Científicas. SOMEFI. Chapingo, México, p. 4.
- EVANS, M., M.S. 2007. The indeterminate gametophyte 1 gene of maize encodes a LOB domain protein required for embryo sac and leaf development. *Plant Cell* 19: 46-62.
- GONZÁLEZ, V., V.M., J. Espinoza V., R. Mendoza V., H. de León C. y M.A. Torres T. 2011. Caracterización de germoplasma de maíz que combina alto contenido de aceite y poliembriónia. *Universidad y Ciencia* 27(2): 1-11.
- KERMICLE, J.L. 1971. Pleiotropic Effects on seed development of the indeterminate gametophyte in maize. *Am. J. of Bot.* 58 (1): 1-7.
- LEBLANC, O., D. Grimanelli, N. Islam-Faridi, J. Berthaud and Y. Savidan. 1996. Reproductive Behavior in Maize-Tripsacum polyhaploid Plants: Implications for the Transfer of Apomixes into Maize. *J. Hered., Journal of Heredity* 87: 108-111.
- REBOLLOZA, H.H., J. Espinoza V., D. Sámano G. y V. M. Zamora V. 2011. Herencia de la poliembriónia en dos poblaciones experimentales de maíz. *Rev. Fitotec. Mex.* 34(1): 27-33.
- WEBBER, J.M. 1940. Polyembryony, *Bot. Rev.* 6(11): 575-598.
- WEINGARTNER, U., O. Kaeser, M. Long, P. Stamp. 2002. Combining cytoplasmic male sterility and xenia increases grain yield of maize hybrids. *Crop Sci.* 42: 1848-1856.

Cuadro 6. Porcentaje promedio en las diferentes cruces aplicado en el estudio de xenia con progenitores de naturaleza no poliembriónica.

Tipo de cruzamiento	GER (%)	PE (%)	ANOR (%)
NPE x PERE	84 ± 3	53 ± 19	26 ± 10
NPE x PENRE	82 ± 8	55 ± 7	20 ± 8
NPE x NPERE	91 ± 4	52 ± 5	18 ± 10
NPE x NPENRE	91 ± 4	0	5 ± 7

PE: poliembriónico; NPE: no poliembriónico; PERE: poliembriónico relacionado (pariente); PENRE: poliembriónico no relacionado; NPERE: no poliembriónico relacionado; NPENRE: no poliembriónico, no relacionado; ANOR: anomalidades; GER: germinación.