

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO**

**SUBDIRECCIÓN DE POSTGRADO**



**SELECCIÓN DE GENOTIPOS DE MAÍZ POLIEMBRIÓNICO POR SUS  
APTITUDES AGRONÓMICAS**

**JUAN SAMUEL GUADALUPE JESÚS ALCALÁ RICO**

**TESIS**

**Presentada como Requisito Parcial  
para Obtener el Grado de**

**MAESTRO EN CIENCIAS EN FITOMEJORAMIENTO**

**Saltillo, Coahuila, México**

**Diciembre 2016**

SELECCIÓN DE GENOTIPOS DE MAÍZ POLIEMBRIÓNICO POR SUS  
APTITUDES AGRONÓMICAS

POR

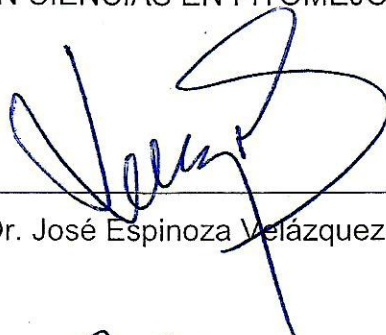
JUAN SAMUEL GUADALUPE JESÚS ALCALÁ RICO

TESIS

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

MAESTRO EN CIENCIAS EN FITOMEJORAMIENTO

Asesor principal:



Dr. José Espinoza Velázquez

Asesor:



Dr. Alfonso López Benítez

Asesor:



Dr. Fernando Borrego Escalante

Asesor:



M.C. Rosendo Hernández Martínez

Dr. Alberto Sandoval Rangel  
Subdirector de Postgrado

Saltillo, Coahuila, México, Diciembre de 2016

## **Agradecimientos**

*Este trabajo fue financiado con dos fuentes económicas, una por la UAAAN, proyecto de investigación, año 2015, con clave 38111-4251-05001-2150, y por el proyecto, clave: FON.SEC. SAGARPA-CONACYT CV-2015-4-266936. México.*

**A Dios.** *Por darme vida y guiarme en el camino del bien; por permitir cumplir una meta más en mi vida y darle una satisfacción más a mis padres; también por estar conmigo en todo momento y darme la fortaleza y salud.*

**A mi “Alma Terra Mater”, la Universidad Autónoma Agraria “Antonio Narro”.** *Por brindarme la oportunidad de realizar mis estudios de maestría a través del Departamento de Fitomejoramiento.*

**Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT).** *Por el apoyo económico brindado para la realización de mis estudios de postgrado.*

**Al Dr. José Espinoza Velázquez.** *Por su apoyo, motivación, tiempo, dedicación, paciencia y su amplio conocimiento que me brindó para realizar exitosamente éste trabajo e influir en mi superación personal.*

**Al Dr. Alfonso López Benítez.** *Por las aportaciones recibidas en la realización y revisión de este trabajo, gracias por sus sugerencias.*

**Al Dr. Fernando Borrego Escalante.** *Por su apoyo en la realización y revisión de este trabajo y apoyo brindado en todo momento.*

**Al M.C. Rosendo Hernández Martínez.** *Por su enseñanza, confianza, sugerencias, experiencia compartida, dedicación y revisión de este trabajo.*

**A los trabajadores de campo.** *Rogelio y Chuy por su amistad y colaboración en el trabajo de campo, aportando sabiduría a mi vida.*

**A mis Amigos y Compañeros de Generación:** *Carlos, Julio, Israel, Bulmaro, Gayosso, Fabian, Marco, Agustín, Eustrain, Vela, Ángel y Verónica por el apoyo, el buen equipo y las experiencias vividas y compartidas.*

## **Dedicatoria**

### **A mis padres**

*Prof. Juan Samuel Alcalá Gutiérrez*

*Sra. Ana María Rico Rocha*

Por haberme dado la vida, así como su amor infinito, cariño y consejos. Por todo el apoyo, fortaleza y motivación que me han brindado siempre. Que dios los bendiga y los cuide.

### **A mis hermanos**

*Zuleyma Yoatzin Alcalá Rico*

*Alexis Javier Alcalá Rico*

Por su apoyo incondicional que me han brindado siempre y todos los momentos felices que hemos vivido juntos.

### **A mi novia**

*América García Gordillo*

Por su gran apoyo y por estar conmigo en las buenas y en las malas, me ha acompañado en los momentos de felicidad para festejar y en los momentos de tristeza para consolarme. Por el gran amor comprensión y apoyo que me ha brindado para terminar mis estudios profesionales.

### **En general a la familia Alcalá y Rico**

Por su apoyo y sabios consejos, por estar conmigo en todo momento y el cariño que me ha brindado, les dedico con mucho cariño este trabajo y donde quiera que esté siempre estarán conmigo.

## Índice general

Agradecimientos .....	iii
Dedicatoria.....	iv
Lista de cuadros.....	vii
Lista de figuras.....	ix
Resumen .....	x
Abstract.....	xiv
INTRODUCCIÓN .....	1
Objetivos.....	3
Hipótesis.....	3
REVISIÓN DE LITERATURA.....	4
Origen del maíz .....	4
Descripción de la planta de maíz.....	4
Producción de maíz .....	5
Mutantes en plantas .....	6
Poliembrionía (PE).....	7
Poliembrionía en maíz (PEm).....	8
Calidad nutrimental del grano PEm .....	10
Desarrollo de plántulas PEm .....	12
Producción de germoplasma con características de PEm.....	14
Diseños dialélicos .....	16
MATERIALES Y MÉTODOS.....	19
Material Genético .....	20
Diseño experimental .....	23

Manejo de los experimentos.....	25
Variables de respuesta en plántula .....	26
Variables de respuesta en ensayos de rendimiento .....	27
Parámetros genéticos estimados .....	29
Análisis estadístico .....	29
Transformación de datos .....	32
RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....	33
1) Análisis de la segregación de la PEm .....	33
2) Análisis de cruzas dialélicas por el método 4 de Griffing .....	37
3) Análisis de experimento factorial: niveles de densidad de población, dosis de fertilización y genotipos. ....	42
CONCLUSIONES .....	53
REFERENCIAS .....	54
Anexos.....	63

## Lista de cuadros

<b>Cuadro 3.1</b> Cruzas originales entre NAP o BAP x Líneas endogámicas, no relacionadas (exóticos) con los dos primeros materiales.....	21
<b>Cuadro 3.2</b> Cruzas dialélicas por el método 4 de Griffing. ....	22
<b>Cuadro 3.3</b> Genotipos utilizados como testigos. ....	22
<b>Cuadro 3.4</b> Genotipos evaluados en invernadero. ....	23
<b>Cuadro 3.5</b> Genotipos utilizados en experimentos de campo. ....	24
<b>Cuadro 4.1</b> Promedios generacionales de los genotipos bajo estudio de la variable Germinación-emergencia, invernadero y campo. ....	34
<b>Cuadro 4.2</b> Frecuencias promedio de PEm, diferentes grupos genotípicos y testigos de maíz No-PEm, a través de generaciones. ....	36
<b>Cuadro 4.3</b> Cuadrados medios del análisis de regresión de PEm con respecto a grupos generacionales.....	36
<b>Cuadro 4.4</b> Cuadrados medios del análisis de varianza de un cruzamiento dialélico bajo el método 4 de Griffing para seis cruzas. ....	37
<b>Cuadro 4.5</b> Porcentaje de contribución de efectos aditivos y no aditivos para seis variables. ....	38
<b>Cuadro 4.6</b> Aptitud combinatoria general (ACG) de cuatro genotipos segregantes de la poliembrionía, estimados bajo el método 4 de Griffing, seis variables agronómicas. ....	39
<b>Cuadro 4.7</b> Aptitud combinatoria específica (ACE) de seis cruzas obtenidas del cruzamiento entre cuatro genotipos segregantes de la poliembrionía, estimados bajo el método 4 de Griffing, seis variables agronómicas.....	40
<b>Cuadro 4.8</b> Cuadrados medios del análisis de varianza en los seis genotipos resultantes de los cruzamientos dialélicos y cuatro testigos. ....	41

<b>Cuadro 4.9</b> Comparación de medias de Tukey ( $\alpha=0.05$ ), de los seis genotipos resultantes de los cruzamientos dialélicos y cuatro testigos. ....	42
<b>Cuadro 4.10</b> Cuadrados medios del análisis de varianza para las variables agronómicas bajo el diseño bloques completos al azar con arreglo de parcelas subdivididas. ....	43
<b>Cuadro A-1.</b> Valores promedio de la variable Germinación-emergencia. ....	63
<b>Cuadro A-2.</b> Valores promedio de la variable PPEm en plántula. ....	65
<b>Cuadro A-3.</b> Medias y desviación estándar de niveles de densidad en seis variables de interés agronómico. ....	66
<b>Cuadro A-4.</b> Medias y desviación estándar de dosis de fertilización en seis variables de interés agronómico. ....	66
<b>Cuadro A-5.</b> Medias y desviación estándar de niveles de densidad y dosis de fertilización en seis variables de interés agronómico. ....	67
<b>Cuadro A-6.</b> Medias y desviación estándar de genotipos en seis variables de interés agronómico. ....	67
<b>Cuadro A-7.</b> Medias y desviación estándar de niveles de densidad y diferentes genotipos en seis variables de interés agronómico. ....	67
<b>Cuadro A-8.</b> Medias y desviación estándar de dosis de fertilización y diferentes genotipos en seis variables de interés agronómico. ....	68
<b>Cuadro A-9.</b> Medias y desviación estándar de niveles de densidad, dosis de fertilización y diferentes genotipos en seis variables de interés agronómico. ...	69



## Lista de figuras

<b>Figura 1.</b> Medias de la variable días a floración masculina (FM) bajo dos densidades, dos dosis de fertilización y siete genotipos.....	45
<b>Figura 2.</b> Medias de la variable altura de planta (AP) bajo dos densidades, dos dosis de fertilización y siete genotipos.....	46
<b>Figura 3.</b> Medias de la variable altura de mazorca (AM) bajo dos densidades, dos dosis de fertilización y siete genotipos.....	48
<b>Figura 4.</b> Medias de la variable mazorcas podridas (MPOD) bajo dos densidades, dos dosis diferentes de fertilización y siete genotipos. ....	49
<b>Figura 5.</b> Medias de la variable Fusarium en mazorca (FUSM) bajo dos densidades, dos dosis diferentes de fertilización y siete genotipos. ....	51
<b>Figura 6.</b> Medias de la variable rendimiento (REND) bajo dos densidades, dos dosis diferentes de fertilización y siete genotipos. ....	52

**Resumen**

SELECCIÓN DE GENOTIPOS DE MAÍZ POLIEMBRIÓNICO POR SUS  
APTITUDES AGRONÓMICAS

POR

JUAN SAMUEL GUADALUPE JESÚS ALCALÁ RICO

MAESTRO EN CIENCIAS  
EN FITOMEJORAMIENTO

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

DR. JOSÉ ESPINOZA VELÁZQUEZ -ASESOR PRINCIPAL-

SALTILLO, COAHUILA, MÉXICO

DICIEMBRE 2016

Las variedades de maíces especializados pueden presentar mutantes de efecto fenotípico inconfundible, tales como los genes sugary y shrunken y sus genes modificadores, determinantes en variedades de maíces dulces, genes de enanismo como el braquítico-2, maíces de alta calidad proteica que contienen el gen opaco-2 y sus diversos genes modificadores, etc. En el contexto de los mutantes, la poliembrionía en maíz (PEm) tiene potencial agronómico, al germinar de manera simultánea dos o más plántulas por semilla, presentando en bajas proporciones radículas múltiples, y mostrando una eficiente competencia entre plantas hermanas y sus plantas vecinas, propiciando así un ahorro en semillas para siembra y el doble de materia seca por semilla, además de poseer alta calidad nutrimental, al tener mayor contenido de ácidos grasos y de los aminoácidos lisina y triptófano en el grano, comparado con los constituyentes que presenta el maíz común. Por lo tanto, la inclusión de la PEm en nuevas variedades puede ser de utilidad ante la demanda ascendiente de alimentos, procurando con ello incrementar el rendimiento y calidad nutrimental del grano. La presente investigación se refiere a la obtención y evaluación agronómica de genotipos de maíz segregantes de la poliembrionía. La hipótesis y objetivos del trabajo proponen que, con base en el control genético de la poliembrionía en maíz, es posible desarrollar nuevos genotipos de alta frecuencia poliembriónica y de alto potencial productivo, superior a los actuales presentes en la región, útil para la agricultura familiar y extensiva.

En este trabajo se realizaron cruzamientos entre líneas endogámicas con las poblaciones de alta frecuencia poliembriónica, denominadas como BAP y NAP. Las F<sub>1</sub> resultantes se avanzaron a F<sub>2</sub> por medio de cruzamientos planta a planta dentro de cada grupo. Con estos grupos segregantes de la poliembrionía a nivel F<sub>2</sub> se comprobó la hipótesis de proporción de segregación 15:1, lo cual significa que el carácter está gobernado por dos loci en interacción epistática, del tipo doble dominante. A partir de los grupos F<sub>2</sub>, los materiales fueron manejados por medio de apareamiento preferencial positivo (AP+) hasta alcanzar un grupo de genotipos de quinta generación (G<sub>5</sub>), este proceso influyó positivamente en la

recuperación de la poliembrionía, lográndose una frecuencia promedio de 40% en G4, el cual se ajusta a una regresión cuadrática.

La evaluación de la capacidad de producción se efectuó con las progenies de genotipos de tercera generación (G3) los cuales fueron manejados a través cruzamientos siguiendo lo propio de un diseño dialélico, acorde al método 4 de Griffing. Las cruzas resultantes fueron evaluadas en un ensayo de rendimiento midiendo características comunes de importancia económica, y analizados con la rutina computacional DIALLEL-SAS05. Los resultados permitieron señalar que tanto los genotipos como los efectos aditivos presentaron significancia para todas las variables, mientras que los no-aditivos fueron significativos sólo en las variables de sanidad ( $p \leq 0.01$ ) y productividad ( $p \leq 0.05$ ), esto pudiera deberse a la diversidad genética que presentan los materiales. Al respecto, la mayoría de las variables mostraron mayor contribución de los efectos de ACG que los de ACE (Ejemplos: Floración masculina (FM), 97.2 % vs 2.8%; Altura de planta (AP), 97.1 vs 2.9; Altura de mazorca (AM), 99.7 vs 0.3; Mazorcas podridas (MPOD), 74.8 vs 25.2; Fusarium en mazorca (FUSM), 31.5 vs 68.5; y Rendimiento (REND), 82.6 vs 17.4). Estas proporciones de participación de los efectos de aptitud combinatoria son dignas de tomarse en cuenta en el propósito de formar variedades. Por otro lado, los genotipos B y E tienen buena ACG lo que se refleja en la mayoría de las cruzas donde estuvieron involucrado estos genotipos. De acuerdo a las mejores combinaciones BA y CE resultaron tener buena ACE.

Las cruzas dialélicas se valoraron incluyendo las poblaciones de referencia a la poliembrionía y dos híbridos, uno comercial y otro en condición experimental. Se pudo apreciar que hubo diferencias estadísticas en la fuente -Genotipo, donde las cruzas fueron mejores en todas las variables evaluadas con respecto a las poblaciones de referencia a la PEm, y estadísticamente similares en unos casos con respecto a los híbridos, lo que significa que este tipo de cruzas segregantes de la poliembrionía pueden competir con otros materiales evaluados en la región. Con el propósito de detectar el uso más adecuado de genotipos segregantes de la poliembrionía de maíz, se evaluaron a través de niveles de densidad y dosis de fertilización bajo el diseño experimental de bloques completos al azar con

arreglo en parcelas subdivididas. Los resultados permiten ratificar que los genotipos segregantes de la poliembrionía tienen potencial al ser superiores a la población de referencia de la poliembrionía, y en algunos casos al híbrido comercial y variedad. Los cuales responden a los niveles de densidad para aspectos de sanidad y niveles de fertilización en cuanto a precocidad, porte de planta y nivel de producción.

Palabras clave: *Zea mays*, poliembrionía, ensayo de rendimiento, dialélico, ACG, ACE.

**Abstract**

SELECTION OF POLYEMBRYONIC MAIZE GENOTYPES FOR THEIR  
AGRONOMIC PERFORMANCE

BY

JUAN SAMUEL GUADALUPE JESÚS ALCALÁ RICO

MASTER OF SCIENCE  
IN PLANT BREEDING

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

DR. JOSÉ ESPINOZA VELÁZQUEZ - advisor-

SALTILLO, COAHUILA, MÉXICO

DECEMBER 2016

The varieties of specialized corns might contain mutants that exhibit a distinctive phenotype, such as the sugary and shrunken genes which are determinants in sweet corns, genes for dwarfism such as brachytic-2, quality protein maize with the opaque-2 and its several modifier genes, etc. A recently studied mutant is the one named polyembryony in maize (PEm) which presents phenotypic effects when two or more seedlings emerge simultaneously from a germinated seed, sometimes presenting multiple primary roots and showing efficient competition between sisters and neighboring plants. Thus, the mutant has the potential to produce better in both agronomic and nutrimental quality manner, because in the former it has two times the amount of dry matter per seed, and in the later it has higher seed content of crude fat, and the amino acids lysine and tryptophan than in the common corn grain. Increasing demand of food for humans requires more strategies for the creation of new varieties of high yield and nutritional quality, easily transferable to farmers. In this context, the inclusion of the polyembryony mutant in the corn new varieties can be useful.

This research work is concerns with the agronomic evaluation of maize polyembryony segregating genotypes. The proposed assumptions and objectives are those that based on the genetic control of polyembryony in maize, it is possible to develop new genotypes with highly polyembryonic frequency and high production potential, somehow superior to that in the local area, useful for family farming and other type of farmers.

In this work, initial crosses among inbred lines with high polyembryony frequency populations, BAP and NAP were made. The resulting  $F_1$  was advanced to  $F_2$  through plant to plant matings within each group cross. With these segregating  $F_2$  groups the polyembryony hypothesis was tested for the proportion 15: 1, because it has been stated that the character is governed by two epistatic interaction loci, proper of the double dominant type. From the  $F_2$  groups, all materials were reproductively handled by assortative mating (AP+) trough out three more successive generations reaching the fifth stage progeny (G5). This process had a positive impact on the recovery of polyembryony, achieving on an average of 40% up in the G4, which fits a quadratic regression model.

The assessment of production capacity was carried out with genotypes of the third generation (G3) which were handled through a diallel crossing design, according to the Griffing's Method 4. The resulting crosses were evaluated in a yield assay by measuring common variables of economic importance, and analyzed with a computational routine Diallel-SAS05. The results allowed to underline that both genotypes and additive effects had statistical significance for all variables, while non-additives were significant only for the so called health variables ( $p \leq 0.01$ ) and yield ( $p \leq 0.05$ ). These results might be due because the materials genetic diversity. In this regard, most of the variables showed higher contribution of GCA effects compared with those of SCA (example: Male flowering (FM): 97.2 % vs. 2.8 %, Plant height (AP): 97.1 vs. 2.9, Ear height (AM): 99.7 vs. 0.3, Rotten ears (MPOD): 74.8 vs. 25.2, Fusarium in ear (FUSM): 31.5 vs. 68.5, Yield (REND): 82.6 vs. 17.4), which is very appropriate in the objective of forming varieties. Furthermore, the genotypes B and E had good GCA as reflected in most crosses where these genotypes were being involved. On the other hand, the crosses BA and CE were found to have good SCA.

The yield's trial with the diallel crosses included three witnesses, one was used as a reference for polyembryony, and two hybrids as references for production. It was noted that there were statistical differences in the Genotype source of variance, where the crosses were better in all variables regarding reference populations to PEm, and statistically similar in some cases with respect to hybrid, which means that they can compete with other materials evaluated in the region. In order to detect the most appropriate use of different maize PEm segregating genotypes, there were evaluated a set of segregating crosses through two levels of the factors population density and fertilization doses carried out through an experimental design of a complete randomized block with split plot arrangement. The results found support that the genotypes have the potential to be higher than the polyembryony reference population, and in some cases they were equal to the commercial hybrid and improved variety witnesses. The PEm segregating crosses responded quite well to population density levels in regard to health variables, and to fertilization levels for early plant, plant height and yield.



Keywords: *Zea mays*, polyembryony, yield performance, diallel, GCA, SCA.

## INTRODUCCIÓN

El maíz es un cultivo casi cosmopolita y representa uno de los cereales de mayor demanda y uso a nivel mundial. En los países industrializados, el maíz se utiliza principalmente como forraje, materia prima para la producción de alimentos procesados y, recientemente, para la producción de etanol (Serratos, 2009).

En el contexto de la producción de este cereal son importantes los maíces de especialidad, ya que fueron seleccionados de diferentes comunidades nacionales, los cuales requieren un manejo cuidadoso y vigilancia durante su desarrollo para necesidades específicas (Hallauer, 2001).

Entre los maíces de especialidad es común la presencia de genes mutantes que son determinantes para la especialización del material varietal. Algunos ejemplos de amplia difusión son: el gen opaco-2, de efecto para calidad proteica, los genes sugary, shrunken y sus genes modificadores, presentes en muchas variedades híbridas de maíces dulces, los genes adecuados para la generación de variedades de maíces de alta calidad proteica, etc. (Dintzis, *et al.*, 1995; Vasal, 1994, Hallauer, 2001). Dentro de los mutantes de expresión fenotípica en maíz, está el denominado poliembrionía (PEm), el cual influye a los portadores para presentar de manera simultánea dos o más plúmulas por cariopsis al germinar, las cuales pueden continuar satisfactoriamente su desarrollo hasta producir mazorcas; además de esta cualidad, el mutante PEm influye positivamente la calidad nutrimental incrementando ciertos compuestos nutrimentales (grasa cruda y los aminoácidos lisina y triptófano) en el grano, cuyos contenidos son mayores a los encontrados en el maíz común. Al respecto, el Instituto Mexicano del Maíz “Dr. Mario E. Castro Gil” de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN) ha desarrollado dos poblaciones PEm denominados como NAP (plantas altas) y BAP (enanitas) con alta frecuencia poliembriónica, promedios de 61 a 63% (Valdez *et al.*, 2005; Espinoza *et al.*, 1998).

De acuerdo a la tendencia del incremento global de la población humana, se va a demandar una mayor cantidad de alimentos, iniciando con los productos agrícolas básicos (granos, legumbres y frutas). Esta situación demanda que la agricultura logre mayores rendimientos por unidad de superficie. En este contexto, se impone la obtención de variedades de maíces con mayor productividad, y con mayor calidad nutrimental, y que sean fácilmente transferibles a los agricultores. Por lo tanto, es justificable la búsqueda de estrategias y métodos de mejoramiento en maíz que colaboren en la producción de más y mejores alimentos.

Tomando en cuenta las características benéficas de la poliembrionía en maíz, principalmente en cuanto a sus ventajas para generar más materia seca por semilla sembrada, y su influencia en incrementar los contenidos de nutrimentos en grano, identificables con calidad nutrimental del maíz (más ácidos grasos comestibles, y más lisina y triptófano), parece justificable investigar sobre la posible utilización y aprovechamiento de este mutante para generar nuevos genotipos de maíz con fines agronómicos, e incluirlos en el diseño de nuevas variedades, potencialmente productivas. En este trabajo se propone la utilización de genotipos segregantes de la poliembrionía en maíz para evaluar características morfológicas en plántula, la recuperación de la poliembrionía, así como la posible capacidad productiva de genotipos segregantes de la poliembrionía.

## Objetivos

1. Obtener los grupos F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, tercera, cuarta y quinta generación de genotipos segregantes de la poliembrionía.
2. Establecer la tendencia de la PEm a través de generaciones segregantes.
3. Probar las capacidades agronómico-productivas de combinaciones de diferentes fuentes de germoplasma que incluyan la poliembrionía, y obtener los parámetros genéticos de Aptitud Combinatoria General (ACG) y Aptitud combinatoria específica (ACE).
4. Derivar metodología para el manejo e inclusión de la PEm en nuevos genotipos varietales de maíz.

## Hipótesis

- La utilización de la poliembrionía en maíz puede ser manejable y útil en la derivación de nuevos genotipos varietales con potencial productivo.

## REVISIÓN DE LITERATURA

### Origen del maíz

El maíz, como especie y cultivo, es una gramínea de gran importancia mundial, tanto por su utilidad alimenticia, como por su valor económico en calidad de materia prima o producto industrializado. Por este interés, entre los diversos ángulos que se le estudia, se han postulado diversas hipótesis sobre el origen del maíz, sin embargo, el único avance real es que establece que el teocintle, y en especial el teocintle anual mexicano, puede considerarse como el ancestro del maíz. México y la región mesoamericana son considerados como el centro de origen del maíz y de su diversificación en las más de 50 razas nativas reconocidas en nuestro territorio, el proceso ocurrió simultáneamente en diversas regiones y se extendió prácticamente a todo el país, habitado por las centenas de grupos indígenas que han constituido las raíces históricas de lo que nuestro país es ahora (Kato *et al.*, 2009).

### Descripción de la planta de maíz

El maíz (*Zea mays* L.) es una especie herbácea anual, pertenece a la familia Poaceae (gramíneas), de condición reproductiva tipificada como monoica, de polinización cruzada. El número de mazorcas por lo general es una por tallo que es donde se desarrolla el grano (fruto cariósido), en un número variable de pares de hileras. Los granos de maíz pueden ser de color blanco, amarillo, azul-negro, rojo o jaspeado. Las hojas son largas y extensas, con terminación en forma de lanza, o lanceoladas, de extremos cortantes y con vellosidades en la parte superior. Sus raíces son fasciculadas, o sea, todas presentan más o menos el

mismo grosor, y su misión es aportar un perfecto anclaje a la planta, además de absorber agua y nutrientes minerales (Hipp, 2004).

## **Producción de maíz**

En la actualidad el maíz es uno de los tres cereales importantes a nivel global (además de trigo y arroz) ya sea como alimento o como fuente de un gran número de productos industriales, y es considerado el cultivo agrícola más diseminado a nivel global por la diversidad de los ambientes bajo los cuales se desarrolla con éxito productivo (FAO, 2015).

Los principales países productores de maíz del año 2011 al 2015 fueron: Estados Unidos que ocupó el 1er. lugar, China el 2°, Brasil el 3° y la Unión Europea en 4°, presentándose fluctuaciones entre el 5° y 7° lugar entre Argentina, México e India (FIRA, 2015).

El maíz (*Zea mays* L.) es el cultivo más importante de México, desde el punto de vista alimentario, económico, político y social. Este grano se produce principalmente en dos ciclos agrícolas: primavera/verano y otoño/invierno, en diferentes condiciones agroclimáticas de humedad: temporal y riego. Se siembra en 7.43 millones de hectáreas, esto representa 27 % de la superficie agrícola nacional (SIAP, 2014).

En 2014 el 68 % de la producción de maíz bajo riego en México se generó en los estados de Sinaloa, Chihuahua, Guanajuato y Michoacán, los cuales tuvieron un rendimiento promedio de 9.55 t ha<sup>-1</sup>. En siembras de temporal, el 52.7 % de la producción la presentaron los estados de Jalisco, México, Veracruz y Guerrero con un rendimiento promedio de 3.7 t ha<sup>-1</sup>. La superficie nacional sembrada bajo riego en ese año fue de 1.27 millones de hectáreas, y de 6.16 millones de hectáreas bajo el régimen de temporal. A pesar de esto, el país no es autosuficiente ya que fue necesario importar 10.3 millones de toneladas (SIAP, 2014).

En los últimos 60 años los incrementos en el rendimiento se han logrado principalmente al fitomejoramiento (60 %) y a la utilización de mejoras

tecnológicas (40 %) en el cual se incluye la aplicación de mayores dosis de fertilización, eficiente control de malezas, aumentos en la densidad de población y manejo de híbridos superiores (Tollenaar y Lee, 2011).

De acuerdo con Copeland y McDonald (2001), las semillas de variedades mejoradas son una opción para incrementar el rendimiento y calidad de las cosechas, sirviendo como puente entre el mejoramiento genético y el productor, las cuales, en países en desarrollo permiten alcanzar niveles competitivos en la producción.

### **Mutantes en plantas**

El conocimiento de la variación genética de una población de interés, es una medida necesaria en los programas de mejoramiento genético de cualquier especie cultivada, en este caso, el maíz. Las dos fuentes principales de variación genética en una población son las mutaciones y la recombinación de genes que resultan de la reproducción sexual. Las mutaciones pueden deberse a cambios o errores en la replicación del ADN, previa a la formación de gametos, por medio de radiaciones o sustancias químicas del medio ambiente; estos cambios no siempre afectan el fenotipo de un organismo, es decir, sus características físicas, fisiológico–bioquímicas; sin embargo, en ocasiones sí afectan el fenotipo. Algunas, incluso afectan la eficacia biológica de un organismo o la capacidad para sobrevivir y reproducirse en su ambiente. Otras mutaciones pueden no afectar la eficacia biológica del organismo que las experimenta (Miller, 2004).

Las mutaciones ocurren en frecuencias bajas o raras, la mayoría de las cuales, aunque no todas, funcionan de manera menos satisfactoria que los alelos de tipo normal o silvestre. La mutación provee una fuente de variabilidad nueva, necesaria para permitir que las plantas se adapten a un medio físico y biológico en cambio continuo (Watson *et al.*, 2006).

En estudios sobre mutantes en maíz, sea para aplicaciones en el mejoramiento genético, o para estudios de domesticación, o en temas recientes relativos a la genómica del maíz, se tiene registro de una buena cantidad de características o

tratamientos de importancia económica. La información sobre el tema es amplia, pero en esta relación se menciona a uno de los artículos clásicos sobre mutantes recesivos (Schuler, 1954), y otro sobre una extensa revisión en genómica del maíz y su efecto en el incremento de la ganancia genética por medio del mejoramiento (Xu *et al.*, 2009).

Entre los mutantes de expresión fenotípica, manejados en su identificación como alelos recesivos, pueden citarse los mutantes sugary (*su*, al menos dos alelos), opaco-2 (*o2*), esterilidad masculina (male sterile, *ms*, al menos dos alelos), varios mutantes brachytic (*br*), varias versiones de enanismo (Dwarf, *d*), Nervadura café (Brown midrib, *bm*). Todos estos mutantes fueron citados por Schuler (1954), señalando que fueron identificados en líneas endocriadas, generadas por autofecundaciones sucesivas, la mayoría después de 10 a 20 autofecundaciones, y pocos casos de 4.

### **Poliembrionía (PE)**

La primera mención registrada sobre poliembrionía se le atribuye a Leeuwenhoek en 1719, quien observó la formación de dos plántulas de la misma semilla de cítricos (mencionado por Batygina y Vinogradova, 2007), y es el fenómeno por el cual se forman en la semilla más de un embrión, independientemente del origen de los mismos. Los embriones se pueden originar a partir del cigoto, o de otras células haploides, integrantes del saco embrionario, tales como las sinérgidas y antípodas, o de células diploides de los órganos nucela o tegumento, los cuales rodean en su mayor parte al saco embrionario.

Se denomina “poliembrionía simple” cuando en un mismo saco embrionario se desarrollan varios embriones, y “poliembrionía múltiple” cuando éstos se forman en varios sacos embrionarios (Lakshmanan y Ambegaokar, 1984). Cualquiera de los dos casos se puede presentar en algunas especies de angiospermas o gimnospermas (Martínez-Gómez y Gradziel, 2003). Braun (1859) mencionó 60 casos de poliembrionía en cuatro categorías: (1) fusión de dos o más óvulos, (2)



varios sacos embrionarios en la nucela del mismo óvulo, (3) desarrollo de más de un saco embrionario dentro del mismo óvulo y (4) división del proembrión.

La poliembrionía también se ha clasificado como verdadera y falsa; la producción de varios embriones dentro del saco embrionario se designa como poliembrionía verdadera, mientras que la falsa poliembrionía es la producción de embriones derivados de varios sacos embrionarios. Este tipo de clasificación la presenta Webber (1940) en una amplia revisión sobre el tema.

### **Poliembrionía en maíz (PEm)**

La poliembrionía en maíz es la condición en la que la semilla al germinar manifiesta dos o más plúmulas simultáneamente, las cuales se mantienen hasta la terminación del ciclo de vida de la planta. El fenómeno ha sido reportado por diversos autores desde la última década del siglo XIX y hasta la fecha. En los años treinta se informó del hallazgo de plantas dobles provenientes de semillas individuales, las cuales se denominaron como plantas gemelas (twins) (Randolph, 1936; Skovested, 1939). En este orden Sharman (1942) observó una línea de maíz que tenía dos embriones que emergían de un solo grano, los cuales aparentaban estar completamente separados excepto por el escutelo (el cotiledón transformado en órgano absorbente, adosado al endospermo).

En años posteriores se han publicado reportes sobre la poliembrionía en maíz desde diversos ángulos, por ejemplo: Morgan y Rappleye (1951) informan de plantas múltiples por semilla provenientes de cruzamientos de líneas puras con polen expuesto a dosis crecientes de irradiación con rayos X (600r, 2600r y 3720r) cuya PE observada fue de 1.6 %, 12.7 %, y 18.1 %, respectivamente.

Trabajos sobre la poliembrionía en maíz en el Instituto Mexicano del Maíz de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (IMM-UAAAN), se iniciaron por Castro (1973) quien reporta los resultados de estudios realizados en maíces con el carácter “doble embrión”, originados en el compuesto 301- SSE (Selección Súper Enana) en una frecuencia de 1 a 2 %. Los casos encontrados aquí se derivaron por segregación de la mencionada población, la cual fue formada a

partir de germoplasma de la población Puebla grupo 1, Tuxpeño braquítico, y muestra de una población de maíz con la característica “tallo cuadrado” amarillo, cristalino, de procedencia argentina.

Continuando con la línea de investigación iniciada por Castro (1973), los estudios de Castro y Rodríguez (1979), reportaron que la herencia de la condición “plantas gemelas” correspondía a un carácter cuantitativo, resaltando la respuesta positiva a la selección para incrementar la frecuencia del fenómeno (hasta 34 % en 4 ciclos) y al que le calcularon una heredabilidad de 67 % por la vía de regresión progenie-progenitor medio.

A partir de la población de maíz “plantas gemelas” desarrollada por Castro (1973), se han llevado a cabo diversos estudios. En uno de ellos, Rodríguez (1981) menciona que la PEm es altamente heredable, señalando también que las dos plantas resultantes de las semillas con doble embrión son gemelas genéticamente idénticas en base a la reducida varianza fenotípica que presenta dentro de los pares de plantas. Por otra parte, Gómez (1983) reporta avances en el programa de selección recurrente en la población de gemelas teniendo el objetivo de incrementar la frecuencia del carácter “doble embrión”, la cual aumentó a 46.58 % en el sexto ciclo de selección.

En estudios utilizando análisis histológicos, se distinguieron tres tipos de poliembrionía: el primero donde los embriones gemelos de varios sacos embrionarios están ubicados en lados opuestos del cariósido, los cuales carecen de tejidos comunes y la germinación es independiente, el segundo donde se encuentran gemelos o trillizos que provienen de células individuales del aparato del huevo o varios óvulos son estrechamente adherentes, pero estrictamente separados por capas de la epidermis, y el tercer caso, originados por multiplicación de la célula huevo (*cleavage*) de manera espontánea o después de alguna inducción, los cuales comparten un suspensor común, parte del escutelo y capas superficiales de radícula; por ello, los embriones germinan con plúmulas separadas pero un solo complejo radicular seminal (Erdelská, 1996).

Espinoza *et al.* (1998) señalan que, a partir de 1992, la base germoplasmica de maíz con plantas gemelas del IMM-UAAAN, se dividió en dos grupos: una de porte enano (BAP) y otra de porte normal (NAP), con un manejo reproductivo dentro de cada grupo de cruza fraternal con mezcla de polen. En un ciclo determinado, se seleccionan en campo de 200 a 300 familias de medio hermanos (FMH), las cuales se evalúan posteriormente bajo condiciones de invernadero, sembrando 50 semillas por cada FMH en cajas de germinación; las mejores 30 a 40 FMH con respecto a germinación, frecuencia PEm, y tipo normal de plántula son las familias que constituyen los progenitores del siguiente ciclo. Los autores señalan que la frecuencia PEm, tanto en enanas como normales, en promedio fue de 61 y 63 % respectivamente, las cuales resultan ser las frecuencias más altas publicadas hasta ahora.

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

Una gran proporción de la demanda mundial de alimentos es cumplida por los cultivos de cereales (Lásztity, 1999). Los granos de cereales están compuestos predominantemente de hidratos de carbono, la mayoría en forma de almidón, junto con cantidades considerables de proteínas y lípidos, vitaminas y minerales. Entre los diferentes cultivos de cereales de importancia económica de cultivo, el maíz (*Zea mays* L.) no sólo tiene buena cantidad de carotenoides, tocoferoles y aceite, sino también tiene contiene significativamente almidón y proteína, en comparación con otros cultivos principales de alimentos, tales como el arroz y el trigo.

El maíz es usado en una gran variedad de formas, incluyendo su uso en alimentación humana, y una amplia gama de aplicaciones industriales. Dado su origen y diversidad, la gran adaptabilidad y diseminación mundial del cultivo, la mayor variación se encuentra en México, América Latina y África Sub-Sahariana, donde es el alimento básico para los pobladores de estas regiones. El maíz, desde el punto de vista nutricional, es superior a muchos cereales excepto en su contenido de proteínas, cerca de la mitad de las proteínas están compuestas por

zeína la cual tiene un bajo contenido de aminoácidos esenciales, especialmente lisina y triptófano (Paliwal *et al.*, 2001). Esta fue la razón de buscar 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; Pérez *et al.*, 2005).

Pesev y Petrovic, (1976) realizaron una comparación del valor nutritivo de las semillas con doble embrión contra granos normales provenientes de la misma línea seleccionada hacia mayor poliembriónía, concluyendo que las semillas con doble embrión mostraron un mayor incremento en: de 4 – 6 % de proteína, 38 a 70.9 % de gramos de lisina/100 gramos de materia seca; 21.3-34.0 % de gramos de lisina/100 gramos proteína, y 3.5-13.6 % de aceite.

En el mismo tema de la calidad nutrimental del grano de maíz, dos poblaciones, una denominada BAP (Braquítica de Alta Poliembriónía) y la otra NAP (porte Normal de Alta Poliembriónía), desarrolladas a partir de la población gemelas IMM-UAAAN, son consideradas como materiales con potencial para rendimientos altos, además de que el fenómeno influye de manera positiva en los contenidos nutrimentales de las semillas, aumentando de manera significativa el contenido de ácidos grasos oleico y linoleico, y de los aminoácidos lisina y triptófano en el grano. Estudios sobre contenidos nutrimentales en grano de maíz, utilizando muestra de la población BAP, la cual presenta una frecuencia de PEm de 60 %, se obtuvieron niveles de lisina y triptófano, cercanos a los que presentan maíces especializados QPM (Valdez *et al.*, 2004; Valdez *et al.*, 2005; González-Vázquez *et al.*, 2011).

En un estudio sobre niveles de germoplasma, combinando a la población BAP y Tux-HOC (Tuxpeño-High Oil Corn), González *et al.* (2011), encontraron que la proporción 50:50 de germoplasma BAP/Tux-HOC es la óptima para lograr dos

objetivos, el primero se refiere a lograr contenidos de grasa cruda (GC), y aminoácido lisina (Lis) de 7 % y 3 % respectivamente, mientras que el segundo objetivo es poder obtener genotipos segregantes de la poliembrionía en progenies F<sub>2</sub>. Cabe mencionar que la población BAP presenta, en promedio, 6 % de GC, y 2.7 % de Lis, mientras que Tuxpeño-HOC presenta entre 8 y 9 % de GC, y 1.7 % de Lis (Valdéz, 2005).

### **Desarrollo de plántulas PEm**

El proceso al que se somete la semilla de maíz (que en términos botánicos es un fruto en cariósipide) inmediatamente después de la siembra, puede delimitarse como sigue. La semilla absorbe agua e inicia la germinación de la plántula, la radícula se alarga más rápidamente, seguida por la plúmula y las raíces seminales. El primer entrenudo (hipocótilo) se alarga y se eleva hasta alcanzar la superficie del suelo. El embrión utiliza las reservas alimenticias contenidas en el endospermo para todo este proceso de desarrollo. Cuando el ápice del coleoptilo emerge y entra en contacto con luz solar, el primer entrenudo deja de alargarse y se inicia la emergencia de las hojas a partir del coleoptilo. Bajo buenas condiciones ambientales, el ápice del coleoptilo emergerá al cabo de 4 o 5 días de realizada la siembra; pero bajo condiciones frías o de falta de humedad esta emergencia puede demorar hasta dos semanas. Una semana después de la germinación aparecen completamente formadas las dos primeras hojas. La primera espiral de las raíces en el nudo del coleoptilo se alarga, pero no se ramifica ni forma pelos radicales. Las raíces primarias y principalmente la radícula desarrollan muchas ramificaciones y pelos radicales. Una vez que emerge la plántula y las primeras hojas empiezan a funcionar, se inicia la alimentación de la planta por vía de la fotosíntesis (CATIE, 1990), y el sistema radical nodular o de corona toma lugar como el proveedor de agua y nutrientes a la planta. Tanto las etapas vegetativas como reproductivas se determinan cuando el 50 % de las plantas han alcanzado una etapa en particular, las etapas vegetativas se determinan por el número total de hojas con collares visibles, se considera estado

de plántula de VE a V2 donde VE aparece el brote, V1 la hoja inferior tiene un collar visible y V2 las dos hojas más bajas tienen collar visible (Abendroth *et al.*, 2009)

El manejo que se ha dado a las dos poblaciones de alta frecuencia de PEm, BAP y NAP del IMM-UAAAN, y los genotipos derivados de ellas incluye en principio, una evaluación 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 (DEF).

Las plántulas PEm pueden presentar radículas múltiples por semilla al germinar, mostrando un promedio general de 14 % de radículas múltiples y 60 % de PEm. A partir de esta condición, puede plantearse que las semillas que germinan en plúmulas múltiples están en la necesidad de formar radículas múltiples para aumentar su capacidad de abastecerse de agua y nutrientes (Alcalá, 2009; Espinoza *et al.*, 2012).

La realización de estudios sobre desarrollo del embrión en la población BAP, en el período de un día antes de la polinización y hasta 21 días post-polinización, llevaron a la conclusión que los fenotipos de plántulas múltiples observados podrían ser producto de mutaciones que no afectan en el número de embriones, pero sí en el desarrollo de la plúmula y la raíz, provocando una embriogénesis atípica, generando múltiples raíces y plúmulas. O como un fenómeno de poliembrionía por “cleavage” (embriones múltiples por escisión del embrión inicial) que afecta a la división de células pro-embriónicas, haciéndolas formar varios ejes embrionarios adheridas por ciertas estructuras (Pérez, 2009).

Por otra parte, en un intento de relacionar los fenómenos de poliembrionía y apomixis, se estudió la similitud de la secuencia de la región ITS de plantas madre y su progenie PEm obtenidas por autofecundación (S1) y polinización libre (PL). Los resultados permiten informar de la posibilidad de que el método pudiera contribuir a dilucidar si dos plántulas de la misma semilla pueden ser genéticamente idénticas o diferentes, a más de las diferencias morfológicas (fenotípicas) que pudieran presentarse (Avendaño *et al.*, 2015).

El manejo reproductivo de las poblaciones BAP y NAP a través de los ciclos sucesivos de selección, se hace a través del esquema de selección recurrente de familias de medios hermanos (MH). Este método ha mostrado ser la mejor forma de avanzar de una generación a otra ya que se obtienen valores superiores en germinación (85 %), poliembrionía (63 %) y normalidad de plántula (90 %). Por otra parte, la autofecundación que puede practicarse en estas familias, ha resultado de utilidad para eliminar el mayor número de familias portadoras de genes deletéreos y posibles causantes de la expresión anormal de plántulas (Musito *et al.*, 2008).

Con el objetivo de obtener información de utilidad agronómica en evaluaciones de plántulas, desde la siembra hasta los 40 días, se observó que en todas las estructuras morfológicas evaluadas tienen un crecimiento ascendente y similar tanto en los testigos como en las poblaciones de referencia a la poliembrionía (NAP y BAP). Se utilizó el peso promedio de la semilla en el cual no hubo diferencias significativas como referencia para concluir que tienen la misma reserva nutrimental, con la salvedad que las poblaciones de interés presentan promedios de 60 % de semillas que germinaron en dos plántulas, lo que las posicionó con las mismas posibilidades de desarrollar plantas competitivas (Sánchez, 2014; Vela, 2014).

### **Producción de germoplasma con características de PEm**

Los reportes sobre la herencia del carácter son diversos, pero la mayoría coinciden en el control por uno o dos genes. Uno de los casos es el asignado al gen recesivo *ig* (indeterminate gametophyte) encontrado en una línea de maíz, el cual influye, entre otros fenómenos reproductivos, en la manifestación de poliembrionía en maíz, en frecuencia igual o menor a 6 % (Kermicle, 1969). En un reporte técnico, Pilu (2000) señala que la poliembrionía en maíz está regida por la acción de un gen simple, recesivo.

Las propuestas más recientes en el tema reportan que la poliembrionía está controlada por la acción de dos loci en interacción epistática del tipo doble

dominante, segregación en F<sub>2</sub> de 15:1, donde basta la presencia de un alelo dominante de cualquiera de ellos para expresar la condición normal de planta, por lo tanto, la manifestación de casos PEm se debe a los dos loci en condición homocigótica recesiva, la cual parece estar acompañada del fenómeno de penetrancia incompleta, lo que determina qué proporción de los genotipos PEm se manifiesten, el monto de la reducción varía de 10 a 50 %, en función de la procedencia del germoplasma exótico con quien se cruzan las poblaciones poliembriónicas (Rebolloza *et al.*, 2011; Espinoza *et al.*, 2008;). Por otra parte, se ha reportado que la expresión fenotípica de “tallos gemelos” en plántulas de maíz es una evidencia de mecanismos epigenéticos, ya que presenta una de las características de los epimutantes, que en este caso se refiere a la capacidad de ser reversibles, es decir que pueden regresar al fenotipo original del que mutaron, en este caso, al de plantas normales de un solo tallo (Meraz-Fonseca *et al.*, 2015).

El carácter de PEm, se refleja en valores de dos, tres y hasta siete plántulas germinadas de manera simultánea por semilla, esta condición puede identificarse como el fenómeno de expresividad variable. Cabe mencionar que la condición de dos plántulas por semilla es la más frecuente (80-90 %), los casos de tres a cuatro plantas por semilla ocurren en un 10 a 20 % de los casos y la condición de cinco a siete plántulas se presenta en frecuencias sumamente pequeñas (Espinoza *et al.*, 1998; Espinoza *et al.*, 2008).

Una vez esclarecida la herencia de la poliembriónía en maíz (Rebolloza *et al.*, 2011) presente en las dos poblaciones del IMM-UAAAN, y confirmada la capacidad de ésta para presentar calidad nutrimental del grano de manera asociada a la PEm (Valdez *et al.*, 2005; González-Vázquez *et al.*, 2011), se estudia ahora la utilización y aprovechamiento de la PEm en la constitución de nuevos genotipos. La estrategia a seguir es buscar recombinar las poblaciones BAP y NAP con fuentes de germoplasma que potencien su capacidad agronómica, y al mismo tiempo se mantenga la calidad nutrimental del grano que propicia la poliembriónía (Domínguez, 2013).



Los cruzamientos entre las poblaciones de alta poliembrionía (NAP y BAP) por material exótico de diferente procedencia, en forma regular produce progenies  $F_1$ , fenotípicamente normales debido a la naturaleza recesiva de la PEm, y de la condición “normal” dominante de las fuentes exóticas. La recuperación de la PEm puede obtenerse a partir de la generación  $F_2$  (cruzamientos planta a planta, dentro de cada grupo segregante), o la  $RC_1$  de  $F_1 \times$  NAP o BAP, las cuales presentan progenies que manifiestan la PEm en proporciones de 15:1 y 12:4, respectivamente (Díaz, 2013; González-Vázquez *et al.*, 2011; Domínguez, 2013). En la línea de investigación para recuperar en mayor frecuencia a la PEm, se ha seguido el método de apareamiento preferencial positivo a partir de plantas  $F_2$ , cruzando sólo plantas que expresen la poliembrionía, logrando proporciones crecientes de PEm, de tal forma que, en la cuarta generación, la frecuencia de PEm pudiera ser de 35 a 40 % (Díaz, 2013; Domínguez, 2013). Estos nuevos grupos recombinados, pero poliembriónicos, pueden formar una base germoplasmica con características deseables para generar variedades de maíz especializados en poliembrionía.

### **Diseños dialélicos**

Se han propuesto diferentes métodos para el análisis de diseños de apareamiento con fines de estudios genéticos. Sprague y Tatum (1942) propusieron el método que incluye a las cruzas dialélicas y que originó los conceptos de aptitud combinatoria general (ACG) y aptitud combinatoria específica (ACE). La ACG es el término que emplearon para designar el comportamiento promedio de una línea en combinaciones híbridas, a través de sus cruzamientos con un conjunto de líneas diferentes y se considera asociada a la acción génica de tipo aditivo; y ACE lo emplearon para designar la desviación que presenta la progenie de una craza específica con respecto al promedio de sus progenitores y está asociada a la acción génica no aditiva, de dominancia y sobre-dominancia.

En los sistemas de apareamiento genéticos denominados dialélicos se realizan todos los posibles cruzamientos entre varios genotipos (Hayman, 1954; Kempthorne, 1956) los cuales han sido aplicados con éxito por los fitomejoradores, tanto en la utilización de líneas como de poblaciones, con el propósito de estimar efectos de aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE), efectos recíprocos (ER), componentes de varianza, niveles de heterosis y heredabilidad (Griffing, 1956; Gardner y Eberhart, 1966).

En la propuesta de Griffing (1956) se describe un procedimiento por el cual un grupo de  $p$  líneas endogámicas son elegidas y cruzadas entre ellas, creándose así un máximo de  $p^2$  cruzaas posibles, a las que denominó "cruzaas dialélicas"; Griffing clasificó y desarrolló cuatro métodos de diseños dialélicos para la estimación de ACG, ACE y componentes de varianza, los cuales son adecuados cuando el número de progenitores es reducido. Métodos: I) evaluación de progenitores y cruzaas  $F_1$  directas y recíprocas; II) evaluación de progenitores y cruzaas  $F_1$  directas; III) evaluación de cruzaas  $F_1$  directas y recíprocas; y IV) evaluación sólo de cruzaas  $F_1$  directas.

La contribución de Griffing (1956) señala que los diseños dialélicos pueden ser desarrollados bajo dos modelos, el Modelo 1 (Modelo fijo), en el cual los progenitores han sido deliberadamente seleccionados y no hay una población de referencia sobre la que se hará inferencia de ningún tipo. Con este modelo se estiman efectos genéticos tales como aptitud combinatoria, general y específica, pero no se pueden determinar componentes de varianzas genéticas, por lo tanto, tampoco el índice de heredabilidad.

El Modelo 2 (Modelo aleatorio), está propuesto cuando los progenitores constituyen una muestra aleatoria de genotipos pertenecientes a una población de referencia sobre la que se realizarán ciertas inferencias. En este modelo se pueden estimar componentes de varianza y la heredabilidad.

En términos puntuales, la aptitud combinatoria se define como la capacidad que tiene un individuo o una población de combinarse con otros; esta capacidad es valorada de acuerdo a los atributos que tenga la progenie. La aptitud combinatoria debe determinarse en varios individuos de la población, con la

finalidad de poder realizar selección de aquellos que exhiban mejor aptitud (Márquez, 1988)

Al tener el conocimiento de la aptitud combinatoria de los progenitores, el fitomejorador está posibilitado para seleccionar líneas con un buen comportamiento promedio en una serie de cruzamientos e identificar combinaciones híbridas específicas con un comportamiento superior a lo esperado, con base en el promedio de líneas que intervienen en el cruzamiento (Gutiérrez *et al.*, 2004).

Reyes *et al.* (2004) menciona que las cruzas simples de alto rendimiento son aquellas en las que cuando menos una de las líneas presenta alta ACG, y entre las dos líneas ocurren efectos altos positivos de ACE. Por el contrario, las cruzas simples con rendimiento bajo son aquellas cuyas dos líneas son de baja ACG y entre ellas ocurren efectos negativos *sij* de alto valor absoluto.

Hoegenmeyer y Hallauer (1976) señalan que la ACE es importante en un programa de mejoramiento cuya finalidad sea la obtención de híbridos, ya que se puede hacer mejor uso de los efectos no-aditivos como la dominancia y la epistasis. Además, señalan que la ACG explica la proporción de la varianza genotípica debida a los efectos aditivos de los genes, mientras que la ACE revela la proporción de éste que puede deberse a las desviaciones de dominancia.

## MATERIALES Y MÉTODOS

La presente investigación se llevó a cabo en una serie de experimentos, tanto en invernadero como en campo.

Los trabajos experimentales de inicio, donde se obtuvieron tres generaciones segregantes de la PEm (F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, G<sub>3</sub>) de los grupos bajo estudio, se llevaron a cabo en las instalaciones de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN), en Buenavista, Saltillo, Coahuila, México, punto localizado en las coordenadas 25°22' N, 101°02' O y altitud de 1742 msnm, teniendo clima seco, semicálido, precipitación media anual de 350-400 mm, temperatura media anual de 19.8 °C y suelo de textura migajón arcillosa con bajos contenidos de materia orgánica.

Los experimentos en campo se llevaron a cabo en dos localidades, el primero en el campo experimental del Instituto Nacional de Investigaciones, Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP)-Río Bravo, Tamaulipas con coordenadas: 25°57' N, 98°01' O y altitud de 25 msnm, cuyo clima es subtropico semiárido cálido, precipitación media anual de 653 mm, temperatura media anual de 22.6 °C y suelo vertisol con textura arcillosa. En este sitio, el trabajo experimental consistió en desarrollar una serie de cruas dialélicas a partir de nueve genotipos segregantes del carácter poliembrionía (PEm), utilizando el plan de apareamientos correspondiente al método 4 de Griffing (1956), así como la obtención de la cuarta generación (G<sub>4</sub>) de genotipos segregantes. Los genotipos progenitores correspondieron a la tercera generación de segregantes (G<sub>3</sub>), por lo que las cruas resultantes también formaron parte de la cuarta generación de segregantes de la poliembrionía (G<sub>4</sub>). La segunda localidad está ubicada en el campo experimental Buenavista, en las instalaciones sede de la UAAAN, y en la cual se llevaron a cabo tres experimentos, el primero consistió en un ensayo de rendimiento de algunas de las cruas resultantes del dialélico, el segundo se estableció con el objetivo de probar los efectos de densidad de población y dosis

de fertilización en las cruzas dialélicas, y el tercero se llevó a cabo para obtener la quinta generación (G5) de genotipos segregantes de la poliembrionía, a partir de la G4.

Por otra parte, las evaluaciones de plántula consistieron de cinco experimentos, y se realizaron tanto en invernadero como en campo, las cuales se evaluaron a los 17 días post-siembra (V2 – V3, etapa de dos a tres hojas), en diferentes generaciones (F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, G3, G4, G5) de los grupos segregantes de la poliembrionía (PEm), así de como las cruzas dialélicas.

### **Material Genético**

En el inicio de los trabajos experimentales se realizaron una serie de cruzamientos entre líneas endogámicas de probada aptitud combinatoria (denominado como material exótico) con las poblaciones de alta frecuencia poliembriónica generadas en el Instituto Mexicano del Maíz “Dr. Mario E. Castro Gil” de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro” (IMM-UAAAN) y denominadas como NAP (porte normal) y BAP (enana) (Cuadro 3.1). Las F<sub>1</sub> generadas, se llevaron a F<sub>2</sub> a través de cruzamientos planta a planta (hermanos carnales, o completos) dentro de cada grupo. El manejo reproductivo de las plantas PEm a partir de F<sub>2</sub> fue a través de apareamiento preferencial positivo (AP+) dentro de cada grupo, con base a la condición poliembriónica, esto quiere decir que se aparearon sólo plantas dobles para dar origen a la tercera (G3), y con este procedimiento, se procedió a generar la cuarta (G4) y quinta generación (G5); y de esta forma mantener la misma composición germoplasmica (exóticos x NAP, o x BAP, en dosis 50:50). Esto fue pensado así, considerando que las fuentes exóticas, en combinación con las poblaciones fuente de la poliembrionía, contribuirían de algún modo a mejorar las características agronómicas de los grupos genotípicos resultantes de estos procesos.

Cuadro 3.1 Cruzas originales entre NAP o BAP x Líneas endogámicas, no relacionadas (exóticos) con los dos primeros materiales.

Identificación (ID)	Genotipos
A	NAP x CML-78
B	NAP x AN-7
C	BAP x CML-78
D	BAP x AN-7
E	NAP x AN-255-18-19
F	NAP x AN-Tep-3
G	NAP x AN-CS-8
H	BAP x AN-Tep-3
I	BAP x AN-CS-8

Los nueve genotipos G3 al ser utilizados como progenitores en un plan de apareamientos con el método 4 de Griffing pueden generar 36 cruzas dialélicas (Cuadro 3.2). En este caso, el orden en que aparecen los nueve genotipos corresponde al sentido decreciente en que los genotipos expresaron la mayor proporción de poliembrionía. Por algunas dificultades en la realización plena de las cruas dialélicas (poca adaptación de los genotipos a las condiciones agroclimáticas al establecerse en INIFAP-Río Bravo, falta de coincidencia en la floración, etc.), se tuvieron limitantes en el número cruzamientos y, por lo tanto, en el número de semillas obtenidas por cruzamiento. Esta situación influyó para que en los trabajos subsecuentes se utilizaran sólo algunos de los genotipos dialélicos, y de los obtenidos como generación G4. Por esta razón, se utilizaron sólo 20 cruas, para evaluación de invernadero, seis para ensayos de rendimiento, y cuatro para el ensayo de niveles de densidad, y dosis de fertilización.

Cuadro 3.2 Cruzas dialélicas por el método 4 de Griffing.

	B	A	C	D	G	E	H	F	I
B		BxA	BxC	BxD	BxG	BxE	BxH	BxF	BxI
A			AxC	AxD	AxG	AxE	AxH	AxF	AxI
C				CxD	CxG	CxE	CxH	CxF	CxI
D					DxG	DxE	DxH	DxF	DxI
G						GxE	GxH	GxF	GxI
E							ExH	ExF	ExI
H								HxF	HxI
F									FxI
I									

En cada experimento se utilizaron como testigos por lo menos una población de referencia a la poliembrionía (BAP y/o NAP) y una variedad o híbrido, diseñados con germoplasma ajeno o no relacionado genéticamente con las poblaciones poliembriónicas, y los cuales representan al maíz común, es decir No-Poliembriónico (Cuadro 3.3).

Cuadro 3.3 Genotipos utilizados como testigos.

Genotipo	ID
Población de Referencia a la poliembrionía, de porte normal	NAP
Población de Referencia a la poliembrionía, de porte enano	BAP
Variedad Tuxpeño	TUX
Híbrido comercial de la UAAAN, AN-447	447
Híbrido comercial de Monsanto, DK-2061	DEK
Híbrido experimental de la UAAAN, AN-HCM	HER
Híbrido comercial de Asgrow, Caimán	CAI

## Diseño experimental

Trabajos de invernadero: Se realizó la evaluación de plántulas de los genotipos segregantes en cada generación (de F<sub>1</sub> a G<sub>5</sub>). En cada evaluación se incluyeron las dos poblaciones de referencia a la poliembrionía (BAP y NAP) y a partir de G<sub>3</sub> también se evaluó la variedad TUX, y dos híbridos. Todas las evaluaciones en invernadero se realizaron bajo un diseño completamente al azar con tres repeticiones (Cuadro 3.4).

Cuadro 3.4 Genotipos evaluados en invernadero.

F <sub>1</sub> -G <sub>3</sub>	G <sub>4</sub>	G <sub>5</sub>	Cruzas dialélicas	Pob. Ref.	Variedad	Híbrido
A	B	A	AC	NAP	TUX	447
B	C	B	AD	BAP		DEK
C	E	C	AE			HER
D	F	E	AH			CAI
E	G	F	AI			
F	H	G	BA			
G		H	BC			
H			BD			
I			BE			
			BF			
			CE			
			CG			
			CH			
			DG			
			DI			
			EF			
			EI			
			FI			
			GH			
			HF			

Pob. Ref: Población de Referencia a la poliembrionía.

F<sub>1</sub> - G<sub>3</sub>: Primera, segunda y tercera generación.



Experimentación en campo: Se llevó a cabo un ensayo de rendimiento con seis de los genotipos de cruzas dialélicas, dos híbridos, y las dos poblaciones PEm de referencia. El ensayo fue establecido bajo un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones. Además, se estableció un experimento para probar el efecto de dos factores, dos niveles cada uno, sobre siete diferentes genotipos (cuatro de las cruzas dialélicas, la población de referencia NAP, la variedad TUX, y un híbrido comercial). El trabajo fue establecido bajo un diseño de bloques completos al azar con arreglo de parcelas subdivididas, tres repeticiones. Los dos experimentos se establecieron en fechas de julio, 2015. También se establecieron genotipos segregantes de generación G4 para obtener la quinta generación (G5) a través de apareamiento preferencial positivo (Cuadro 3.5).

Cuadro 3.5 Genotipos utilizados en experimentos de campo.

Generación		Ensayo de rendimiento			Experimento de niveles de densidad, dosis de fertilización y genotipos			
F <sub>1</sub> - G3	G4	Cruzas dialélicas	Pob. Ref.	Híbrido	Cruzas dialélicas	Pob. Ref.	Híbrido	Variedad
A	A	BA	NAP	CAI	AE	NAP	CAI	TUX
B	B	BC	BAP	HC	CE			
C	C	BE			EF			
D	E	AC			GH			
E	F	AE						
F	G	CE						
G	H							
H								
I								

Pob. Ref: Población de Referencia a la poliembrionía.

F<sub>1</sub> - G3: Primera, segunda y tercera generación.

## Manejo de los experimentos

### a. Bajo condiciones de invernadero

Se realizó en el invernadero Núm. 3, ubicado en la porción norte-centro de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, campus Saltillo. La construcción es de polines de PTR, recubierto con polietileno especializado para este tipo de obras, techo arqueado, dos aguas, con dimensiones de 9 x 32 x 4 m, habilitado con una pared húmeda, dos extractores frontales, cortinas laterales abatibles, malla antifidos 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 utilizado fue una mezcla de tierra de bosque de pino y peat-moss en una relación de 2:1 v/v. Cada genotipo, en cada experimento se representó por una muestra aleatoria de 50 semillas por repetición. Las charolas se pusieron sobre mesas y rieles de ladrillo para facilitar el drenaje y la aireación de las plántulas. El riego se realizó de manera manual, con regadera, aplicando a diario a lo largo de la duración de los experimentos.

### b. Experimentación en campo

El establecimiento de los genotipos, representantes de semilla G3, a utilizar para llevar a cabo las cruza dialélicas durante el ciclo febrero – junio, 2015 en INIFAP-Río Bravo, Tamaulipas, se logró en lotes a 0.8 m distancia entre surcos, 14 m de longitud y una distancia entre plantas de 20 cm, una semilla por golpe, esto con la finalidad de poder diferenciar fácilmente a las plantas poliembriónicas de las no-poliembriónicas. Las parcelas para los nueve genotipos variaron en el número de surcos (de siete a uno), asignando el máximo a los genotipos de donde se obtendrían el mayor número de jilotes a utilizar en el diseño, y el mínimo (1 surco) para uno de los genotipos, que sólo aportaría polen en la estrategia de cruzamientos. La dosis de fertilización usada fue de 140-40-00, que es la que utilizan en el Programa Maíz de INIFAP-Río Bravo, aplicada a la siembra. Para el control de plagas, se utilizó permetrina; las malezas se controlaron con Pendimetalin y Atrazina. El riego previo a la siembra se aplicó por inundación, se

sembró en suelo a capacidad de campo (tierra venida), los tres riegos siguientes se aplicaron en función de los requerimientos hídricos durante el crecimiento y desarrollo de las plantas.

El ensayo de rendimiento (establecido en la UAAAN) de las cruas dialélicas y testigos fue establecido en el ciclo P/V 2015, en parcelas de dos surcos de 5 m de longitud, 0.8 m entre surcos y 17 cm entre plantas, una semilla por golpe. La dosis de fertilización utilizada fue de 160-80-00 aplicando en dos partes 1) a la siembra 80-80-00, y 2) el resto del nitrógeno al primer cultivo. Para el control de plagas se utilizó Carbofuran, Permetrina y Metamidofos; las malezas se controlaron con el herbicida "Faena", y de manera mecánica (azadón y tractor). El riego se aplicó por medio de cintilla, de acuerdo a los requerimientos hídricos del cultivo.

Las especificaciones en el experimento de niveles de densidad, dosis de fertilización y genotipos también se estableció en el ciclo P/V 2015, en parcelas de dos surcos de 4 m de longitud, 0.8 m entre surcos y tres repeticiones. La densidad de plantas se realizó en dos niveles: Alta (93000 plantas ha<sup>-1</sup>) y Moderada (73000 plantas ha<sup>-1</sup>). La fertilización se realizó en dos diferentes dosis: Alta (240-90-00) y Moderada (120-60-00) aplicando la mitad del nitrógeno y todo el fosforo a la siembra, y el resto del nitrógeno al primer cultivo. El control de plagas, malezas y la aplicación de los riegos fueron de la misma manera que el ensayo de rendimiento.

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

### **Variables de respuesta en plántula**

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

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

Por ciento de plántulas anormales (DEF): Relación entre el número de plántulas con deficiencias en el desarrollo de sus estructuras esenciales (subdesarrollada, clorótica, débil, etc.) y el total de plántulas germinadas, por genotipo y repetición.

### **Variables de respuesta en ensayos de rendimiento**

Días a floración, masculina y femenina (FM, FF): número de días transcurridos desde la siembra hasta la fecha cuando el 50 % de las plantas presentaron anteras dehiscentes (floración masculina) y estigmas receptivos (floración femenina).

Altura de planta (AP): Es la distancia en centímetros desde la base del tallo hasta la hoja bandera.

Altura a la mazorca superior, principal (AM): Esta longitud (cm) se determinó desde la base de la planta hasta el nudo de donde emerge la mazorca principal.

Inserción de mazorca (IMHB): Es la relación que existe entre la altura a la mazorca principal y la altura de la planta (hoja bandera), expresado en por ciento.

Prolificidad (MCP): Número de mazorcas cosechadas entre el número de plantas en la parcela, expresado en porcentaje.

Acame de raíz (ACR): Por ciento de plantas en la parcela que tuvieron una inclinación igual o mayor a 30° respecto a la vertical, o se cae por completo por fallas en el anclaje por la raíz, en relación al número total de plantas por parcela.

Acame de tallo (ACT): Es el número de plantas en la parcela expresado en porcentaje que presentan ruptura en el tallo por debajo de la mazorca principal, en relación al número total de plantas por parcela.

Mala cobertura (MCOB): Por ciento de casos por parcela donde la mazorca presenta áreas descubiertas en el extremo superior, ya que las brácteas o totomoxtle no cubren por completo a la mazorca, en relación al total de mazorcas por parcela.

Plantas con *Fusarium* (FUSP): Porcentaje de plantas que se observaron total o

parcialmente dañadas por este hongo en cada parcela, con respecto al total de plantas establecidas.

Mazorcas con *Fusarium* (FUSM): Porcentaje de mazorcas que presentan daño por este patógeno, en relación al total de mazorcas cosechadas. 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.

Mazorcas podridas (MPOD): Por ciento de mazorcas por parcela con daño aparente causado por diversas especies de hongos patogénicos con respecto al total de mazorcas cosechadas.

Peso de campo (PC): Es el peso de las mazorcas cosechadas en cada parcela al momento de la cosecha y está expresado en kilogramos.

Por ciento de humedad (% H): Contenido de humedad del grano recién cosechado. Para la obtención de este dato, se tomó una muestra al azar de 5 a 6 mazorcas representativas de la parcela, las cuales se les desgrana de 3 a 5 hileras para obtener cerca de 350 gramos; esta muestra se somete a medida en un aparato Dickey John mini GACplus, que determina la humedad del grano.

Rendimiento (REND): Es la producción estimada por parcela experimental reportada en  $t\ ha^{-1}$  de mazorcas al 15.5 % de humedad. Éste se determina al multiplicar el peso seco (PS) por el factor de conversión (FC).

$$PS = ((H - 100)/100) \times PC$$

Dónde: % H = Porcentaje de humedad del grano a la cosecha por parcela y PC = Peso de campo en kilogramos.

$$FC = (10,000 / APU \times 0.845 \times 1000)$$

$$APU = (DS \times DP \times NP)$$

APU = Área de parcela útil, DS = distancia entre surcos, DP = distancia entre plantas, NP = número de plantas por parcela, 0.845 = constante para transformar el rendimiento de peso seco al 15.5 % de humedad; 1000 = constante para obtener el rendimiento en  $t\ ha^{-1}$ ; y 10,000 = valor correspondiente a la superficie de una hectárea en  $m^2$ .

## Parámetros genéticos estimados

Aptitud Combinatoria General (ACG): proporciona información sobre qué genotipo o población pudieran producir, en general, buenas combinaciones híbridas en todos los cruzamientos donde participa.

Aptitud Combinatoria Específica (ACE): comportamiento de las combinaciones específicas de genotipos en relación al comportamiento de las líneas que la conforman.

## Análisis estadístico

En datos de plántula, la variable de frecuencia de PEm en el caso de F<sub>2</sub> se analizó por medio de ji cuadrada, bondad de ajuste, probando la hipótesis 15:1. En las generaciones sucesivas (G3, G4 y G5) se utilizaron medias para comparar el avance de la recuperación de la poliembrionía por genotipo. En cada generación se observó el comportamiento promedio de Germinación-emergencia a través de las generaciones de cada uno de los genotipos.

Para observar el comportamiento de los cambios en la frecuencia de la PEm en cuatro grupos generacionales sucesivos (F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, G3, G4) se procedió a realizar un análisis de regresión lineal y cuadrática.

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

Los datos del ensayo de rendimiento, se analizaron a través del análisis de varianza de acuerdo al diseño utilizado. En los casos donde hubo diferencias estadísticas en tal o cual efecto del modelo, se realizó una prueba de medias de rango múltiple de Tukey,  $\alpha = 0.05$ . En el caso del experimento de niveles de densidad, dosis de fertilización y genotipos, se realizaron gráficos de interacción. Los análisis de varianza, prueba de medias y regresión se realizaron con el paquete estadístico SAS versión 9.1; los gráficos de interacción fueron realizados con el paquete estadístico STATISTICA versión 10.

Modelo de los diseños experimentales: 1) Completamente al azar, 2) Bloques completos al azar, 3) Diseño de apareamientos correspondiente al método 4, modelo fijo (I) de Griffing, 4) bloques completos al azar con arreglo de parcelas subdivididas.

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

Donde

$$i = 1, 2, \dots, t$$

$$j = 1, 2, \dots, r$$

t = número de tratamientos.

r = número de repeticiones.

$Y_{ij}$  = es la j-ésima repetición correspondiente al i-ésimo tratamiento.

$\mu$  = Media general.

$t_i$  = efecto del i-ésimo tratamiento.

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

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

Donde

$$i = 1, 2, \dots, t$$

$$j = 1, 2, \dots, b$$

t = número total de tratamientos.

B = número de bloques.

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

$\mu$  = Media general.

$t_i$  = efecto del i-ésimo tratamiento.

$B_j$  = es el efecto del j-ésimo bloque

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

$$3. \quad Y_{ijk} = \mu + G_i + S_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde

$$i = j = 1 \dots p$$

$$k = 1 \dots r$$

p = número de progenitores.

r = 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 específica de la cruce i x j.

$\varepsilon_{ijk}$  = efecto del comportamiento aleatorio o error experimental.

$$4) Y_{ijkl} = \mu + t_i + b_j + (tb)_{ij} + t_k + (tt)_{ik} + (ttb)_{ijk} + t_l + (tt)_{il} + (tt)_{kl} + (ttt)_{ikl} + \varepsilon_{ijkl}$$

Donde:

$Y_{ijkl}$  = es la observación correspondiente al i-esimo tratamiento principal; k-esimo tratamiento secundario; l-esimo tratamiento terciario en el j-esimo bloque.

$\mu$  = es la media general.

$t_i$  = es el efecto del i-esimo tratamiento principal.

$b_j$  = es el efecto del j-esimo bloque.

$(tb)_{ij}$  = es el error (a), a nivel de la parcela principal.

$t_k$  = es el efecto del k-esimo tratamiento secundario.

$(tt)_{ik}$  = es el efecto de la ik-esima interacción t x t.

$(ttb)_{ijk}$  = es el error (b), a nivel de subparcela.

$t_l$  = es el efecto del l-esimo tratamiento terciario.



$(tt)_{il}$  = es el efecto de la il-esima interacción t x t.

$(tt)_{kl}$  = es el efecto de la kl-esima interacción t x t.

$(ttt)_{ikl}$  = es el efecto de la ikl-esima interacción t x t x t.

$\epsilon_{ijkl}$  = es el error (c), a nivel de la subparcela, donde  $t_i$ ,  $t_k$ ,  $(tt)_{ik}$ ,  $t_l$ ,  $(tt)_{li}$ ,  $(tt)_{kl}$ ,  $(ttt)_{ikl}$  son considerados efectos fijos con:

$i = 1, 2, \dots, I$  tratamientos t (Densidades),

$j = 1, 2, \dots, J$  bloques b (Repeticiones),

$k = 1, 2, \dots, K$  tratamientos t (Fertilizaciones),

$l = 1, 2, \dots, L$  tratamientos t (Genotipos).

### Transformación de datos

De acuerdo a los datos obtenidos en campo (datos directos), para las variables Acame de raíz (ACR), Acame de tallo (ACT), Mala cobertura (MCOB), *Fusarium* en planta (FUSP), *Fusarium* en mazorca (FUSM), Mazorcas podridas (MPOD), Las cuales se expresan en porciento pueden no tener una distribución normal, es por ello que se llevó a cabo la transformación angular de estos datos para poder ser explicados ajustándose de la siguiente manera:

$$Valor = \arcsin \sqrt{\left(\frac{n}{100}\right)}$$

Dónde:

Valor: corresponden a los datos ajustados.

$\arcsin$  = arcoseno.

$\sqrt{\quad}$  = raíz cuadrada.

$n$  = datos directos obtenidos en campo.

100 = Constante de conversión.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La presente investigación se desglosa en tres secciones: La primera se refiere a los datos obtenidos en la serie de experimentos realizados con el objetivo de medir el monto de la segregación de la poliembrionía (PEm) a través de las cinco generaciones en invernadero y cuatro en campo. En la segunda sección se detalla la generación de cruzamientos dialélicos a partir de nueve genotipos, tercera generación (G3) y ensayo de rendimiento de las cruzas dialélicas. La tercera sección se refiere a un experimento factorial de niveles de densidad, dosis de fertilización y genotipos.

### 1) Análisis de la segregación de la PEm

La información relevante sobre la recuperación de la PEm que es el objeto central de este tema se presenta en los Cuadros 4.1 y 4.2.

En términos generales, el porcentaje de Germinación-emergencia (PG) presenta una ligera tendencia a reducirse de una generación a otra por el manejo (invernadero o campo) y por las condiciones genéticas. Esta condición tiene cierta coincidencia con lo estipulado por Molina (1996), quien establece que si una población ha pasado por varios ciclos de selección, hay una reducción en la variabilidad lo cual conlleva consecuencias, tales como: baja germinación, homogeneidad y plantas raquílicas. En general, las cruzas dialélicas mostraron germinación superior a la exhibida por los genotipos segregantes de G4, que es el nivel de los progenitores de las cruzas dialélicas (Cuadro 4.1 y A-1).

Cuadro 4.1 Promedios generacionales de los genotipos bajo estudio de la variable Germinación-emergencia, invernadero y campo.

Genotipos	Invernadero					Campo			
	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	G3	G4	G5	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	G3	G4
Segregantes de la PEm	96	96	94	81	93	85	85	80	59
Cruzas dialélicas				87					71
Poblaciones de referencia	95	90	97	93	83	85	84	58	79
Testigos			92	96	98			sd	82

sd = no se tiene el dato

Nota 1: Los valores de la variable se presentan en números enteros, ya que se redondeó al entero inmediato superior cuando la fracción rebasaba el 0.5.

En el Cuadro 4.2 se presentan los resultados con respecto a la poliembrionía recuperada a lo largo de cinco generaciones sucesivas.

El valor promedio de porcentaje de poliembrionía (PPEm) de todos los genotipos en F<sub>1</sub>, dada la condición recesiva del mutante, resultaron sólo plantas individuales, tal como se esperaba. Sin embargo, la progenie F<sub>2</sub> mostro casos de poliembrionía, acorde a la hipótesis de segregación 15:1 (correspondiente a la herencia de dos loci en interacción epistática doble dominante). En el análisis genético mendeliano en este tipo de pruebas, apoyado en Ji Cuadrada (Bondad de ajuste), ésta proporción puede esperarse dentro del rango 2.8 a 8.1 %, teniendo en cuenta las variantes que propicia la penetrancia incompleta, lo que permitió corroborar la propuesta de herencia hecha por Rebolloza *et al.* (2011).

El manejo reproductivo de los genotipos segregantes por medio de apareamiento preferencial positivo (AP+), fue determinante para incrementar la frecuencia PEm, a pesar de la ocurrencia de penetrancia incompleta. Con este procedimiento, partiendo del nivel mostrado en F<sub>2</sub>, la PEm creció 3 veces más en G3, y 6 veces en G4 (Cuadro 4.2). Esto pudiera atribuirse a los procesos de recombinación genética que se suscitan en la formación de gametos, generación tras generación, permitiendo con esto algún grado de reducción de la obstrucción que causa la penetrancia incompleta en la expresión de la poliembrionía.

La frecuencia PEm observada en los genotipos segregantes de la poliembrionía, generación G5, evaluados bajo condiciones de invernadero, fue inesperadamente baja, pues se esperaba un valor igual o ligeramente superior al determinado en G4. Esta proyección parece razonable si se toma en contexto las frecuencias PEm en las dos poblaciones de referencia (BAP y NAP) las cuales se ubican, en términos generales, entre 61 y 63 % después de 18 generaciones de selección. El caso de la baja frecuencia PEm en G5 pudiera explicarse por efectos de deriva genética, ya que se dispuso de muy poca semilla (entre 20 y 50 semillas) de los genotipos paternos (nivel G4). Cada genotipo de este grupo se sembró utilizando de 20 a 50 semillas, esta situación provocó cierto nivel de endogamia, lo que a su vez provocó una reducción de vigor de las plantas progenie (depresión endogámica) y un efecto adverso en la expresión de la poliembrionía.

La frecuencia de PEm en las poblaciones de referencia (BAP y NAP), ya sea en siembras de invernadero o de campo, promedió 62 %, resultado que coincide a lo señalado por diferentes investigadores en publicaciones previas sobre estas poblaciones (Espinoza *et al.*, 1998; Rebolloza *et al.*, 2011; González-Vázquez *et al.*, 2011, Domínguez, 2013), mientras que los testigos (TUX, 447, DEK y HER), genéticamente muy diferentes a estas poblaciones, presentaron cero PEm, como era de esperarse, tratándose de genotipos No-PEm.

De acuerdo a los datos analizados en este apartado y reportados en el Cuadro A-2 del anexo, se pudo detectar buena coincidencia entre los resultados de campo e invernadero. Esto, aunado a que los genotipos segregantes pueden discrepar en el porcentaje de poliembrionía en maíz (PPEm), dado que los genotipos exóticos que se cruzaron con BAP y NAP, obstruyen en grado variable el monto de la expresión del fenómeno, teniendo al genotipo A que es el que presentó menos PPEm (12.5 % en promedio), en cambio tanto el genotipo E como F favorecen la expresión del carácter al haber presentado en promedio 41 y 35 %. Los valores extremos en la expresión de la PEm en el grupo de 20 cruzamientos fueron 5.7 % correspondiente a la cruce AI y 71.2 % en la cruce CH.

Cuadro 4.2 Frecuencias promedio de PEm, diferentes grupos genotípicos y testigos de maíz No-PEm, a través de generaciones.

Genotipos	Invernadero					Campo			
	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	G3	G4	G5	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	G3	G4
Segregantes de la PEm	0	4.96	19.7	42.2	27.1	0	3.9	21.1	38.6
Cruzas dialélicas				41.0					42.6
Poblaciones de referencia	66.5	70.5	55.9	57.9	75.0	53.6	53.8	73.6	60.6
Testigos			0	0	0			0	0

Con el propósito de explicar la respuesta de los genotipos segregantes en cuanto a las proporciones de poliembrionía a través de las generaciones, se aplicó un análisis de regresión entre las dos variables. Los resultados del análisis aparecen en el Cuadro 4.3. Se corrieron dos análisis de regresión uno lineal y otro cuadrático, concluyendo que la regresión cuadrática es la que mejor explica el comportamiento de la PEm a través de las generaciones, a juzgar por el monto del coeficiente de determinación ( $R^2 \approx 100\%$ ), provocando un coeficiente de variación reducido, donde la regresión es positiva y mayor de cero. El coeficiente de regresión calculado mide el impacto del AP+ sobre la frecuencia de PEm en cada ciclo generacional.

Cuadro 4.3 Cuadros medios del análisis de regresión de PEm con respecto a grupos generacionales.

FV	GL	Lineal	Cuadrática
Generaciones	2	988.98	532.51*
Error	1	38.11	0.18
Intercepto	1	-18.52	3.28
X	1	14.06	-7.74
x <sup>2</sup>	1	-	4.36
CV		37.10	2.58
R <sup>2</sup>		92.84	99.98

## 2) Análisis de cruzas dialélicas por el método 4 de Griffing

Los efectos de aptitud combinatoria para seis variables de interés se presentan en el Cuadro 4.4. En esta investigación, se aprecia que tanto los genotipos como los efectos aditivos presentaron significancia ( $p \leq 0.01$ ) para todas las variables con excepción de FUSM en ACG que obtuvo sólo diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ), mientras que los efectos no aditivos mostraron alta significancia ( $p \leq 0.01$ ) para las variables MPOD, FUSM y significancia ( $p \leq 0.05$ ) para REND. Esto quiere decir que los genotipos poseen una capacidad diferente de transmitir sus características a la descendencia y además presentan un desempeño diferente en combinaciones híbridas específicas. Por lo tanto, es posible detectar los mejores genotipos segregantes de la PEm, y también aquellas cruzas que muestren los mejores valores de ACE para la posible formación de variedades o híbridos.

Cuadro 4.4 Cuadrados medios del análisis de varianza de un cruzamiento dialélico bajo el método 4 de Griffing para seis cruzas.

FV	GL	FM	AP	AM	MPOD <sup>‡</sup>	FUSM <sup>‡</sup>	REND
REP	2	5.06	14.90	46.77	0.97	13.94	0.26
GEN	5	10.32 **	1267.52 **	439.23 **	290.47 **	92.80 **	10.84 **
ACG	3	16.72 **	2051.41 **	729.65 **	362.29 **	42.82 *	14.92 **
ACE	2	0.72	91.69	3.60	182.76 **	167.77 **	4.73 *
ERROR	10	1.26	33.78	26.94	10.50	6.22	1.27
CV		1.41	2.89	4.57	17.13	9.88	8.98
R <sup>2</sup>		83	95	89	93	89	81
MEDIA		79.4	201.2	113.7	12.5	18.8	12.5

\*, \*\* Significativos a los niveles de probabilidad  $\leq 0.05$  y  $\leq 0.01$ , FV: Fuentes de variación, GL: Grados de libertad, FM: Floración masculina, AP: Altura de planta, AM: Altura de mazorca, MPOD: Mazorcas podridas, FUSM: *Fusarium* en mazorca, REND: Rendimiento, <sup>‡</sup> Datos de la variable con transformación Arco-Seno.

En el Cuadro 4.5 se presenta la estimación de la proporción de contribución de los efectos de ACG y ACE de acuerdo a la suma de cuadrados del análisis de varianza del método 4 de Griffing. Las variables FM, AP, AM, MPOD y REND

presentaron valores mayores en los efectos de ACG, lo que indica que la acción génica aditiva estuvo involucrada en estas variables de manera preponderante, estos resultados concuerdan con lo dicho por Moll y Robinson (1967) quienes señalan que la varianza genética aditiva es cuando menos dos veces mayor que la varianza de dominancia en poblaciones de maíz. Al respecto Gutiérrez *et al.* (2002) encontraron que a medida que la divergencia genética de los genotipos aumenta de la misma manera, también se incrementa la diferencia entre los valores de aptitud combinatoria general o específica.

Cuadro 4.5 Porcentaje de contribución de efectos aditivos y no aditivos para seis variables.

EFECTO	FM	AP	AM	MPOD	FUSM	REND
ACG	97.2	97.1	99.7	74.8	31.5	82.6
ACE	2.8	2.9	0.3	25.2	68.5	17.4

FM: Floración masculina, AP: Altura de planta, AM: Altura de mazorca, MPOD: Mazorcas podridas, FUSM: *Fusarium* en mazorca, REND: Rendimiento.

Los datos puntuales de aptitud combinatoria general se presentan en el Cuadro 4.6 donde se puede observar que los genotipos segregantes B y E sobresalen de acuerdo a las características agronómicas de interés, aportando precocidad en la variable FM, y reduciendo las MPOD además de aumentar la AP. En la variable rendimiento, el genotipo B aporta 1.96 t y E aporta 0.6 t sobre la media. Esto se refleja en la mayoría de las cruzas donde se involucran estos genotipos, superando la media general, lo cual quiere decir que los genotipos poseen una capacidad diferente de transmitir sus características a la descendencia. Los genotipos segregantes A y C tiene efectos significativos negativos en AP, AM y REND, lo que puede influir al cruzarse con cualquier otro genotipo, para reducir la altura y obtener valores de rendimiento más bajos, como lo menciona Márquez (1998), siendo el valor genético de las líneas las que determinan el grado de comportamiento que presentarán las cruzas.

Cuadro 4.6 Aptitud combinatoria general (ACG) de cuatro genotipos segregantes de la poliembrionía, estimados bajo el método 4 de Griffing, seis variables agronómicas.

GEN	FM	AP	AM	MPOD	FUSM	REND
B	0.58	25.27 **	15.10 **	-11.46 **	4.73 **	1.96 **
A	0.42	-14.60 **	-7.48 **	9.09 **	0.45	-1.27 **
C	1.42 *	-12.98 **	-8.90 **	-2.79 *	-4.65 **	-1.29 **
E	-2.42 **	2.31	1.27	5.16 **	-0.54	0.60

\*, \*\* Significativos a los niveles de probabilidad  $\leq 0.05$  y  $\leq 0.0.1$ , FM: Floración masculina, AP: Altura de planta, AM: Altura de mazorca, MPOD: Mazorcas podridas, FUSM: *Fusarium* en mazorca, REND: Rendimiento.

Los efectos de ACE para seis variables se presentan en el Cuadro 4.7. Las cruzas BA y CE se consideraron como las mejores combinaciones híbridas ya que contribuyen con mayor precocidad al presentar valores negativos en FM, porte bajo en AP, reducción de MPOD, presentan significancia al ( $p \leq 0.01$ ) y favoreciendo con  $1.01 \text{ t ha}^{-1}$  en REND, siendo significativo al ( $p \leq 0.05$ ), lo cual probablemente se deba a diferencias genéticas entre los genotipos exóticos y su contraparte en cruzamiento, las poblaciones poliembriónicas. También, en aquéllas cruzas de buena ACE, se observa que al menos uno de los progenitores fue de alta ACG. Estos resultados coinciden con De la Cruz *et al.* (2003) quienes encontraron que las cruzas de mayor rendimiento estuvieron formadas por líneas de diferente origen, genéticamente diferentes.

Aunque la craza BE tiene valor negativo, pero no significativo en la variable REND, la contribución de los efectos aditivos que estos dos genotipos presentan se expresan favorablemente en el rendimiento. Estos resultados concuerdan con lo dicho por Mendes *et al.* (2003) y Escorcia-Gutiérrez *et al.* (2010) quienes mencionan que una craza simple tiene alto rendimiento cuando las dos líneas progenitoras son de alta ACG, o bien, que al menos una línea es de alta ACG, pero presenta efectos positivos de ACE.



Cuadro 4.7 Aptitud combinatoria específica (ACE) de seis cruzas obtenidas del cruzamiento entre cuatro genotipos segregantes de la poliembrionía, estimados bajo el método 4 de Griffing, seis variables agronómicas.

CRUZAS	FM	AP	AM	MPOD	FUSM	REND
BA	-0.39	-2.24	0.36	-7.28 **	6.56 **	1.01 *
BC	0.28	-2.28	0.53	5.00 **	-7.34 **	-0.64
BE	0.11	4.51 *	-0.89	2.28	0.78	-0.38
AC	0.11	4.51 *	-0.89	2.28	0.78	-0.38
AE	0.28	-2.28	0.53	5.00 **	-7.34 **	-0.64
CE	-0.39	-2.24	0.36	-7.28 **	6.56 **	1.01 *

\*, \*\* Significativos a los niveles de probabilidad  $\leq 0.05$  y  $\leq 0.0.1$ , FM: Floración masculina, AP: Altura de planta, AM: Altura de mazorca, MPOD: Mazorcas podridas, FUSM: *Fusarium* en mazorca, REND: Rendimiento.

Las cruzas dialélicas se valoraron incluyendo las poblaciones de referencia a la poliembrionía y dos híbridos, donde los datos obtenidos fueron sujetos a análisis de varianza para confirmar el potencial entre los diferentes genotipos en cada una de las variables involucradas. Los resultados del análisis de varianza se muestran en el Cuadro 4.8, donde se aprecia que los genotipos presentaron significancia ( $p \leq 0.01$ ), para todas las variables, lo cual indica que los genotipos se comportan de manera diferente respecto a cada variable y, por lo tanto, al menos uno debe ser mejor al resto en cada grupo dentro de una variable. Lo anterior puede constatarse al observar la comparación de medias de Tukey ( $\alpha = 0.05$ ), en el Cuadro 4.9.

En general, los genotipos que mostraron una AP alta presentan de manera concomitante mayor AM y altos REND estos resultados coinciden con De La Cruz-Lázaro *et al.* (2009) quienes obtuvieron una correlación positiva entre estas variables. Sin embargo, se observa alta asociación negativa entre MPOD con REND, por lo que la primera impacta a la segunda, reduciendo la producción de mazorca, estos datos son similares con Gordón-Mendoza *et al.* (2010) quienes, en su evaluación de variedades de maíz, se detectaron que las variables rendimiento y mazorcas podridas tienen una relación negativa. De acuerdo a las características agronómicas deseadas (precocidad, porte medio, buena sanidad,

buen rendimiento) las cruzas dialélicas presentaron superioridad en todas las variables evaluadas al compararlas con las poblaciones BAP y NAP, que son la referencia a la PEm; además fueron estadísticamente iguales en algunos casos con respecto a los testigos híbridos de alto rendimiento. En estas comparaciones, se detectaron como las mejores cruzas dialélicas a BA y BE. Esto nos permite mencionar que la evaluación de la ACG y ACE mediante cruzamientos dialélicos fue eficiente en la clasificación de progenitores, e identifica fuentes de germoplasma útiles en programas de mejoramiento genético (Castañón *et al.*, 2005).

Cuadro 4.8 Cuadrados medios del análisis de varianza en los seis genotipos resultantes de los cruzamientos dialélicos y cuatro testigos.

FV	GL	FM	AP	AM	MPOD <sup>‡</sup>	FUSM <sup>‡</sup>	REND
GEN	9	18.95 **	1300.57 **	611.45 **	326.93 **	202.95 **	24.63 **
REP	2	3.33	10.78	3.92	0.67	14.10	2.06
Error	18	1.37	37.56	43.59	9.98	6.89	2.19
CV		1.48	3.05	5.93	16.92	11.99	11.45
R <sup>2</sup>		88	95	88	94	94	85
MEDIA		79.1	200.7	111.4	12.7	15.4	12.9

\*, \*\* Significativos a los niveles de probabilidad  $\leq 0.05$  y  $\leq 0.0.1$ , FV: Fuentes de variación, GL: Grados de libertad, FM: Floración masculina, AP: Altura de planta, AM: Altura de mazorca, MPOD: Mazorcas podridas, FUSM: *Fusarium* en mazorca, REND: Rendimiento, <sup>‡</sup> Datos de la variable con transformación Arco-Seno.

Cuadro 4.9 Comparación de medias de Tukey ( $\alpha=0.05$ ), de los seis genotipos resultantes de los cruzamientos dialélicos y cuatro testigos.

GEN	FM	AP	AM	MPOD	FUSM	REND
AC	81.3 ab	178.2 de	96.4 C	21.1 b	15.4 cd	9.6 e
AE	77.7 cd	186.7 d	108 bc	31.7 a	11.3 de	11.2 cde
BA	80 abc	209.7 b	121.7 ab	2.8 c	30.5 a	14.3 abcd
BC	81.7 A	211.3 b	120.4 ab	3.2 c	11.5 de	12.6 bcde
BE	77.7 cd	233.3 a	129.2 A	8.5 c	23.7 ab	14.7 abc
CE	78 bcd	188.3 cd	106.4 bc	7.6 c	20.1 bc	12.9 bcde
NAP	81.7 A	220 ab	134.2 A	27.7 ab	14.2 cd	10.1 de
BAP	81.7 A	164.5 e	90.8 C	20.3 b	21.1 bc	9.6 e
CAI	75.7 D	210 b	103.3 bc	2.7 c	4.8 ef	17.6 a
HER	75.3 D	205 bc	103.3 bc	1.4 c	1.4 f	16.8 b

### 3) Análisis de experimento factorial: niveles de densidad de población, dosis de fertilización y genotipos.

Con respecto a los resultados del segundo ensayo, en el Cuadro 4.10 se puede apreciar que sólo la fuente –Genotipos (G) presentó diferencias estadísticas en todas las variables bajo estudio, esto pudiera reflejar la diversa condición genética que tienen los grupos segregantes de la PEm, logrando destacar al menos uno sobre los demás. En cuanto a –Densidad (D) se observó significancia en las dos variables de sanidad, esto probablemente se debió a las condiciones específicas de clima-ambiente generado por el alto número de plantas. La –Fertilización (F) tuvo influencia significativa en todas las variables, con excepción de REND, lo que pudiera indicar que la nutrición impactó en gran medida el comportamiento de las plantas en las diferentes combinaciones del arreglo de tratamientos, observado en la medición de las variables de respuesta.

En los casos de interacción doble, suscitadas entre -Genotipo con los factores -Densidad o -Fertilización, se puede apreciar que los genotipos respondieron de manera diferente dada las condiciones particulares de uno u otro factor, esto se

apreció de manera sobresaliente en las variables de precocidad, porte de planta y sanidad. La interacción de los tres factores, -Densidad x Fertilización x Genotipo, mostró significancia sólo para las variables de porte y sanidad. Los coeficientes de variación, al considerar los tres tipos de error en el análisis, presentaron porcentajes aceptables (menores a 20 %).

Cuadro 4.10 Cuadrados medios del análisis de varianza para las variables agronómicas bajo el diseño bloques completos al azar con arreglo de parcelas subdivididas.

FV	GL	FM	AP	AM	MPOD <sup>‡</sup>	FUSM <sup>‡</sup>	REND
REP	2	4.37	5.58	12.73	3.79	2.81	4.52
D	1	0.30	0.43	34.07	357.53 *	293.07 **	73.36
Error a	2	1.23	8.18	5.65	4.84	1.96	5.95
F	1	152.01 **	9472.19 **	2568.57 **	604.29 **	1052.23 **	45.03
D*F	1	0.11	192.01	59.17	2.64	63.27 **	5.30
Error b	4	1.70	29.07	15.70	4.05	0.88	6.19
G	6	75.71 **	1540.37 **	1187.98 **	205.51 **	168.72 **	96.12 **
D*G	6	2.99 **	36.36 *	51.68 **	29.88 **	53.26 **	8.64
F*G	6	2.65 **	182.20 **	41.08 *	18.86 **	23.25 **	2.97
D*F*G	6	1.41	98.66 **	76.70 **	19.09 **	19.68 **	5.72
Error c	48	0.71	14.29	14.57	3.78	2.89	5.68
CV (a)		1.40	1.30	2.00	12.10	9.20	18.70
CV (b)		1.70	2.50	3.30	11.10	6.20	19.10
CV (c)		1.10	1.70	3.20	10.70	11.20	18.30
R <sup>2</sup>		95	97	94	94	96	76
MEDIA		76.5	219.1	120.4	10.6	7.9	13.1

FV: Fuente de variación, REP: Repetición, D: Densidad, F: Fertilización, G: Genotipos, CV: Coeficiente de variación, R<sup>2</sup>: Coeficiente de determinación, GL: Grados de libertad, FM: Floración masculina, AP: Altura de planta, AM: Altura de mazorca, MPOD: Mazorcas podridas, FUSM: *Fusarium* en mazorca, REND: Rendimiento, <sup>‡</sup>Datos de la variable con transformación Arco-Seno.

Los casos que resultaron estadísticamente significativos, sea por lo menos en una fuente de variación del análisis, se discuten a través de gráficas de interacción y valores medios de fuentes de variación (Figs. 1,2,...,6).

El comportamiento observado en la variable FM (Figura 1), permitió detectar que de los cuatro genotipos resultantes de cruzas dialélicas, segregantes de la poliembrionía, el híbrido GH resultó ser el más precoz con 76.3 días (Cuadro A-6), lo cual influyó para que esta condición se repitiera en interacción –Densidad x Genotipo teniendo 75.5 días en la modalidad de alta densidad de población (Cuadro A-7), y con fertilización moderada en la fuente –Fertilización x Genotipo con 75 días (Cuadro A-8). En términos generales, los valores promedio de las cruzas de genotipos segregantes fueron más tardías (4 días) que TUX y CAI, pero dos días más precoces que la población de referencia (NAP) lo que significa que la hibridación inicial entre las poblaciones poliembriónicas y genotipos exóticos tiene un efecto de precocidad en las progenies. El genotipo TUX fue el más precoz ( $p \leq 0.01$ ). Con respecto a la fuente –Fertilización, se puede observar que el suministro de fertilización alta tiende a incrementar los días a floración masculina (77.8 días). Por otra parte, la fertilización moderada influyó para que los genotipos fueran más precoces, teniendo 75.1 días a floración masculina (Cuadro A-4), esta condición pudiera darse por estrés de las plantas causado al competir por nutrientes. Sin embargo, estos resultados difieren con Cervantes-Ortíz *et al.* (2013) quienes no detectaron significancia entre dosis de fertilización (niveles de N: 150, 250 y 350 kg ha<sup>-1</sup>) y días a floración femenina. En cuanto a la fuente densidad se aprecia que no influyó significativamente en la variable FM, lo cual coincide con lo reportado por Cervantes *et al.* (2014) quienes mencionan que no se presentó diferencias estadísticas entre las diferentes densidades de población (60, 75 y 90 mil plantas ha<sup>-1</sup>) evaluadas para esta variable. Ocurriendo algo similar en una investigación realizada por Raya *et al.* (2012) los cuales analizaron diferentes densidades de población (52 630, 65 789, 78 789 y 105 263 plantas ha<sup>-1</sup>) en días a floración femenina, determinando que no tuvieron efectos significativamente estadísticos en la variable.

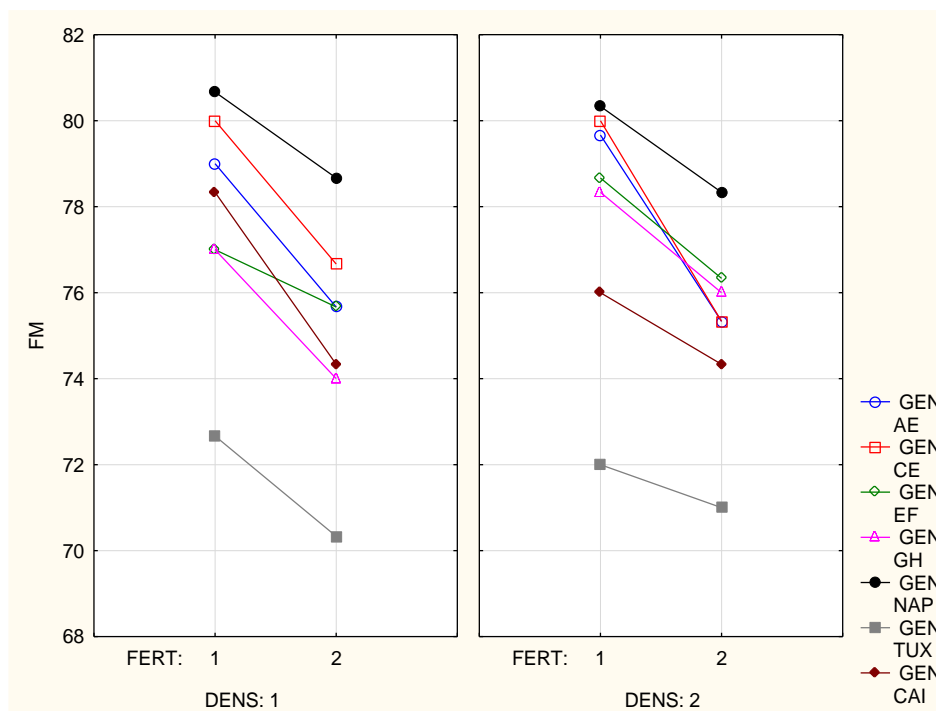


Figura 1. Medias de la variable días a floración masculina (FM) bajo dos densidades, dos dosis de fertilización y siete genotipos.

Estudiando la variable AP (Figura 2), la cruce GH presentó la mayor altura tanto en la fuente –Genotipo (219.1 cm) como en –Densidad x Genotipo (220.5 cm) con densidad moderada, y –Fertilización x Genotipo (232.3 cm) bajo fertilización alta (Cuadros A-6, A-7 y A-8). En la triple interacción –Densidad x Fertilización x Genotipo la cruce EF presentó la altura más alta (236.8 cm) en densidad moderada y fertilización alta (Cuadro A-9). En general, la altura de planta de los genotipos segregantes de la poliembrionía fue 10 % menor a la población de referencia NAP e híbrido comercial CAI, pero 6 % mayor a la variedad TUX, lo cual se considera deseable, ya que una altura moderada puede reducir acames y al mismo tiempo presentar mayor volumen de materia seca. El genotipo NAP fue el de mayor altura (239.5 cm). La fertilización alta tendió a aumentar la altura de planta 10 % (Cuadro A-4), esto es debido a que el efecto del nitrógeno favorece la multiplicación celular y estimula el crecimiento en gramíneas de acuerdo a lo que señaló Manzanti *et al.* (1997). Estos resultados coinciden con Gökmen *et al.* (2001) quienes mencionan que las diversas dosis de fertilización

presentaron diferencias significativas en altura de planta, obteniendo la altura máxima con la dosis más alta de N ( $250 \text{ kg N ha}^{-1}$ ), mientras que los valores más bajos se registraron en 0 y  $50 \text{ kg N ha}^{-1}$ . De la misma manera, López y Cabral (1991) encontraron diferencias de altura de plantas de maíz cuando utilizaron diferentes dosis de nitrógeno.

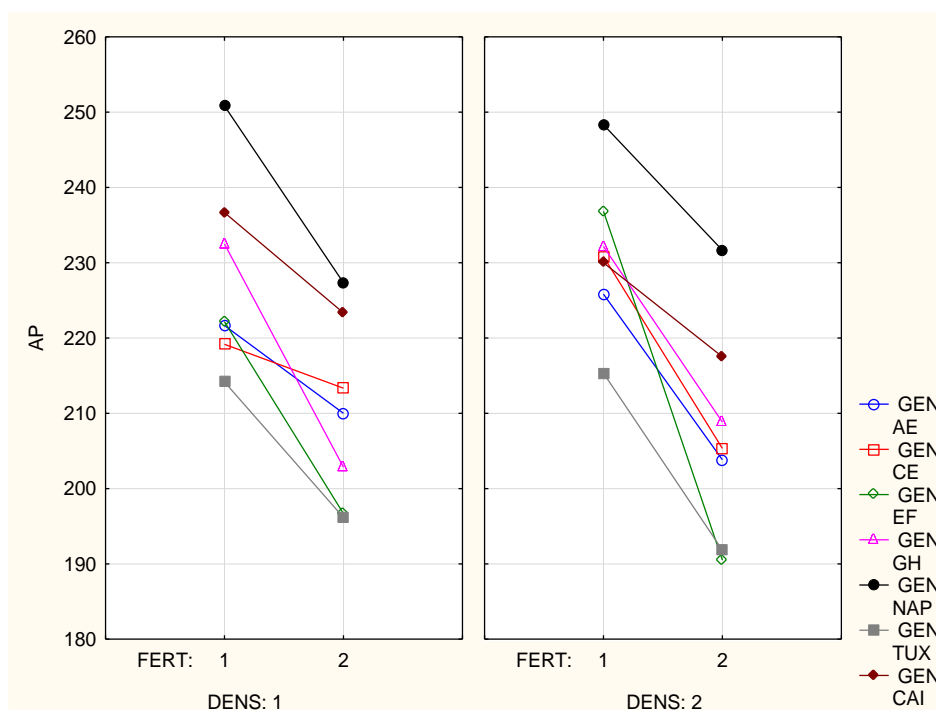


Figura 2. Medias de la variable altura de planta (AP) bajo dos densidades, dos dosis de fertilización y siete genotipos.

En AM (Figura 3), los resultados correspondientes a las cruza, permiten señalar que la altura de mazorca más baja la presentó AE (117 cm) en la fuente – Genotipo (Cuadro A-6), y que la presentó GH en interacción -Densidad x Genotipo (115.3 cm) con densidad moderada (Cuadro A-7), mientras que, en interacción -Fertilización x Genotipo, fue la cruza EF la de menor altura (110.6 cm) bajo fertilización moderada (Cuadro A-8); esto influyó para que los dos genotipos (EF y GH) presentaran los valores más bajos en interacción triple – Densidad x Fertilización x Genotipo con densidad moderada y fertilización

moderada (Cuadro A-9). El genotipo que presentó el valor extremo inferior fue TUX.

Los grupos segregantes de la poliembriónía tuvieron una AM considerablemente más baja (15 % menos) que la población de referencia NAP, pero 7 % mayor a la variedad TUX y el híbrido comercial CAI, lo cual implica que los genotipos podrían presentar menor acame que NAP. Al establecer la relación entre las variables AM y AP en el caso de los genotipos segregantes de PEm, se puede apreciar que la inserción de mazorca es en promedio de 55 %. Se conoce que una relación altura de mazorca y altura de planta de alrededor de 50 % favorece la verticalidad de las plantas (Zsubori *et al.*, 2002). Como se puede observar con fertilización moderada se obtuvo una altura de mazorca 9 % menor a la de fertilización alta (Cuadro A-4) sin embargo, un trabajo publicado por Cervantes-Ortíz *et al.* (2013) donde estudian el efecto de dosis de fertilización en diversos genotipos, mencionan que no detectaron diferencias estadísticas entre la altura de mazorca y las dosis de fertilización.

De acuerdo al análisis de varianza (Cuadro 4.10) no se presentó significancia estadística en las variables FM, AP y AM en cuanto a la fuente de variación – Densidad por sí sola, lo cual coincide con los resultados publicados por Khan *et al.* (2003) quienes mencionan que el aumento de densidad de población en maíz no tiene efecto sobre estas variables. Por otra parte, el nivel alto de fertilización influyó de manera significativa en las tres variables, aumentando sus valores. Del mismo modo, se presentaron diferencias estadísticas entre genotipos, resultando valores extremos para NAP (altos) y variedad TUX (bajos). Los híbridos segregantes de la poliembriónía presentaron valores intermedios.



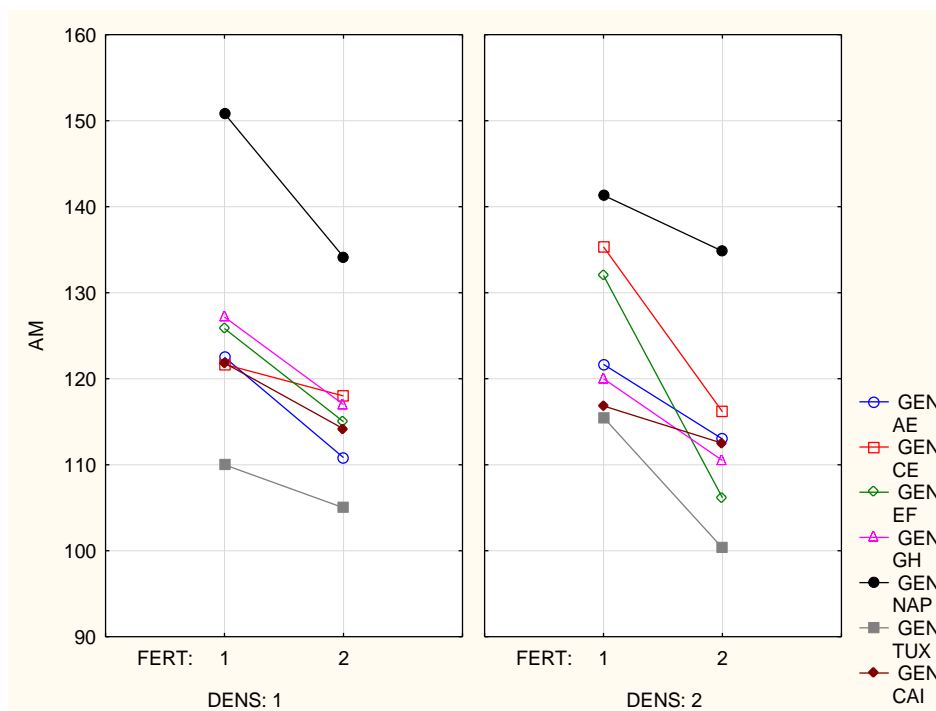


Figura 3. Medias de la variable altura de mazorca (AM) bajo dos densidades, dos dosis de fertilización y siete genotipos.

En la variable MPOD (Figura 4), tres genotipos segregantes de la poliembrionía (AE, CE y EF) obtuvieron 25 % menos mazorcas podridas que la población de referencia NAP (Cuadro A-6). El valor más bajo para esta variable se presentó en CAI en –Genotipos y sus interacciones con las otras fuentes de variación. La densidad moderada resultó mejor, ya que presentó 30% menos MPOD que en densidad alta (Cuadro A-3). Esto pudiera deberse a que la alta densidad poblacional contribuyó a mantener por más tiempo una alta humedad ambiental en el follaje, lo cual pudo haber favorecido el desarrollo de enfermedades. Estos resultados coinciden con lo reportado por Blandino (2008) quien indica que la densidad de plantas influyó significativamente el porcentaje de granos afectados por pudrición de la mazorca, donde la población de plantas más alta (82000 plantas ha<sup>-1</sup>) presentaron mayor severidad (+43 %) que las parcelas con densidad de plantas inferior (65000 plantas ha<sup>-1</sup>). Sin embargo, Dodd (1983) en un trabajo sobre maíz, menciona que, al usar una densidad de población mayor a la óptima, aumenta la competencia por luz, agua y nutrientes que ocasiona

disminución del volumen radical, en el número de mazorcas y el número de granos por mazorca, también aumenta la intensidad de las pudriciones de raíz y tallo lo que propicia el acame tanto de raíz como de tallo, así como de pudriciones de mazorca y eleva los costos de la cosecha.

En el caso de -Fertilización, el nivel alto resultó mejor ya que redujo las MPOD en 39 % debido a la mayor capacidad de protegerse que le proporciona la nutrición (Cuadro A-4), esto coincide con Huber (1989) y Blandino (2008) los cuales mencionan que las plantas que reciben una nutrición mineral adecuada en general son significativamente más tolerantes a las enfermedades.

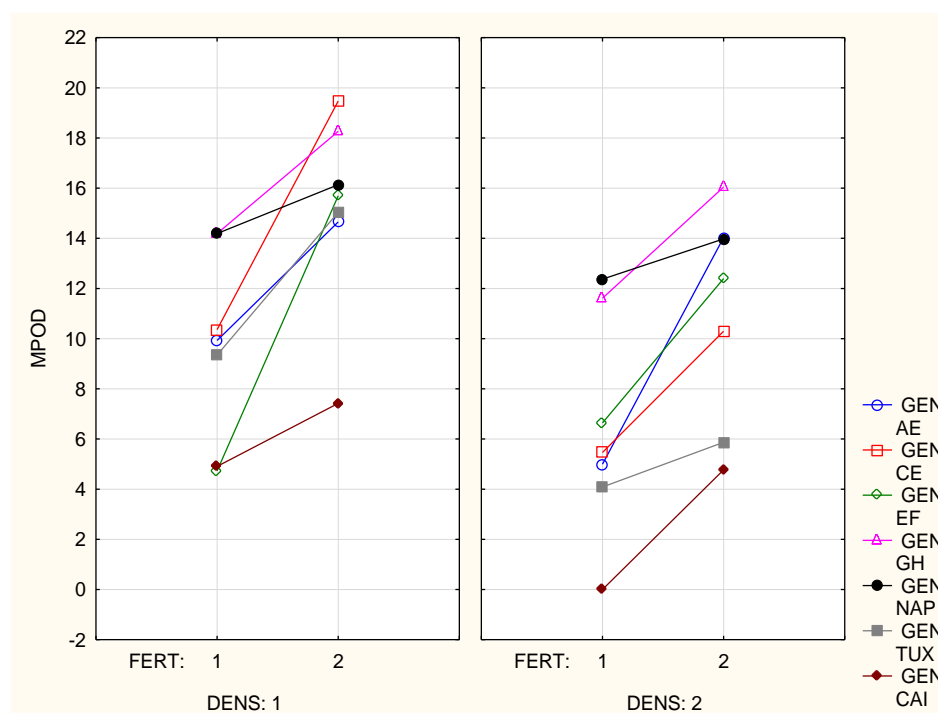


Figura 4. Medias de la variable mazorcas podridas (MPOD) bajo dos densidades, dos dosis diferentes de fertilización y siete genotipos.

FUSM es una de las variables que tienen impacto negativo en REND, la cual tuvo diferencias estadísticas en todas las fuentes de variación (Cuadro 4.10). En – Fertilización x Genotipo, AE presentó el porcentaje más bajo (2.1 %) con fertilización alta (Cuadro A-8), esto influyó para que el mismo genotipo no tuvieran incidencia de *Fusarium* en la interacción triple –Densidad x Fertilización x

Genotipo, en la combinación “densidad moderada y alta fertilización” (Cuadro A-9). Como puede apreciarse en la Figura 5, los genotipos segregantes de la poliembrionía resultaron mejores que la población NAP, ya que presentaron 13 % menos FUSM, lo cual puede tomarse como un indicio de su potencial en cuanto a sanidad (Cuadro A-6). Como era de esperarse, el híbrido comercial CAI tuvo poca incidencia de *Fusarium*, y fue la de menor porcentaje en dos de las fuentes de variación. En cuanto a –Densidad, la modalidad moderada fue la mejor con 26 % menos de FUSM (Cuadro A-3); y todavía mejor, fue el efecto de –Fertilización alta, la cual redujo el porcentaje de esta variable en 53 % (Cuadro A-4), por lo tanto, no es de sorprender que la interacción -Densidad x Fertilización presentara menor incidencia de FUSM (61 % menos FUSM) al tener densidad moderada y fertilización alta (Cuadro A-5).

Los resultados señalados coinciden con los publicados por Lozano y Díaz (2002) quienes encontraron que la densidad más alta (100 mil plantas por ha<sup>-1</sup>) presentó 28.6 % menos mazorcas sanas que la densidad de población intermedia y baja (75 y 50 mil plantas por ha<sup>-1</sup>). Por otra parte, Huber (1997) menciona que la severidad de la mayoría de las enfermedades de plantas puede ser disminuida por mejoras en el manejo de la fertilización. Por su parte Espinosa y Tadeo (1992) encontraron que la respuesta típica de las plantas a suelos de baja fertilidad conduce a la reducción de la cantidad de semilla producida más que en su calidad. Sin embargo, Martínez *et al.* (2005) trabajando estos temas en maíz, concluyeron que la fertilización nitrogenada y la densidad no tienen efecto en la calidad de la semilla.

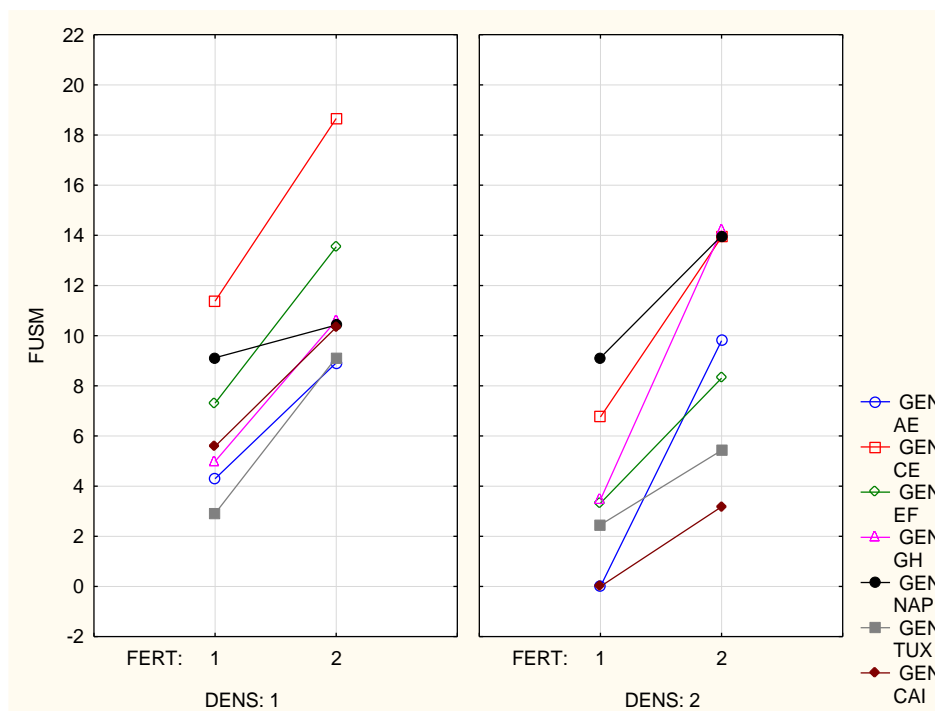


Figura 5. Medias de la variable *Fusarium* en mazorca (FUSM) bajo dos densidades, dos dosis diferentes de fertilización y siete genotipos.

Finalmente, y con respecto a la variable REND, los grupos segregantes fueron mejores que la población de referencia (NAP) con 18 % más  $t\ ha^{-1}$  y dos de ellos (AE y CE) fueron ligeramente superiores a la variedad TUX, teniendo 2 y 4 % más REND. Al respecto, el genotipo CAI fue el más rendidor (Cuadro A-6). Se puede apreciar que, aunque no hubo significancia estadística en –Fertilización (Cuadro 4.10), con la dosis alta los genotipos tienden a ser más rendidores teniendo 12 % más  $t\ ha^{-1}$  (Cuadro A-4). Estos resultados coinciden con Osborne *et al.* (2002) y Yasari *et al.* (2012) los cuales mencionan que a niveles altos de nitrógeno se incrementa el rendimiento de grano, teniendo un efecto positivo en el número de semillas por mazorca y en el peso de la semilla de híbridos de maíz. Por otra parte, la -Densidad no afectó el REND, esto se atribuye a que al aumentar la densidad disminuye rendimiento por planta, incrementa el número de plantas horras o estériles por efecto de competencia por lo que la densidad baja sería la más adecuada, estos resultados coinciden con Rodríguez *et al.* (2015) quienes encontraron que las diferentes densidades de población (52 083,

54 524, 69 444, 83 000 y 104 167) no afectaba significativamente a la variable rendimiento. En el mismo tema, Karlem y Camp (1985) y Sangoi (2000), mencionan que el rendimiento por unidad de área, responde al aumento en la densidad de plantas hasta llegar a un punto máximo y disminuye cuando la densidad rebasó ese punto, dando una curva de tipo óptimo. Por otro lado, Ajamnouroozi y Bohrani (1998) publicaron que los bajos rendimientos observados en bajas densidades de siembra son debido a la escasez de plantas y en altas densidades de población provocan esterilidad y disminución en el peso del grano.

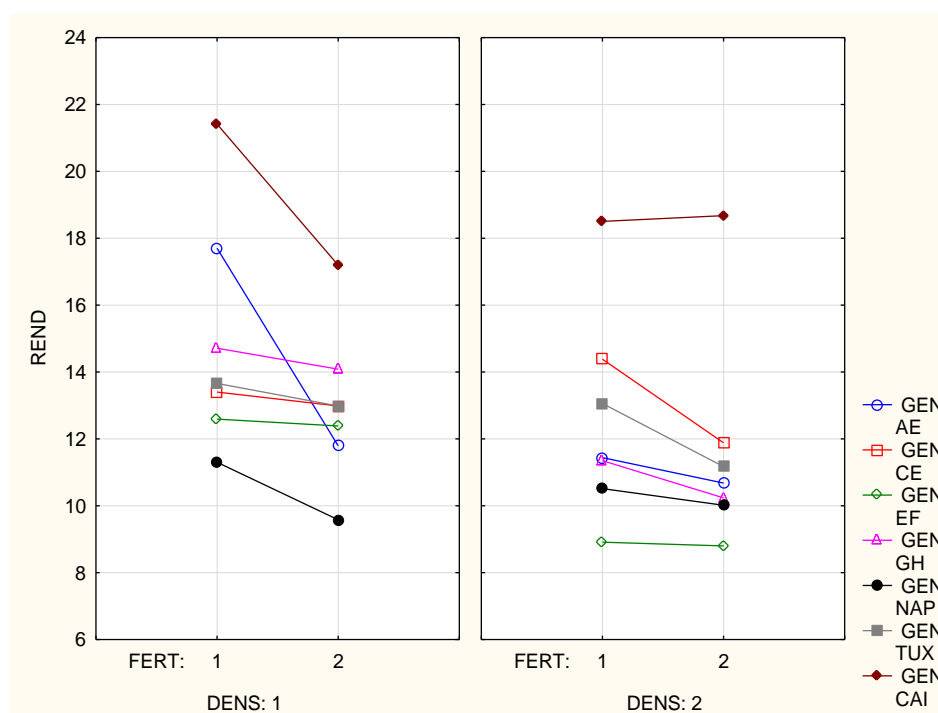


Figura 6. Medias de la variable rendimiento (REND) bajo dos densidades, dos dosis diferentes de fertilización y siete genotipos.

## CONCLUSIONES

De acuerdo a las hipótesis y objetivos planteados en este trabajo de investigación, se puede concluir lo siguiente.

La poliembrionía en maíz (PEm) tiene un potencial productivo de importancia económica en la agricultura del cultivo.

El manejo de apareamiento preferencial positivo aplicado de manera sucesiva para la recuperación de la poliembrionía en maíz permite aumentar de manera significativa la frecuencia del mutante en los genotipos segregantes.

La regresión cuadrática parece ser la mejor manera de explicar la tendencia del mutante al realizar apareamiento preferencial.

Se comprueba que la poliembrionía en maíz está dada por genes mayores en condición recesiva, la cual no es afectada por el ambiente.

La estimación de aptitud combinatoria general y aptitud combinatoria específica generó información sobre el potencial de los cuatro progenitores estudiados y de sus cruzas, presentando superioridad de efectos aditivos, donde B y E resultaron los mejores genotipos, y que BA, BE y CE resultaron ser las cruzas más sobresalientes.

El comportamiento agronómico de los genotipos segregantes de la poliembrionía presentó valores intermedios positivos al compararlos con los testigos, quienes presentaron los valores extremos, los cuales correspondieron a la población de alta poliembrionía (menos calificado) y el híbrido comercial CAI (más calificado) respectivamente.

Altas densidades de siembra aumentan la incidencia de enfermedades de mazorca en los genotipos segregantes de la PEm. Pero, al aplicar una alta fertilización, se favorece el porte de planta, sanidad y producción. Los genotipos derivados de las cruzas dialélicas que tuvieron mejor comportamiento fueron CE y AE.

## REFERENCIAS

- Abendroth, L., Elmore, R., Hartzler, R. G., McGrath, C., Mueller, D. S., Munkvold, G. P., Pope, R., Rice M. E., Robertson, A. E., Sawyer, J. E., Schaefer, K. J. P., Tollefson, J. J. and Tylka, G. L. 2009. Corn, Field guide. A reference for identifying diseases, insect pests, and disorders of corn. Iowa State University. pp. 84.
- Ajamnouroozi, H. and Bohrani, J. 1998. The effects of planting configuration and plant density on the yield and yield components of the late maturing grain corn cultivar of S. C 704 and the intermediate maturing corn cultivar of S. C 704 in the region of Aliabad Kamin in the province of Fars. *In* Proceeding 5th Congress of Iranian Agronomy and Plant Breeding. Karaj, Iran. p. 380.
- Alcalá, J. 2009. Parámetros Genéticos y Desarrollo de Radícula en Maíces Poliembriónicos. Tesis de Maestría en Ciencias en Fitomejoramiento por la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo Coah. Mex. pp 143.
- Avendaño-Sánchez, M., Espinoza-Velázquez, J., Gutiérrez-López, A., Flores-Gallegos, A. C. y Rodríguez-Herrera, R. 2015. Secuencias nucleotídicas de la región ITS en familias S1 y PL de maíces poliembriónicos. *Rev. Mex. Cs. Agríc.* Vol.6 (3): 509-521.
- Batygina, T. B. y Vinogradova, G. Y. 2007. Phenomenon of Polyembryony. Genetic Heterogeneity of Seeds. *Russian Journal of Developmental Biology.* 38 (3): 166-191.
- Blandino, M., Reyneri, A. and Vanara, F. 2008. Effect of plant density on toxigenic fungal infection and mycotoxin contamination of maize kernels. *Field crops research*, 106(3), 234-241.
- Braun, A. 1859. Über Polyembryonie und Keimung von *Coelebogyne*. ein Nachtrag zu der Abhandlung über Parthenogenesis bei Pflanzen. *Abhandl Königl Akad. Wiss. Berlin*, S. 109–263.
- Castañón, N. G., Latournerie, M. L. y Mendoza, E. M. 2005. Macro de SAS-IML para analizar los diseños II y IV de Griffing. *Universidad y Ciencia* 21: 27-35.

- Castro, G. M. 1973. Incremento del carácter doble embrión. Boletín Técnico No. 1 Escuela Superior de Agricultura Antonio Narro. Buenavista. Saltillo Coah. Mex. pp.47.
- Castro, G. M. y Rodríguez H. S. 1979. Estudio preliminar del potencial de plantas de maíz con tallos gemelos. *Fitotecnia Mexicana* 2(3): 39-49.
- CATIE. 1990. Guía para el Manejo Integrado de Plagas del Cultivo de Maíz. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Proyecto Regional MIP. 88 p. ISBN 9977-57-063-9.
- Cervantes-Ortíz, F., Covarrubias-Prieto, J., Rangel-Lucio, J. A., Terrón-Ibarra, A. D., Mendoza-Elos, M., Preciado-Ortiz, R. E. 2013. Densidad de población y fertilización nitrogenada en la producción de semilla híbrida de maíz. *Revista Agronomía Mesoamericana*. 24(1):101-110.
- Cervantes, F., Gasca, M., Andrio, E., Mendoza, M., Guevara, L., Vázquez, F. y Rodríguez, S. 2014. Densidad de población y correlaciones fenotípicas en caracteres agronómicos y de rendimiento en genotipos de maíz. *Ciencia y Tecnol. Agrop. México* 2(1): 9-16.
- Copeland, L.O. and McDonald, M. B. 2001. Seed germination. In *Principles of Seed Science and Technology*. Springer US. p. 72-123.
- De La Cruz, L., Ron, J., Ramírez, J., Sánchez, J., Morales, M., Chuela, M., Hurtado, S. y Mena, S. 2003. Heterosis y aptitud combinatoria entre híbridos comerciales y germoplasma exótico de maíz en Jalisco, México. *Rev. Fitotec. Mex.* 26(1):1-10.
- De La Cruz-Lázaro, E., Córdova-Orellana, H., Estrada-Botello, M. A., Mendoza-Palacios, J. D., Gómez-Vázquez, A., y Brito-Manzano, N. P. 2009. Rendimiento de grano de genotipos de maíz sembrados bajo tres densidades de población. *Universidad y ciencia*, 25(1), 93-98.
- Díaz, E. 2013. "Desarrollo de una Metodología para la Recuperación de Genotipos Poliembriónicos Segregantes en Maíz". Tesis de Licenciatura por la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Saltillo, Coahuila, México. 54 pp.
- Dintzis, F. R., Bagley, E. B. and Felker, F. C. 1995. Shear thickening and flow-induced structure in a system of DMSO containing waxy maize starch. *J. Rheology*, 39: 1399-1409.
- Dodd, J. L. 1983. Corn stalk rot: accounting for annual changes. 38th Annual Corn and Sorghum Research Conference. ASTA. Chicago, Ill. pp: 71-79.



- Domínguez, A. 2013. Parámetros genéticos y características de producción en genotipos de maíz que segregan poliembrionía. Tesis de Maestría en Ciencias en Fitomejoramiento por la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo Coah. Mex. pp 115.
- Erdelská, O. 1996. Polyembryony in maize: histological analysis. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 65(1-2), 123-125.
- Escorcia-Gutiérrez, N., Molina-Galán, J. D., Castillo-González, F. y Mejía-Contreras, J. A. 2010. Rendimiento, heterosis y depresión endogámica de cruces simples de maíz. *Rev. Fitotec. Mex.* 33 (3): 271-279.
- Espinosa, A. y Tadeo, M. 1992. Producción de semilla del híbrido doble de maíz en respuesta a la fertilización nitrogenada y densidad de población. *Rev. Fitotec. Mex.* 15:1-9.
- Espinoza, J., Valdés, J. y Alcalá, J. 2012. Morfología y anatomía de radículas múltiples en plántulas de maíz derivadas de cariópsis con poliembrionía. *Polibotánica*. México. Núm. 33, pp 207-221.
- Espinoza, J., Valdez, L., González, V., Musito, N., Gallegos, J., Sánchez, J., Villarreal, A., Alcalá J. 2008. Estudios Genéticos Sobre la Poliembrionía 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, J., Vega, M. C., Navarro, E., Burciaga, G. A. 1998. Poliembrionía en maíces de porte normal y enano. *Agronomía Mesoamericana* 9 (2): 83 - 88.
- FAO. 2015. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Statistical Pocketbook, World Food and Agriculture Disponible en: <http://www.fao.org/3/a-i4691e.pdf>
- FIRA. 2015. Panorama Agropecuario. Dirección de investigación y evaluación económica y sectorial. Maíz 2015. Disponible en: [https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/61952/Panorama\\_Agroalimentario\\_Ma\\_z\\_2015.pdf](https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/61952/Panorama_Agroalimentario_Ma_z_2015.pdf)
- Gardner, C. O., and Eberhart, S. A. 1966. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics* 22(3): 439-452.
- Gökmen, S., Sencar, Ö. and Sakin, M. A. 2001. Response of Popcorn (*Zea mays everta*) to Nitrogen Rates and Plant Densities. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 25(1), 15-23.

- 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-Vázquez, V. M., Espinoza-Velázquez, J., Mendoza-Villarreal, R., De León-Castillo, H., y Torres-Tapia, M. A. 2011. Caracterización de germoplasma de maíz que combina un alto contenido de aceite y poliembrionía. *Universidad y Ciencia*, 27(2), 157-167.
- Gordón-Mendoza, R., Franco-Barrera, J. y Camargo-Buitrago, I. 2010. Adaptabilidad y estabilidad de 20 variedades de maíz, Panamá. *Agronomía Mesoamericana*, 21(1), 11-20.
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian. J. Biol. Sci.* 9(4), 463-493.
- Gutiérrez, E., Espinosa, A., Palomo, A., Lozano, J., y Antuna, O. 2004. Aptitud combinatoria de híbridos de maíz para la comarca lagunera. *Rev. Fitotec. Mex.* 27 (1):7-11.
- Gutiérrez, E., Palomo, A., Espinoza, A., y De La Cruz, E. 2002. Aptitud combinatoria y heterosis para rendimiento de líneas de maíz en la comarca lagunera, México. *Rev. Fitotec. Mex.* 25(3): 271-277.
- Hallauer, A. R. 2001. *Specialty Corns. Second Edition*. CRC Press LLC. Library of Congress Cataloging in Publication Data. Boca Raton, London, New York, Washington, D.C. pp 466.
- Hayman, B. I. 1954. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics* 39(6): 789- 809.
- Hipp, A. 2004. *El maíz, por dentro y por fuera*. 27 pp. Disponible en: <https://books.google.com/books?id=tJ67JU-fiM4C&pgis=1>
- Hoegenmeyer, T. C., and Hallauer, A. R. 1976. Selection among and within full-sib families to develop single crosses of maize. *Crop Sci.* 16:76-80.
- Huber, D. M. 1989. Introduction. *In Soilborne Plant Pathogens: Management of Diseases with Macro- and Microelements* (A. W. Engelhard, ed.). *The American Phytopathological Society*, St. Paul, Minnesota, USA. pp.1-8.
- Huber, D. M. 1997. Manejo de la nutrición para el combate de patógenos de plantas. *Agron. Costarr*, 21, 99-102.

- Karlem, D. L. and Camp, C. R. 1985. Row spacing, plant population, and water management effect on corn in the Atlantic Coastal Plain. *Agronomy Journal*. 77:393-398.
- Kato, T. Á., Mapes, C., Mera, L. M., Serratos, J. A. y Bye, R. A. 2009. Origen y diversificación del maíz: una revisión analítica. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Primera ed. México, D.F., 116 pp.
- Kempthorne, O. 1956. The theory of diallel cross. *Genetics* 41: 451-459.
- Kermicle, J. L. 1969. Androgenesis conditioned by a mutation in maize. *Science (New York, NY)*, 166(3911), 1422.
- Khan, K., Idbal, M., Shah, Z., Ahmad, B., Azim, A. and Sher, H. 2003. Grain and stover yield of corn with varying times of plant density reduction. *Pak. J. Biol. Sci.* 6: 1641–1643.
- Lakshmanan, K. K. and Ambegaokar, K. B. 1984. Polyembryony, *Embryology of Angiosperms*, Johri, B.M., Ed., Berlin:Springer. pp: 448–475.
- Lásztity, R. 1999. Cereal Chemistry. Akadémiai Kiadó; Budapest, Hungría. pp 11-51.
- López, M. y Cabral, F. 1991. Fertilización nitrogenada y fosfatada en maíz (*Zea mays*) en zonas de escasas precipitación. *In: La investigación edafológica en México 1991-1992. Memorias del XXV Congreso Nacional de la Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo.* Acapulco, México. pp. 275.
- Lozano, J. B. M., y Díaz, J. L. R. 2002. Respuesta de híbridos de maíz a la aplicación de potasio en diferentes densidades de población. *Rev. Fitotec. Mex.* 25 (4): 333 – 338.
- Márquez, S. F. 1988. Genotecnia Vegetal. Métodos, teoría y resultados. Tomo II. AGT editor, México. pp. 129-209.
- Martínez, C., Mendoza, L., García, G. y Martínez, A. 2005. Producción de semilla híbrida de maíz con líneas androfértiles y androestériles isogénicas y su respuesta a la fertilización y densidad de población. *Rev. Fitot. Mex.* 28(2):127-133.
- Martínez-Gómez, P. and Gradziel, T. M. 2003. Sexual polyembryony in almond. *Sex Plant Reprod* 16: 135-139.
- Mazzanti, A., Marino, M. A., Lattanzi, F., Echeverría, H. A. y Andrade, F. 1997. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento y la calidad del

forraje de avena y raigrás anual en el sudeste bonaerense. Boletín Técnico N° 143. ISSN 0522-0548.SAGPyA, INTA CERBAS EEA Balcarce.

- Mendes, A., Carlini-Garcia, L., Resende, A., Figueireido, M., Franco, A., and Lopes, C. 2003. Combining ability of inbred lines of maize and stability of their respective single-crosses. *Sci. Agric.* 60: 83-89.
- Meraz-Fonseca, M. L.; Mendoza-Castillo, M. D. C.; Kato-Yamakake, T. Á.; Delgado-Alvarado, A. 2015. Phenotypical Expression of Maize Seedlings from Lines with the "Tallos Gemelos" Trait. *Advances in Botany*. Volume 2015, ID 171836, 6 pp.
- Miller, K. 2004. *Biología*. Massachusetts: Prentice Hall. pp.394-5. ISBN 0-13-115538-5.
- Molina, G. J. D. 1996. La selección recurrente en el fitomejoramiento. In: López B., A., S. A. Rodríguez H. y G. Martínez Z. Memorias del curso internacional de actualización en fitomejoramiento y agricultura sustentable. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coah. pp: 124-142.
- Moll, R. H. and Robinson, H. F. 1967. Quantitative Genetics in investigations of Yield of Maize. *Sonderabdrucks aus, Der Zuckter*, 37. Band, Heft 4, Springer-Verlag. Berlin. 37 (4):192-205.
- Morgan, D. T. and Rappleye, J. R. 1951. Polyembryony in maize and lily, following X-irradiation of the pollen. *J. Hered.* 42 (2):91-93.
- Musito, R. N., Espinoza J. V., González V., J. E. Gallegos S. y De León, H. 2008. Características de plántulas en familias derivadas de una población de maíz poliembriónico. *Rev. Fitotec. Mex.* Vol. 31 (4): 399-402.
- Osborne, L., Scheppers, S., Francis, D. and Schlemmer, R. 2002. Use of spectral radiance to in-season biomass and grain yield in nitrogen and water-stressed corn. *Crop. Sci.* 42:165-171.
- Paliwal, R. L., Granados, G., Lafitte, R. y Violic, D. 2001. El maíz en los trópicos, in: *Colección FAO: producción y protección vegetal*. pp. 91.
- 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, L. A. B., Solorza-Feria, J., Velázquez-del Valle, M., Montiel, N. G., Méndez-Montelavo, G. y Paredes-López, O. 2005. Composición química y caracterización calorimétrica de híbridos y variedades de maíz cultivadas en México. *Agrociencia*. 39 (3):267-274.

- Pesev, N. R. and Petrovic, L. 1976. Study of possibility in Raising Maize Inbred Lines with Two Embryos. *Theoretical and Applied Genetics* 47: 197-201.
- Pilu, R. 2000. The twin trait maize. *Maize Gen. Coop. News.* 74: 51.
- Randolph, L. F. 1936. Developmental morphology of the caryopsis in maize. *Agr Research* 53:881-916.
- Raya, J., Aguirre, C., Medina, J., Ramírez, J., Andrio, E., Castellanos, A. y Covarrubias, J. 2012. Calidad física y fisiológica de semilla en función de la densidad de población en dos híbridos de maíz. *Rev. Mex. de Ciencias Agrícolas* 3 (4): 633-641.
- Rebolloza, H., Espinoza, J., Samano, D. y Zamora, V. 2011. Herencia de la poliembrionía en dos poblaciones experimentales de maíz. *Rev. Fitotec. Mex.*, 34, 27–33.
- Reyes L., D., J. Molina G., M. Oropeza R., y E. Moreno P. 2004. Cruzas dialélicas entre líneas autofecundadas de maíz derivadas de la raza Tuxpeño. *Rev. Fitotec. Mex.* 27: 49-56.
- Rodríguez, I., Gonzales, A., López, Pérez, D., y Rubí, A. 2015. Efecto de cinco densidades de población en ocho cultivares de maíz sembrados en tres localidades del Valle de Toluca, México. *Rev. Mex. de Ciencias Agrícolas*, 6(8), 1943-1955.
- Rodríguez, H. S. 1981. Determinación de la heredabilidad y efectos de la selección para el carácter doble embrión en maíz (*Zea mays* L.) Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coah. Mex. pp.48.
- Sánchez, L. M. P. 2014. Crecimiento y desarrollo morfológico de plántula de maíz que combina poliembrionía y braquitismo. Tesis licenciatura por la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. 84p.
- Sangoi, L. 2000. Understanding plant density effects on maize growth and development: an important issue to maximize grain yield. *Ciencia Rural, Santa Maria.* 31(1): 159–158.
- Schuler, J. F. 1954. Natural mutations in inbred lines of maize and their heterotic effect. I. Comparison of parent, mutant and their F<sub>1</sub> hybrid in a highly inbred background. *Genetics*, 39 (6): 908.
- Serratos, J. 2009. El origen y la diversidad del maíz en el continente Americano. Universidad Autónoma de la Ciudad de México. Editorial Review. Greenpeace México. 31 pp.

- Sharman, B. C. 1942. A twin seedling in *Zea mays* L. twinning in the gramineae. *New Phytologist*, 41(2), 125-129.
- SIAP. 2014. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. Cierre de la producción agrícola por estado en grano de maíz del año 2014. Disponible en: <http://www.siap.gob.mx/cierre-de-la-produccion-agricola-por-estado/>
- Skovsted, A. 1939. Cytological studies in twin plants. *Comp. Rend., Lab. Carlsberg, Ser. Physiol.* 22, 427–455.
- Sprague, G. S. and Tatum, L. A. 1942. General vs Specific combining ability in single crosses of corn. *J. Amer. Soc. Agron.* 34:923-932.
- Tollenaar, M. and Lee, E. A. 2011. Strategies for Enhancing Grain Yield in Maize. *Plant breeding reviews.* (Ed.). Janick, J. and Blackwell, W. 94:37-81.
- Valdez, L. E. L., Espinoza V. J., Aguilera C. A. F. and Reyes-Vega M. L. 2004. Fatty acids in polyembryonic maize. *Book of Abstract. Institute of Food Technologist 2004 Annual Meeting. Las Vegas, Nevada. July.* pp:12-16.
- Valdez, E., Espinoza, J., Reyes, M., García, A., de León, H. y Aguilera, A. 2005. Asociación entre calidad proteica de grano y poliembrionía en población braquítica de maíz enano. *Revista Agraria Nueva Época.* Año II. Vol. 2. No. 3.
- Vasal, S. K. 1994. High quality protein corn. In A.R. Hallauer, ed. *Specialty corns*, p. 79-121.
- Vela, A. 2014. Evaluación Fenotípica de Plántulas-Planta Juvenil de Maíz que Presenta Poliembrionía. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. 98pp.
- Watson, J. D., Baker, T. A., Gann, A., Levine, M. y Losick, R. 2006. *Biología molecular del gen.* 5ª edición. Editorial Médica Panamericana S.A. pp 709.
- Webber, J. M. 1940. Polyembryony. *The Botanical Review.* 6(11): 575-598.
- Xu, Y., Skinner, D. J., Wu, H., Palacios-Rojas, N., Araus, J. L., Yan, J., Gao, S., Warburton, M. L. and Crouch J. H. 2009. Advances in maize genomics and their value for enhancing genetic gains from breeding. *Int. J. Plant Genomics.* Volume 2009, Article ID 957602, 30 pages doi:10.1155/2009/957602
- Yasari, E., Noori, M. and Haddadi, M. 2012. Comparison of seed corn single crosses SC 704 and SC 770 response to different plant densities and nitrogen levels. *Journal of Agricultural Science,* 4(5):263-272.

- Zhang, Y., Kang, M. S., and Lamkey, K. R. 2005. DIALLEL-SAS05: A comprehensive program for Griffing's and Gardner-Eberhart analyses. *Agron. J.* 97:1097- 1106.
- Zsubori, Z., Gyenes-Hegyí, Z., Illés, O., Pók, I., Rácz, F. and Szőke, C. 2002. Inheritance of plant and ear height in maize (*Zea mays* L.). *Acta Agraria Debreceniensis*, 8, 34-38.

### Anexos

Cuadro A-1. Valores promedio de la variable Germinación-emergencia.

Materiales	Invernadero					Campo			
	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	G3	G4	G5	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	G3	G4
A			91.7	sd	96.7			84.3	31.4
B			100	76.7	87.3			84.0	60.8
C			86.7	75	95.3			80.8	57.4
D			91.7	sd	sd			87.3	sd
E	96	95.5	91.7	70	87.3	84.7	84.6	63.4	39.2
F			96.7	90	96.7			80.3	83.7
G			98.3	95	90.7			82.2	90.2
H			100	80	97.3			89.4	50
I			88.3	sd	sd			69.0	sd
AC				80					68.8
AD				96.7					sd
AE				80					69.9
AH				95					sd
AI				98.3					sd
BA				83.3					69.9
BC				86.7					65.6
BD				76.7					sd
BE				95					83.9
BF				98.3					sd
CE				71.7					60.2
CG				81.7					sd
CH				88.3					sd
DG				88.3					sd



Cuadro A-1. Continuación...

Materiales	Invernadero					Campo			
	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	G3	G4	G5	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	G3	G4
DI				85					sd
EF				81.7					71.8
EI				80					sd
FI				95					sd
GH				85					80
HF				98.3					sd
NAP	97	87	98.3	91.7	78.7	82.5	82.1	55	82.8
BAP	92	92.5	95	93.3	88.0	87.7	85.4	61	75.3
TUX			88.3	95	98.0				75.6
447			91.7	sd	98.0				sd
DEK			96.7	sd	97.3				sd
HER			sd	96.7	sd				85.5
CAI			sd	sd	sd				83.3

sd = no se tiene el dato

Nota: Los datos de F<sub>1</sub> y F<sub>2</sub> de genotipos segregantes fueron promedios de los nueve materiales.

Cuadro A-2. Valores promedio de la variable PPEm en plántula.

Materiales	Invernadero					Campo			
	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	G3	G4	G5	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	G3	G4
A			6.7	sd	3.4			19.1	20.8
B			23.9	38.3	16.8			26.7	34.9
C			16.2	46.1	27.3			20.1	44.1
D			13.7	sd	sd			18.4	sd
E	0	4.96	34.1	55.5	37.9	0	3.9	26.6	50
F			10.8	53.6	48.7			9.1	51.8
G			26.6	32.8	17.4			32.3	38.8
H			26.7	26.9	38.3			19.3	29.7
I			18.2	sd				18.3	sd
AC				26.6					28.6
AD				25.3					sd
AE				43					42
AH				37.3					sd
AI				5.7					sd
BA				44.7					39.2
BC				51.9					43.2
BD				66.6					sd
BE				22.1					17.3
BF				15.2					sd
CE				56.4					46.7
CG				50.5					sd
CH				71.2					sd
DG				28.8					sd
DI				52.8					sd
EF				55.3					57.8
EI				52					sd
FI				18.1					sd
GH				65.1					66.2

Cuadro A-2. Continuación...

Materiales	Invernadero					Campo			
	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	G3	G4	G5	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	G3	G4
HF				31.7					sd
NAP	74	71.8	37.7	61.1	74.2	51.9	55	80.2	55.2
BAP	59	69.2	74.1	54.6	75.7	55.2	52.5	67	66
TUX			0	0	0				0
447			0	sd	0				sd
DEK			0	sd	0				sd
HER			sd	0	sd				0
CAI			sd	sd	sd				0

sd = no se tiene el dato

Nota: Los datos de F<sub>1</sub> y F<sub>2</sub> de genotipos segregantes fueron promedios de los nueve materiales.

Cuadro A-3. Medias y desviación estándar de niveles de densidad en seis variables de interés agronómico.

DENS	FM	AP	AM	MPOD	FUSM	REND
1	76.4 ± 3.0	219.1 ± 15.3	121.0 ± 11.8	12.5 ± 4.8	9.1 ± 4.2	14.0 ± 3.6
2	76.5 ± 2.9	219.2 ± 17.1	119.7 ± 12.0	8.8 ± 5.0	6.7 ± 5.0	12.1 ± 3.6

Cuadro A-4. Medias y desviación estándar de dosis de fertilización en seis variables de interés agronómico.

FERT	FM	AP	AM	MPOD	FUSM	REND
1	77.8 ± 2.8	229.8 ± 11.2	125.9 ± 10.8	8.1 ± 4.4	5.0 ± 3.4	13.8 ± 3.8
2	75.1 ± 2.4	208.5 ± 13.0	114.8 ± 10.1	13.2 ± 4.8	10.7 ± 4.1	12.3 ± 3.5

Cuadro A-5. Medias y desviación estándar de niveles de densidad y dosis de fertilización en seis variables de interés agronómico.

DENS	FERT	FM	AP	AM	MPOD	FUSM	REND
1	1	77.8 ± 2.7	228.2 ± 12.4	125.7 ± 12.1	9.7 ± 3.9	6.5 ± 3.0	15.0 ± 3.8
1	2	75.0 ± 2.6	210.0 ± 12.3	116.3 ± 9.6	15.2 ± 4.1	11.6 ± 3.7	13.0 ± 3.2
2	1	77.9 ± 2.9	231.3 ± 10.0	126.1 ± 9.8	6.5 ± 4.4	3.6 ± 3.3	12.6 ± 3.5
2	2	75.2 ± 2.2	207.1 ± 13.9	113.4 ± 10.7	11.1 ± 4.6	9.8 ± 4.5	11.6 ± 3.6

Cuadro A-6. Medias y desviación estándar de genotipos en seis variables de interés agronómico.

GEN	FM	AP	AM	MPOD	FUSM	REND
AE	77.4 ± 2.3	215.3 ± 9.6	117.0 ± 6.1	10.9 ± 4.2	5.7 ± 4.2	12.9 ± 3.9
CAI	75.8 ± 1.8	226.9 ± 8.5	116.3 ± 4.9	4.3 ± 3.0	4.8 ± 4.2	19.0 ± 2.9
CE	78.0 ± 2.3	217.2 ± 10.0	122.8 ± 8.1	11.4 ± 6.0	12.7 ± 4.8	13.2 ± 1.7
EF	76.9 ± 1.3	211.5 ± 19.9	119.8 ± 10.8	9.9 ± 4.9	8.1 ± 4.1	10.7 ± 2.7
GH	76.3 ± 1.8	219.1 ± 14.3	118.7 ± 7.3	15.0 ± 3.2	8.3 ± 4.6	12.6 ± 2.9
NAP	79.5 ± 1.5	239.5 ± 11.2	140.3 ± 7.7	14.2 ± 2.4	10.7 ± 2.5	10.4 ± 1.8
TUX	71.5 ± 1.2	204.4 ± 11.8	107.7 ± 7.1	8.6 ± 4.6	5.0 ± 3.1	12.7 ± 2.0

Cuadro A-7. Medias y desviación estándar de niveles de densidad y diferentes genotipos en seis variables de interés agronómico.

DENS	GEN	FM	AP	AM	MPOD	FUSM	REND
1	AE	77.3 ± 2.2	215.8 ± 6.6	116.7 ± 7.2	12.3 ± 2.9	6.6 ± 2.6	14.8 ± 4.8
1	CAI	76.3 ± 2.3	230.0 ± 7.9	118.0 ± 5.4	6.2 ± 2.1	8.0 ± 3.3	19.3 ± 3.8
1	CE	78.3 ± 2.2	216.3 ± 4.3	119.8 ± 3.2	14.9 ± 5.5	15.0 ± 4.2	13.2 ± 0.5
1	EF	76.3 ± 1.0	209.4 ± 14.5	120.4 ± 7.3	10.2 ± 6.3	10.4 ± 4.0	12.5 ± 1.7
1	GH	75.5 ± 1.9	217.7 ± 16.5	122.1 ± 6.4	16.2 ± 2.4	7.8 ± 3.2	14.4 ± 1.1
1	NAP	79.7 ± 1.6	239.1 ± 13.7	142.5 ± 10.0	15.2 ± 1.9	9.8 ± 1.6	10.5 ± 2.4
1	TUX	71.5 ± 1.4	205.2 ± 11.6	107.5 ± 6.2	12.2 ± 3.5	6.0 ± 3.8	13.3 ± 2.3
2	AE	77.5 ± 2.6	214.8 ± 12.6	117.3 ± 5.4	9.5 ± 5.1	4.9 ± 5.5	11.1 ± 1.7
2	CAI	75.2 ± 1.0	223.8 ± 8.6	114.7 ± 4.1	2.4 ± 2.7	1.6 ± 2.0	18.6 ± 1.9

Cuadro A-7. Continuación...

DENS	GEN	FM	AP	AM	MPOD	FUSM	REND
2	CE	77.7 ± 2.7	218.1 ± 14.1	125.8 ± 10.7	7.9 ± 4.4	10.4 ± 4.4	13.1 ± 2.5
2	EF	77.5 ± 1.4	213.7 ± 25.4	119.1 ± 14.3	9.5 ± 3.5	5.8 ± 2.9	8.9 ± 2.3
2	GH	77.2 ± 1.5	220.5 ± 13.1	115.3 ± 6.9	13.8 ± 3.6	8.8 ± 6.0	10.8 ± 3.1
2	NAP	79.3 ± 1.5	240.0 ± 9.4	138.1 ± 4.5	13.2 ± 2.6	11.5 ± 3.1	10.3 ± 1.1
2	TUX	71.5 ± 1.0	203.6 ± 13.0	107.9 ± 8.5	5.0 ± 1.6	4.0 ± 2.0	12.1 ± 1.7

Cuadro A-8. Medias y desviación estándar de dosis de fertilización y diferentes genotipos en seis variables de interés agronómico.

FERT	GEN	FM	AP	AM	MPOD	FUSM	REND
1	AE	79.3 ± 1.2	223.8 ± 3.4	122.1 ± 4.0	7.5 ± 3.0	2.1 ± 2.3	14.6 ± 3.9
1	CAI	77.2 ± 1.3	233.3 ± 6.1	119.3 ± 3.8	2.5 ± 2.9	2.8 ± 3.2	20.0 ± 2.3
1	CE	80.0 ± 0.9	225.0 ± 6.5	128.5 ± 7.8	7.9 ± 3.3	9.1 ± 3.0	13.9 ± 1.3
1	EF	77.8 ± 1.2	229.5 ± 8.6	128.9 ± 4.7	5.7 ± 1.5	5.3 ± 2.3	10.8 ± 3.0
1	GH	77.7 ± 1.2	232.3 ± 3.0	123.6 ± 4.3	12.9 ± 2.4	4.2 ± 1.3	13.1 ± 3.0
1	NAP	80.5 ± 1.0	249.6 ± 4.4	146.1 ± 5.5	13.3 ± 2.5	9.1 ± 1.4	10.9 ± 1.9
1	TUX	72.3 ± 0.8	214.8 ± 2.6	112.8 ± 3.3	6.7 ± 3.2	2.7 ± 0.9	13.4 ± 2.4
2	AE	75.5 ± 1.0	206.9 ± 4.6	111.9 ± 1.7	14.3 ± 1.2	9.4 ± 1.5	11.3 ± 3.4
2	CAI	74.3 ± 0.5	220.4 ± 4.9	113.3 ± 4.1	6.1 ± 2.0	6.8 ± 4.4	17.9 ± 3.2
2	CE	76.0 ± 1.3	209.3 ± 5.4	117.1 ± 2.3	14.9 ± 6.3	16.3 ± 3.1	12.4 ± 1.8
2	EF	76.0 ± 0.6	193.6 ± 4.4	110.6 ± 5.8	14.1 ± 2.9	10.9 ± 3.6	10.6 ± 2.7
2	GH	75.0 ± 1.3	205.8 ± 4.1	113.8 ± 6.3	17.2 ± 2.5	12.4 ± 2.2	12.2 ± 3.0
2	NAP	78.5 ± 1.2	229.5 ± 3.9	134.5 ± 4.6	15.1 ± 2.1	12.2 ± 2.5	9.8 ± 1.6
2	TUX	70.7 ± 0.8	194.0 ± 6.3	102.7 ± 6.2	10.5 ± 5.2	7.3 ± 2.7	12.1 ± 1.6

Cuadro A-9. Medias y desviación estándar de niveles de densidad, dosis de fertilización y diferentes genotipos en seis variables de interés agronómico.

DENS	FERT	GEN	FM	AP	AM	MPOD	FUSM	REND
1	1	AE	79.0 ± 1.0	221.7 ± 1.4	122.5 ± 5.0	9.9 ± 1.8	4.3 ± 0.3	17.7 ± 2.4
1	1	CAI	78.3 ± 0.6	236.7 ± 3.8	121.8 ± 3.8	4.9 ± 1.4	5.6 ± 1.3	21.4 ± 2.5
1	1	CE	80.0 ± 1.0	219.2 ± 1.4	121.7 ± 2.9	10.4 ± 1.5	11.4 ± 1.2	13.4 ± 0.5
1	1	EF	77.0 ± 1.0	222.2 ± 4.9	125.8 ± 4.5	4.8 ± 1.5	7.3 ± 0.9	12.6 ± 1.9
1	1	GH	77.0 ± 1.0	232.5 ± 2.5	127.2 ± 1.4	14.2 ± 1.2	5.0 ± 1.5	14.7 ± 1.0
1	1	NAP	80.7 ± 1.5	250.8 ± 5.8	150.8 ± 1.4	14.2 ± 1.4	9.1 ± 1.2	11.3 ± 2.6
1	1	TUX	72.7 ± 0.6	214.2 ± 3.8	110.0 ± 1.7	9.3 ± 1.7	2.9 ± 1.4	13.7 ± 3.5
1	2	AE	75.7 ± 1.5	210.0 ± 2.5	110.8 ± 1.4	14.7 ± 0.6	8.9 ± 1.0	11.8 ± 5.0
1	2	CAI	74.3 ± 0.6	223.3 ± 2.9	114.2 ± 3.8	7.4 ± 2.0	10.3 ± 3.0	17.2 ± 4.0
1	2	CE	76.7 ± 1.5	213.3 ± 4.3	118.0 ± 2.6	19.4 ± 3.5	18.6 ± 1.8	13.0 ± 0.4
1	2	EF	75.7 ± 0.6	196.7 ± 3.8	115.0 ± 5.0	15.7 ± 2.8	13.5 ± 3.1	12.4 ± 1.9
1	2	GH	74.0 ± 1.0	202.8 ± 3.3	117.0 ± 4.8	18.3 ± 1.0	10.6 ± 0.6	14.1 ± 1.4
1	2	NAP	78.7 ± 1.2	227.3 ± 4.5	134.2 ± 6.3	16.1 ± 2.0	10.4 ± 1.9	9.6 ± 2.4
1	2	TUX	70.3 ± 0.6	196.2 ± 8.8	105.0 ± 8.7	15.1 ± 1.6	9.1 ± 2.2	13.0 ± 1.0
2	1	AE	79.7 ± 1.5	225.8 ± 3.8	121.7 ± 3.8	5.0 ± 0.8	0.0 ± 0.0	11.4 ± 1.8
2	1	CAI	76.0 ± 0.0	230.0 ± 6.6	116.8 ± 1.6	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	18.5 ± 0.6
2	1	CE	80.0 ± 1.0	230.8 ± 1.4	135.3 ± 2.0	5.4 ± 2.5	6.8 ± 2.3	14.4 ± 1.8
2	1	EF	78.7 ± 0.6	236.8 ± 1.3	132.0 ± 2.6	6.7 ± 0.7	3.3 ± 0.4	8.9 ± 3.1
2	1	GH	78.3 ± 1.2	232.2 ± 4.1	120.0 ± 2.5	11.6 ± 2.8	3.4 ± 0.3	11.4 ± 3.6
2	1	NAP	80.3 ± 0.6	248.3 ± 3.3	141.3 ± 2.6	12.4 ± 3.4	9.1 ± 1.8	10.5 ± 1.5
2	1	TUX	72.0 ± 1.0	215.3 ± 1.3	115.5 ± 1.3	4.1 ± 1.4	2.5 ± 0.1	13.1 ± 1.1
2	2	AE	75.3 ± 0.6	203.8 ± 4.4	113.0 ± 1.3	14.0 ± 1.7	9.8 ± 1.9	10.7 ± 1.9
2	2	CAI	74.3 ± 0.6	217.5 ± 5.0	112.5 ± 5.0	4.8 ± 0.8	3.2 ± 1.4	18.7 ± 2.9
2	2	CE	75.3 ± 0.6	205.3 ± 2.6	116.2 ± 2.0	10.3 ± 5.0	13.9 ± 2.0	11.9 ± 2.7
2	2	EF	76.3 ± 0.6	190.5 ± 2.5	106.2 ± 1.2	12.4 ± 2.2	8.3 ± 1.5	8.8 ± 2.1
2	2	GH	76.0 ± 0.0	208.8 ± 2.0	110.5 ± 6.8	16.0 ± 3.3	14.2 ± 1.5	10.3 ± 3.2
2	2	NAP	78.3 ± 1.5	231.7 ± 1.8	134.8 ± 3.5	14.0 ± 1.8	14.0 ± 1.8	10.0 ± 0.9
2	2	TUX	71.0 ± 1.0	191.8 ± 2.8	100.3 ± 2.3	5.9 ± 1.4	5.4 ± 1.8	11.2 ± 1.7