

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA

FACULTAD DE AGRONOMIA

INCORPORACION DE ANDROESTERILIDAD CITOPLASMICA
E IDENTIFICACION DE GENES RESTAURADORES DE FERTILIDAD
EN GENOTIPOS DE MAIZ (Zea mays L.)



En el Grado Académico de:

LICENCIADO EN CIENCIAS AGRICOLAS

GUATEMALA, SEPTIEMBRE DE 1978

01
T(309)
C.3

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA

RECTOR

Lic. Saúl Osorio Paz

JUNTA DIRECTIVA DE LA FACULTAD DE AGRONOMIA

Decano en funciones	Ing. Agr. Rodolfo Estrada
Vocal 2º	Dr. Antonio Sandoval
Vocal 3º	Ing. Agr. Sergio Mollinedo
Vocal 4º	Br. Juan Miguel Irías
Vocal 5º	Br. Giovanni Reyes
Secretario	Ing. Agr. Leonel Coronado

TRIBUNAL QUE PRACTICO

EL EXAMEN GENERAL PRIVADO

Decano a.i.	Dr. Antonio Sandoval
Examinador	Ing. Agr. Romeo Solano
Examinador	Ing. Agr. César Castañeda
Examinador	Ing. Agr. Gonzalo Arriaga
Secretario	Ing. Agr. Leonel Coronado

TESIS QUE DEDICO

A mi Patria Guatemala

A la Facultad de Agronomía
de la Universidad de San Carlos

A mis Asesores:

Dr. Federico Raúl Poey Diago

Dr. Antonio Anibal Sandoval Sagastume

ACTO QUE DEDICO

A Dios

A mis padres:

Juana del Carmen Silva de Morales
Mario Raúl Morales Herrarte

A mi esposa:

Blanca Luz

A mis hijos:

Mario Giovanni
Cristian Raúl

A mis hermanos:

César Artemio
José Guillermo
Marco Antonio

A mis familiares

A mis amigos y
compañeros de trabajo

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi más profundo agradecimiento a las siguientes personas y entidades que contribuyeron a la realización de esta tesis:

- Al Dr. Federico Raúl Poey Diago por el valiosísimo trabajo de asesoramiento, al analizar, criticar, sugerir y discutir en forma incistente, cuidadosa y aguda cada una de las partes de la presente investigación.
- Al Dr. Antonio Anibal Sandoval Sagastume por la lectura concienzuda del texto original de esta tesis y por los cambios sugeridos para una mayor claridad de la misma.
- Al Lic. Luis Mejía y al Ing. Agr. inf. Aníbal Bartolomé - Martínez por sus observaciones, las cuales fueron claves para la interpretación de los resultados obtenidos.
- Al Personal del Programa de Maíz del Instituto de Ciencia y Tecnología Agrícolas que labora en el Centro Experimental y de Producción de Cuyuta por su invalorable -- ayuda al haber realizado y oconducido el trabajo de campo de la presente tesis.

SECTOR PUBLICO AGRICOLA
INSTITUTO DE CIENCIA Y TECNOLOGIA AGRICOLAS

5a. Av. 12-31, Zona 9 - Edificio "El Cortez", 2o. y 3er. Niveles
Teléfonos 66985 - 60581 - 67935
Guatemala, C. A.

18 de septiembre de 1978

Señor Decano
Facultad de Agronomía
Ing. Agr. Rodolfo Estrada
Universidad de San Carlos de Guatemala
Ciudad de Guatemala

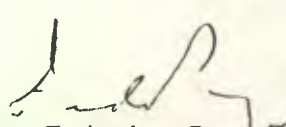
Señor Decano:

Por medio de la presente tengo a bien informarle sobre la asesoría que tuve el agrado de realizar al candidato al título profesional de Ingeniero Agrónomo con el grado académico de Licenciado en Ciencias Agrícolas, Sr. Mario Raúl Morales Silva en la planificación y desarrollo de su tesis profesional titulada "INCORPORACION DE ANDROESTERILIDAD CITOPASMICA E IDENTIFICACION DE GENES RESTAURADORES DE FERTILIDAD EN GENOTIPOS DE MAIZ (Zea mays L.)".

La detallada revisión bibliográfica, así como la incisiva interpretación de los datos, justamente apegada al método científico representan un meritorio esfuerzo profesional que contribuye en forma notable al conocimiento científico y tecnológico de la Agricultura de Guatemala. La información recolectada y la descripción de la metodología sobre la incorporación y utilización de mecanismos genéticos del control de la fertilidad masculina en maíz, en particular, constituyen un excelente documento de consulta para cursos y programas de mejoramiento. Además, este trabajo tipifica la colaboración institucional que rinde beneficios para el ICTA y la Facultad de Agronomía y en conjunto al progreso agrícola del país.

Tomando en cuenta lo anterior, consideramos que dicha tesis no solo cumple con los requisitos previos para la obtención del título y grado académico pretendidos, sino que debe ser excepcionalmente distinguida como justo reconocimiento y estímulo que refleje la constante superación académica de esa Facultad.

Atentamente,


Dr. Federico Poey D.
Especialista Principal
Programa de Maíz - ICTA





FACULTAD DE AGRONOMIA

Ciudad Universitaria, Zona 12.

Apartado Postal No. 1545

GUATEMALA, CENTRO AMERICA

Referencia

Asunto

29 de septiembre de 1978

Señor Decano en Funciones
Ing. Agr. Rodolfo Estrada
Facultad de Agronomía
Su Despacho.

Señor Decano:

Tengo el honor de dirigirme a usted para comunicarle que atendiendo a su designación, he tenido el gusto de revisar la tesis de graduación elaborada por el Profesor Mario Raul Morales Silva, intitulado "INCORPORACION DE ANDROESTERILIDAD CITOPASMICA E IDENTIFICACION DE GENES RESTAURADORES DE FERTILIDAD EN GENOTIPOS DE MAIZ (*Zea mays* L.).

Concluida la revisión de dicho trabajo, es mi opinión que el mismo por su conceptualización, metodología, resultados obtenidos, así como por su aplicación en la producción de maíz híbrido en Guatemala, constituye una valiosa aportación a la agricultura de Guatemala.

Considero que la tesis presentada por el profesor Morales Silva, debe ser merecedora de su aprobación y al mismo tiempo recomiendo al Honorable Tribunal Examinador y a la Honorable Junta Directiva, que debido a la alta calidad científica y académica de dicha tesis la misma sea merecedora de una mención honorífica por parte de la Facultad de Agronomía.

Atentamente,

Dr. Antonio Sandoval
DIRECTOR DEL DEPARTAMENTO
Prod. e Inv. Agropecuaria.-

Guatemala, 29 de Septiembre de 1978

Honorable Junta Directiva

Honorable Tribunal Examinador

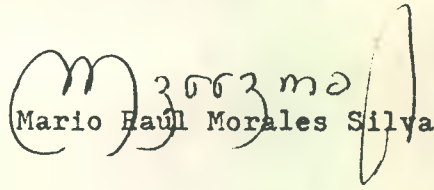
De acuerdo con las normas establecidas por la Universidad de San Carlos de Guatemala, someto a vuestra consideración el trabajo de tesis titulado:

INCORPORACION DE ANDROESTERILIDAD CITOPASMICA
E IDENTIFICACION DE GENES RESTAURADORES DE FERTILIDAD
EN GENOTIPOS DE MAIZ (Zea mays L.)

Con el propósito de llenar el último requisito --
para optar al título de Ingeniero Agrónomo, en el Grado --
Académico de Licenciado en Ciencias Agrícolas;

Esperando vuestra aprobación.

Atentamente,


Mario Raúl Morales Silva

CONTENIDO

1.	INTRODUCCION	1
2.	OBJETIVO	2
3.	HIPOTESIS	2
4.	REVISION DE LITERATURA	3
4.1	La esterilidad masculina citoplasmica	3
4.2	Importancia de la androesterilidad citoplasmica	5
4.3	Tipos de androesterilidad citoplasmica	6
4.4	Genes restauradores	16
4.5	Efectos pleiotropicos de la androesterilidad	22
4.6	Uso de la androesterilidad y de los genes restauradores para la explotacion comercial de la heterosis en el maíz	23
5.	MATERIALES Y METODOS	34
5.1	Localización	34
5.2	Materiales genéticos	34
5.3	Metodología experimental	35
5.4	Prácticas culturales	36
5.5	Análisis estadístico	38
6.	RESULTADOS	39
7.	DISCUSION	46
7.1	Discusión de la segregación 10 fértiles : 6 estériles	47
7.2	Inferencias prácticas	50
7.3	Efectos pleiotrópicos	50
8.	CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	51
9.	BIBLIOGRAFIA	53
10.	APENDICE	56

INTRODUCCION

Es necesario mejorar genéticamente las plantas así como las prácticas agronómicas para lograr alcanzar un rendimiento óptimo de las tierras agrícolas de Guatemala. Particularmente esta necesidad es más urgente en los cultivos alimenticios de consumo interno.

Desde el punto de vista alimenticio, el maíz es el cultivo más importante en Guatemala porque es la principal fuente de calorías para la mayoría de la población; sin embargo, su rendimiento unitario siempre ha sido bastante bajo, oscilando en los últimos años entre 1.1 Ton/Ha y 1.4 Ton /Ha (Dirección General de Estadística, 1970 a 1977). De ahí que revisten gran importancia - estudios tendientes al mejoramiento integral de este cereal.

Respecto al mejoramiento genético del maíz, la mayoría de técnicos y científicos coinciden al afirmar que sus máximas producciones se obtienen explotándole su capacidad heterótica o vigor híbrido; por lo tanto, es procedente que se intensifiquen y profundicen los estudios y las investigaciones en ese sentido.

La formación comercial de semilla de maíz híbrido requiere - controlar la fuente de polen al realizarse el cruzamiento. Esto tradicionalmente se hace eliminando manualmente las panojas de las plantas que se usarán como hembras, las cuales se fecundan con polen de la línea polinizante; generalmente se siembran seis surcos de la línea "hembra" seguidos de dos de la línea "macho" y así sucesivamente en todo el campo. Este método tiene las desventajas de ser costoso y de requerir una especialización de la mano de obra disponible para no dañar las plantas y lograr una emasculación adecuada.

Otra forma de controlar el cruzamiento es mediante mecanismos genéticos que controlan la formación del polen. El sistema de androesterilidad citoplásmica y el aprovechamiento de genes restau-

radores de fertilidad ha cobrado gran importancia como una alternativa eficaz en la producción de semilla híbrida. Este sistema es utilizado también en sorgo, oebolla y remolacha azucarera.

OBJETIVO

Incorporar androesterilidad citoplásmica a materiales mejorados de maíz en Guatemala e identificar genes restauradores de fertilidad en ellos para su posterior utilización en la formación de híbridos.

HIPOTESIS

Los materiales mejorados de maíz en Guatemala tienen, en forma natural, un mecanismo genético que manifiesta la restauración de fertilidad en genotipos con androesterilidad citoplásmica como un sistema monogénico y dominante y que mediante el control de las segregaciones obtenidas es posible constituir genotipos tanto androestériles como mantenedores de la esterilidad y restauradores de la fertilidad.

REVISION DE LITERATURA

LA ESTERILIDAD MASCULINA CITOPLASMICA

Poehlman (1973) dice que en muchas especies cultivadas se han observado plantas en las que los órganos reproductores masculinos se encuentran mal desarrollados o abortados, de tal manera que no se puede formar polen viable. Esta condición se denomina esterilidad masculina o androesterilidad y puede ser hereditaria debido a causas genéticas o citoplásmicas. La esterilidad masculina citoplásmica está controlada completamente por la acción del citoplasma.

Uno de los ejemplos más antiguos y bien estudiados de androesterilidad citoplásmica fue dado a conocer por Rhoades en 1931 (citado por Jinks, 1966), quien obtuvo una línea de maíz con esterilidad masculina, que produjo casi exclusivamente plantas igualmente estériles al cruzarse con el polen de una línea normal. Retrocruzas repetidas de la descendencia estéril con otras líneas de polen fértil no restauraron la fertilidad, a pesar de que todos los cromosomas de la línea estéril hubieran sido sustituidos por los de la línea fértil. Así, no solamente se demostró una persistente - transmisión materna de la esterilidad masculina, sino que fue imposible comprobar la presencia de factores cromosómicos que fueran la causa de la esterilidad.

La producción ocasional de pequeñas cantidades de polen por las plantas de la línea estéril permitió a Rhoades llevar a cabo otro análisis. Al efectuar cruzamientos recíprocos con las líneas fértiles, encontró que la transmisión materna predomina cualquiera que sea la dirección en que se realice el cruzamiento.

Según Brewbaker (1967) la transmisión hereditaria de la esterilidad masculina citoplásmica es materna debido a que el citoplasma del cigoto proviene del óvulo y no del polen. Así las plantas que tienen citoplasma estéril y genotipo no restaurador producen anteras marchitas con granos de polen atrofiados.

El citoplasma esterilizante crea un interesante enigma biológico para los genetistas: ¿cómo puede ser letal un citoplasma para los granos de polen, y cómo ocurre la interacción de los genes nucleares restauradores y el factor citoplásmico esterilizante?

Rhoades, citado por Jinks (1966), realizó estudios citológicos y ensayos extensos de reproducción en líneas portadoras de genes - conocidos en todos los cromosomas y no observó segregación preferente ni otra clase de segregación anormal de la sustancia cromosómica, proponiendo que esta clase de esterilidad masculina se encuentra gobernada por ciertos elementos existentes en el citoplasma a los que algunas veces se les dá el nombre de plasmagenes. El efecto de esos plasmagenes es provocar el aborto del polen.

Jinks (1966) dice que por analogía con el sistema cromosómico se supone que hay múltiples alelos, o múltiples loci, en el sistema plasmagénico extracromosómico. En el maíz, por ejemplo, se necesitan tres alelos para explicar la esterilidad masculina si dichos alelos son regulados por el mismo locus. Sin embargo, si la esterilidad masculina se debe a cambios experimentados en diferentes loci, se necesitarán dos, cada uno con dos alelos. Empero, los casos de esterilidad masculina que aparecen independientemente en el maíz - son con frecuencia funcionalmente distintos; por lo tanto, puede ser que haya numerosos alelos en el locus correspondiente a la esterilidad masculina, o que exista más de un locus que la regule.

Brewbaker (1967) dice que las observaciones con el microscopio electrónico indican la posibilidad de que en las plantas citoestériles existan ciertas inclusiones citoplásmicas de naturaleza singular. Se sospecha que tales inclusiones son virus que sólo pueden vivir en aquellas plantas cuyo genotipo es susceptible a ellas. Es posible que este virus viva en un estado de simbiosis (sin causar daños) en las células somáticas diploides y que destruya las células haploides del polen. Según esta teoría, los restauradores son genes modificadores que determinan que el polen del genotipo - susceptible se haga resistente al virus.

IMPORTANCIA DE LA ANDROESTERILIDAD CITOPLASMICA

Brauer (1969) dice que el método más conocido para la producción comercial de híbridos consiste en la emasculación mecánica por eliminación de las panojas masculinas, que es difícil y económicamente costosa. Según Poehlman (1973), por cada dos o tres surcos de la línea hembra se siembra uno de la línea masculina y se eliminan las espigas o panojas fértiles de la línea hembra antes de que produzcan polen. Esto requiere realizar recorridos diarios del campo durante el período del espigado o maduración de la panoja. Y debe tenerse cuidado de no eliminar hojas junto con las espigas para no afectar el rendimiento de la planta.

A causa de lo anterior, Jones y Emsweller, en 1936, Jones y Clark, en 1943, y Gabelman, en 1956, citados por Brauer (1969), coinciden al decir que puesto que la castración manual o mecánica es uno de los aspectos difíciles en la producción de híbridos, el aprovechamiento de la esterilidad masculina es una de las soluciones más prácticas.

Lo anterior es confirmado por Johnson y Córdova (1971) al afirmar que la esterilidad masculina (de herencia citoplásmica) es de vital importancia para la producción de maíces híbridos, diciendo que la producción de un maíz híbrido mediante el sistema macho estéril requiere de menos trabajo y reduce el porcentaje de mezclas al evitar errores derivados de desespigues a mano.

Beckett (1971) también confirma lo anterior al decir que el uso del citoplasma androestéril tipo Texas (cms-T) ha disminuido el costo y el esfuerzo de producir semilla de maíz híbrida comercial en los Estados Unidos.

La importancia de la androesterilidad citoplásmica se ve corroborada por Brauer (1969) al afirmar que su aprovechamiento para producir híbridos del maíz fue el método ordinario para un sesenta por ciento de la semilla comercial usada en los Estados Unidos de Norteamérica en esa época.

Por su parte Ullstrup, citado por Pring y Levings (1978), estima que en 1970 el 85 % de los híbridos de maíz de los Estados Unidos fueron producidos con cms T y que en ese año una nueva raza (llamada T) - de Bipolaris maydis (Nisikado) Shoemaker (anteriormente llamada Helminthosporium maydis Nisik y Mujake) causó una epidemia de tizón de la hoja en maíces del sur.

Beckett (1971) también reporta lo anterior al decir que en 1970 un ataque destructivo del hongo mencionado ocurrió en materiales con androesterilidad citoplásmica tipo Texas (Esta susceptibilidad se reporta desde 1961 en Filipinas). Además informa que una cepa de Phyllosticta sp, causante de la mancha amarilla de la hoja, muestra preferencia de ataque a material con androesterilidad citoplásmica tipo T. Concluye, afirmando que maíces con citoplasma normal o algún otro de los citoplasmas estériles, que no sea el cms T, parecen ser más resistentes a los dos patógenos anteriormente indicados y que por ello se hacen impostergables estudios que caractericen y separen los citoplasmas estériles en distintos grupos, basándose para ello en la restauración de la fertilidad.

TIPOS DE ANDROESTERILIDAD CITOPLASMICA

Emerson y Richey, citados por Duvick (1965), en Arequipa, Perú, en una plantación de maíz de libre polinización cosecharon una planta androestéril. Dicha planta fue cruzada con otra no emparentada, producida de semilla obtenida en Cura-cantin, Chile. La F₁ resultante dio cuarenticinco plantas, todas completamente androestériles, con las mazorcas bien llenas y sin signos de esterilidad femenina. Este fue el primer descubrimiento reconocido de esterilidad citoplásmica del polen en maíz. Sin embargo, no se hicieron futuros estudios genéticos de esta fuente (llamada Peruana) de esterilidad citoplásmica y se perdió.

Gini, citado por Duvick (1965), en Argentina, en 1939, reportó un segundo caso de androesterilidad citoplásmica en una variedad de maíz conocida como "amargo blanco". La meiosis fue normal en todos los individuos. Una interacción de genes nucleares con un citoplasma específico pareció ser necesaria para producir el efecto androestéril. Gini encontró que, según el progenitor masculino, las progenes eran completamente androestériles o segregaban fértiles y androestériles. La interacción del genotipo y el citoplasma fue aparentemente más definida en esta fuente (llamada Argentina) que en la Peruanana. Esta fuente de androesterilidad aparentemente tampoco existe en la actualidad.

Josephson y Jenkins, citados por Duvick (1965), en 1948, encontraron que el citoplasma de la línea endogámica 33-16 de maíz blanco de los Estados Unidos ocasionó esterilidad masculina cuando ciertos genotipos fueron colocados en él. Ellos llegaron a esta conclusión mediante sus esfuerzos por descubrir el porqué ciertos híbridos blancos habían tenido una escasa producción de granos, dispersos sobre la mazorca, en 1945. Exámenes de genealogía de los híbridos, seguidos por varias series de cruces especiales, claramente demostraron que la línea 33-16 llevaba un citoplasma que causaba polen estéril al ser combinado con ciertos otros genotipos.

Jones, citado por Duvick (1965), en 1944 estableció un citoplasma base para la esterilidad del polen partiendo de dos plantas de una progenie desarrollada por Jenkins, en el entonces Departamento de Agricultura de los Estados Unidos. Esta progenie se deriva de un probador genético (iojap x teopod) de Lindstrom, de la Universidad del Estado de Iowa. Jones y sus colaboradores encontraron que esta fuente de androesterilidad citoplásmica (llamada USDA), semejante a las descritas anteriormente, fue afectada en su expresión por el genotipo cromosómico; algunos genotipos fueron estériles en este citoplasma, otros fueron sólo parcialmente estériles y otros fueron aparentemente de fertilidad normal.

En el curso de formación de las líneas endogámicas de la variedad Golden June, Rogers, citado por Duvick (1965), entonces en la Universidad Agrícola y Mecánica de Texas, en 1944, encontró una planta androestéril. Rogers cruzó esta planta con otra y encontró que era otra fuente de androesterilidad citoplásmica (llamada Texas) la cual inducía esterilidad del polen. Rogers también encontró que su expresión - estaba afectada por el genotipo cromosómico.

Jones, en 1954, y Josephson, en 1955, citados por Duvick (1965), pronto encontraron que el citoplasma USDA y el Texas, aunque superficialmente similares, eran diferentes en varios aspectos. La diferencia más fácilmente reconocible fue que un genotipo dado no necesariamente tiene el mismo grado de esterilidad del polen en el citoplasma Texas que en el citoplasma USDA. Si, usados como machos en retrocruzamientos continuos y repetidos, los genotipos de varias líneas endogámicas específicamente seleccionadas, son cruzados con cada cual de los dos citoplasmas que inducen esterilidad, las diferencias en la restauración de fertilidad del polen serán como se presentan a continuación:

Citoplasma	Líneas endogámicas			
	A158	Ky21	K55	CE1
USDA	estéril	fértil	estéril	fértil
Texas	estéril	fértil	fértil	estéril

Los dos probadores endogámicos diferenciables son K55 y CE1. Es aparente que la línea K55 debe carecer de genes para la restauración de la fertilidad del polen en el citoplasma USDA, para el cual sí los poseen las líneas Ky21 y CE1; USDA tiene un plasmón sensitivo, el cual causa esterilidad del polen. Por otro lado, K55 debe tener un gene o genes para la restauración de la fertilidad del polen en el citoplasma Texas, el cual o los cuales están ausentes en CE1. Basados sólo en - estos datos, se puede postular que: 1) Ky21 puede (cuando menos) tener un gene simple capaz de restaurar la fertilidad del polen ya sea en -

citoplasma Texas o citoplasma USDA. 2) K55 tiene un alelo de este gene capaz de restaurar únicamente en el citoplasma Texas. 3) CE1 tiene un tercer alelo capaz de restauración únicamente en el citoplasma USDA. 4) que A158 tiene un cuarto alelo el cual no puede restaurar la fertilidad ni en el citoplasma Texas ni en el USDA y permite que la esterilidad del polen se manifieste. Sin embargo, Jones et al, en 1957a, y Duvick, en 1954, han encontrado que de híbridos de Ky21 con genotipos no restauradores semejantes a A158 uno puede extraer 4 genotipos equivalentes a K55, CE1, Ky21 ó A158. Por tanto, deben ser al menos dos loci diferentes en Ky21 los que están comprendidos con la restauración: 1) al menos un locus que gobierna la restauración en el citoplasma Texas y 2) otro que gobierna la restauración en el citoplasma USDA.

Duvick (1965) dice que una comparación de plantas de la F_1 de A158 en citoplasma USDA x Ky21(A158-S x Ky21) con plantas de A158 en citoplasma Texas x Ky21(A158-T x Ky21) revela que las plantas de ambos tipos de cruces arrojan polen fértil en copiosa cantidad, pero - que únicamente alrededor del 50 % de los granos de polen arrojados - por las plantas A158-S x Ky21 son fértiles; los restantes son arrugados y más o menos libres de gránulos de almidón y proteína. En - contraste, alrededor del 95 % de los granos de polen arrojados por las plantas A158-T x Ky21 son fértiles, lo cual es casi el nivel de fertilidad del polen de plantas con citoplasma normal. Además, si - todas las plantas de los cruces de estas F_1 son retrocruzadas como - machos a A158-S y a A158-T, se encontrará que casi todas las plantas de las retrocruzas A158-S x (A158-S x Ky21) tienen polen fértil, al límite descrito anteriormente para la F_1 ; mientras que el retrocruce similar A158-T x (A158-T x Ky21) segregará en una proporción 1 : 1 de plantas fértiles y estériles. Similarmente, en F_2 , pocas o ninguna planta estéril resultan cuando A158-S x Ky21 no se retrocruza; mientras que una proporción 3 : 1 de fértiles a estériles se obtiene cuando A158-T x Ky21 no se retrocruza.

Duvick (1965) afirma que como mínimo 84 fuentes distintas de androesterilidad citoplásmica han sido descubiertas y reportadas en el maíz.

Duvick (1965), en 1962, probó 32 de las 39 fuentes androestériles citoplásmicas de su colección de este modo: todas las fuentes fueron convertidas al genotipo de la línea endogámica WF9 por retrocruzamientos a lo largo de seis generaciones. WF9 es esencialmente estéril en el citoplasma USDA y en el Texas; sin embargo, ocasionalmente es muy ligeramente fértil en el citoplasma USDA. WF9 fue estéril en los 32 nuevos citoplasmas. Las 32 nuevas formas citoplásmicas estériles de WF9, además de WF9-S (USDA) y WF9-T (Texas), fueron cruzadas como hembras a tres diferentes líneas endogámicas: CE1, la cual restaura la fertilidad del polen al citoplasma androestéril USDA, pero no al Texas; F5DD1, la cual restaura la fertilidad al Texas pero no al USDA y BH2, la cual, igual que Ky21, tiene genes para la restauración en ambos citoplasmas.

La observación de los resultados de los cruces de prueba demostraron que, con dos excepciones, cada una de las nuevas fuentes androestériles citoplásmicas puede ser clasificada, en su reacción, como idéntica al citoplasma USDA o al Texas. Los datos, resumidos en el Cuadro 1, demuestran que todos los citoplasmas tuvieron más o menos panojas fértiles cuando fueron cruzadas con BH2, pero que algunas de las fuentes, cruzadas con BH2, produjeron polen, el cual fue alrededor del 95 % fértil, semejante a Texas; mientras que las otras tuvieron polen, el cual fue alrededor del 50 % fértil, semejante a USDA. Las cinco fuentes cuyo cruce con BH2 tuvieron 95 % polen fértil fueron también restauradas por F5DD1 (y otra vez tuvieron polen que fue alrededor de 95 % fértil) y no fueron restauradas por CE1. Veinticinco de las fuentes cuyos cruces con BH2 - tuvieron 50 % polen fértil fueron restauradas por CE1 (y otra vez tuvieron 50 % polen fértil) y no fueron restauradas por F5DD1. Sin embargo, aparentemente estos fueron dos citoplasmas excepcionales. Una fuente de esterilidad citoplásmica tuvo polen, el cual -

CUADRO 1. Porcentaje de polen fértil por planta de varias fuentes citoplásmicas de esterilidad (genotipo WF9) cruzadas con tres probadores endogámicos (Duvick, 1962).

Tipo de citoplasma	Probador		
	BH2	CE1	F5DD1
Fuente USDA	50	50	0
Otras 25 fuentes	50	50	0
Fuente Texas	95	0	95
Otras 5 fuentes	95	0	95
Otra fuente	50	95	0
Otra fuente	50	50	95

fue alrededor de 50 % fértil en los cruces con BH2, no fue restaurada por F5DD1 y fue restaurada por CE1 (semejante a USDA), pero el polen del cruce con CE1 fue mucho más cercano a 95 % que a 50 % -- (diferente a USDA y a Texas). También el genotipo WF9, en esta -- fuente, inesperadamente, tuvo polen, el cual fue alrededor del 50 % fértil. La segunda excepción, fuera de las 32 fuentes probadas, -- fue restaurada por BH2 y por CE1 y tuvo 50 % de polen fértil en ambos cruces (semejante a USDA), pero también fue restaurada por --- F5DD1, y tuvo 95 % de polen fértil en este cruce (semejante a Texas). Ambas excepciones están siendo examinadas nuevamente para ver si -- los resultados excepcionales obtenidos son debidos verdaderamente a citoplasmas distintos, a un gen mutante o si, como es enteramente -- posible, pudieron deberse a errores de polinización o a errores de identificación en la semilla.

En resumen, 30 de 32 fuentes de esterilidad citoplásmica probadas han demostrado que son idénticas en reacción al citoplasma -- USDA o al Texas. Cinco fuentes, 4 de material dentado de Estados -- Unidos y una de material mexicano de polinización libre, son del -- tipo Texas; el resto son del tipo USDA. Dos fuentes pueden ser diferentes de la USDA y la Texas, pero en ningún caso ha sido esto -- una prueba concluyente. Se debe hacer énfasis que el método de -- prueba usado en este experimento nunca puede demostrar positivamente que las dos fuentes de esterilidad citoplásmica son idénticas; -- sin embargo, siempre se puede suponer que el próximo genotipo -- probado podría ser uno que pueda diferenciar los dos citoplasmas. --

Duvick (1965) dice que plantas completamente estériles con citoplasma Texas no expulsan sus anteras. En contraste a esto muchos genotipos que son completamente estériles en el citoplasma USDA -- (usando como una definición de esterilidad que no produce o arroja granos de polen fértiles) expulsarán algunas o muchas de las anteras en la panoja. Sin embargo, estas anteras característicamente tienen una apariencia delgada, tiesa y fina y contienen únicamente granos de polen abortados.

Briggle (1957) realizó estudios comparativos entre los tipos - de androesterilidad citoplásmica USDA, Brazilian, Vg, Reid, Texas, - 33-16 x Mo2RF y M1984 x M14, concluyendo que entre los cuatro pri-- meros no hubo grandes diferencias en la interacción citoplásmica--- génica, salvo la esterilidad masculina tipo Texas que fue completa-- mente diferente. Probablemente los genes modificadores de ciertas líneas endogámicas influyen más en la expresión del tipo USDA de esterilidad masculina que el tipo Texas. Aparecen plantas con un grado selectivo de fertilización en el factor citoplásmico Vg o - Reid y un gene (o genes) heterocigoto para restauración de ferti-- lidad en la línea Ky21.

Zoludzeva y Palilava, citados por Johnson y Córdova (1971), en 1966, reportaron estudios en fuentes de esterilidad masculina cito-- plásmica tipo Texas y Moldavia. Líneas análogas de esterilidad -- masculina citoplásmica del tipo Texas fueron las más estables.

Johnson y Córdova (1971), en investigaciones realizadas sobre la androesterilidad citoplásmica de un material encontrado en El - Salvador, observaron que la reacción de los probadores genéticos - utilizados frente a dicha esterilidad fue diferente que a la de -- Texas y USDA, comportándose dichos probadores en forma distinta en los tres casos. Concluyen afirmando que el hecho que la capacidad de restauración de los probadores genéticos difiere en relación a la fuente de esterilidad utilizada, hace pensar que la fuente sal-- vadoreña es diferente de las otras dos y sugieren que ésta puede -- ser más generalmente utilizable pues aparentemente habrá más res--- tauradores aprovechables que en el caso de la fuente Texas y la --- fuente USDA.

El Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, mencio-- nado por Beckett (1971), da la siguiente clasificación para 30 ci-- toplasmas androestériles:

Tipo de CitoplasmaFuente

cms-B	PI 167971, Turkey
cms-C	Variedad Charrúa, Brazil
cms-D	PI 167982, Turkey
cms-F	PI 183774, Turkey
cms-G	PI 167972, Turkey
cms-H	PI 171918, Turkey
cms-I	Línea que lleva los genes iojap
cms-J	Línea endogámica 33-16
cms-K	PI 177107, Turkey
cms-L	PI 183806, Turkey
oms-M	Línea endogámica M1984
oms-P	Variedad Paraná, Paraguay
cms-Q	Incierta, probablemente Mo988
cms-R	Variedad Reid Yellow Dent
cms-S	Estirpe que lleva los genes <u>ij</u> y <u>Tp</u> (También llamado citoplasma USDA y <u>cms</u> ₂)
cms-T	Variedad Golden June (derivada de Mexicano de Junio) (También llamada androesterilidad citoplásmica tipo Texas y <u>cms</u> ₁).
cms-W	PI-172597, Turkey
cms-CA	PI 214199, variedad Rainbow Flint
cms-EK	PI 221827, variedad Early King
cms-HA	Variedad Hasting's Yellow
cms-IA	PI 213739 Navajo Dent
cms-ME	Spherical Mexican Flint
cms-ML	Moldavia, Rusia
cms-MY	PI 213713, variedad Mortgage Lifter
cms-PS	PI 222639, variedad Pride of Saline
cms-RB	Rancho Barrieto, Paraguay
cms-SD	PI 213787, variedad Rainbow Flint
cms-TA	Variedad Tama Flint
(cms-TC)	"Citoplasma Texas-Connecticut"
cms-VG	Línea que lleva los genes de glumas vestigiales.

Beckett (1971), en la Estación Experimental Agrícola de Urbana-Illinois, ensayó las 30 fuentes de androesterilidad citoplásmica de la lista anterior con la finalidad de caracterizarlas y separarlas en distintos grupos. Para ello se basó en la capacidad de restauración de fertilidad de 18 líneas endogámicas que usó como padres recurrentes. En su estudio Beckett observó que de acuerdo al patrón de restauración de fertilidad, varias fuentes parecen tener similar, si no idéntico, citoplasma, y por ello concluyó que las 30 fuentes se podían reducir a tres grupos solamente, siendo éstos: -- el Grupo T ó cms₁, el Grupo S ó cms₂ y el Grupo C ó cms₃.

Pring y Levings (1978) prepararon ADN mitocondrial (ADNmt) y cloroplástico (ADNct) de maíz de líneas o de cruces simples con citoplasma normal (N) y de miembros de los grupos de citoplasmas androestériles T, C y S. Usaron las endonucleasas Hind III, Bam I, Eco RI y Sal I para partir el ADN, y los fragmentos resultantes fueron electroforados en gel de agar. Los resultados demostraron que cada uno de los citoplasmas N, T, C y S tiene distinto contenido de ADNmt. Estas muestras distintas no fueron afectadas por el genotipo nuclear. No se observaron evidencias de herencia paterna del ADNmt. Los ADNct de los citoplasmas N, C y T fueron indistinguibles por digestión con las endonucleasas Hind III, Sal I ó Eco RI. Sin embargo, el ADNct del citoplasma S fue ligeramente diferente de los otros citoplasmas. El peso molecular del ADNct del maíz fue estimado que es tan alto como 88×10^6 . Cálculos del peso molecular mínimo del ADNmt del maíz fluctuaron de 116×10^6 a 131×10^6 , pero las muestras fueron complejas para obtener una determinación sin ambigüedades. Basados en los datos de Hind III, una comparación del peso molecular de las bandas comunes del ADNmt en los citoplasmas N, T, C y S sugiere que el citoplasma C se parece muchísimo al citoplasma N. Las fuentes T y S son más divergentes de los citoplasmas C y N. Estos resultados indican una posible gradación de similitudes entre los citoplasmas androestériles. La marcada variación en el ADNmt, con aparentemente menos variación en el ADNct, representa una evidencia circunstancial pero completa de que el ADNmt puede estar implicado en la androesterilidad y en la susceptibilidad a enfermedades en el maíz.

GENES RESTAURADORES

Poehlman (1973) dice que la manifestación de la androesterilidad citoplásmica puede ser afectada por genes específicos localizados en los cromosomas. Estos genes se denominan genes "restauradores" debido a que restauran la fertilidad en una planta que en otro caso presentaría esterilidad masculina citoplásmica.

Jones (1951), citado por Duvick et al (1961), demostró que al introducir por lo menos un gen dominante en materiales con citoplasma estéril tipo Texas se logró una restauración completa de la fertilidad del polen.

Duvick (1956) dice que la herencia de la restauración del polen en maíz con androesterilidad citoplásmica ha sido demostrado -- que está controlada por la acción de dos pares de genes complementarios. Dichos genes, llamados Rf_1 y Rf_2 , son dominantes y deben -- ambos estar presentes al menos en forma heterocigótica para una -- completa fertilidad del polen en el citoplasma Texas. Además, uno o más genes modificadores, probablemente dominantes, también deben estar presentes en todos los ambientes, principalmente los más favorables.

Duvick et al (1961) afirman que el gen Rf_2 está presente en forma homocigótica dominante en la mayor parte de las líneas de maíz endogámicas de los Estados Unidos; mientras que el gen Rf_1 generalmente está presente en forma homocigótica recesiva.

Poehlman (1973) dice que muy pocas de las líneas autofecundadas de los Estados Unidos contienen genes que restauran la fertilidad en el tipo Texas de androesterilidad. Sin embargo, la fertilidad puede restaurarse por medio de un gene simple dominante, Ms , -- que se ha encontrado en un gran número de variedades de América Latina.

Blickenstaff et al (1958) hicieron estudios con genes marcos y reportaron que un gen mayor (por ellos llamado Rf), restaurador de la fertilidad en materiales con citoplasma T, está localizado en el cromosoma 3 a 20.8 unidades de entrecruzamiento de Lg₂.

Duvick et al (1961) realizaron estudios con translocaciones y con genes marcadores y demostraron que justo el lugar del gen Rf₁ es la porción proximal del brazo largo del cromosoma 3, no más allá de alrededor de 11 unidades de entrecruzamiento de ts₄. Los genes marcadores usados en este estudio indican que Rf₁ está a la izquierda de ts₄, precisamente entre ts₄ y d₁, según se muestra en el siguiente mapa genético: d₁--27--Rf₁--11--ts₄--24--lg₂.

Dice Duvick (1961) que el gen Rf estudiado por Blickenstaff et al, en 1958, también está localizado en esta región general y que por lo tanto bien puede ser el gen Rf₁, aunque no hay datos que definitivamente establezcan que uno y otro son el mismo gen.

Snyder y Duvick (1969), usando translocaciones y genes marcadores, demostraron que el gen Rf₂, uno de los dos genes dominantes principales necesarios para la restauración de la fertilidad del polen en el tipo T de maíz citoplásmicamente estéril, está localizado en el brazo corto del cromosoma 9, aproximadamente a 5 unidades de entrecruzamiento del gene wx (endosperma ceroso) y adyacente al centrómero.

Brewbaker (1967) dice que el comercio se emplean los dos genes restauradores, Rf₁ y Rf₂, para reponer la fecundidad en las plantas de maíz que tienen citoplasma estéril y su importancia económica se demuestra porque es el único método genético que posee una patente de Estados Unidos.

Buchert, citado por Duvick (1965), en 1961, guió una investigación para descubrir una diferencia fundamental entre los citoplasmas USDA y Texas. La conclusión de Buchert fue que en el citoplas-

ma USDA únicamente las microsporas que contienen el gene dominante para la restauración de la fertilidad (Rf_3) en el citoplasma USDA desarrollarán en granos de polen fértiles; las microsporas conteniendo el alelo recesivo (rf_3) abortan. En contraste, en el citoplasma Texas, todos los granos de polen (95-100 %) son fértiles si la planta está al menos en forma heterocigótica para el gene (o los genes) dominante necesario para la restauración de la fertilidad. - Buchert encontró que esencialmente todos los granos de polen son fértiles en plantas con citoplasma USDA si el gene restaurador es homocigoto (Rf_3Rf_3). El resultado neto de este fenómeno es desregular las proporciones segregantes cuando la fuente de gametos segregantes es polen de plantas con citoplasma USDA, las cuales son heterocigóticas para el gene mayor restaurador. Únicamente gametos con el alelo dominante serán obtenidos. Sin embargo, Buchert demostró que la segregación era normal si dichas plantas eran usadas como femeninas, y también era normal si plantas Rf_3rf_3 en citoplasma normal eran usadas como machos o como hembras.

Las conclusiones básicas de Buchert han sido confirmadas por estudios hechos por Duvick y sus colaboradores con diferentes materiales; pero, como es usualmente el caso, aparecieron algunas excepciones a la regla general. En algunos genotipos un pequeño porcentaje de granos de polen fértil de genotipo rf_3 fueron producidos por plantas Rf_3rf_3 con citoplasma USDA, en adición a los granos de polen fértil Rf_3 . No se conoce si genes modificadores específicos, condiciones ambientales o una combinación de estos factores gobiernan esta desviación de la regla general.

Duvick (1965) afirma que es posible que uno o varios genes con efecto epistático dominante puedan existir en maíz, de tal forma que ocasionen fertilidad en presencia de los genotipos $rf_1rf_1rf_2rf_2$, -- $Rf_1Rf_1rf_2rf_2$ ó $rf_1rf_1Rf_2Rf_2$. Sin embargo, ensayos de alelismo de restauradores explorados recientemente todavía no han revelado dicho gene o dichos genes. Hasta donde se conoce, todos los restauradores probados han sido de genotipo $Rf_1Rf_1Rf_2Rf_2$.

Pérez, citado por Brauer (1969), en Chapingo, México, en 1964, al estudiar la presencia de restauradores hereditarios de la fertilidad en maíces mexicanos, encontró, en algunos casos, proporciones de segregantes que no se sujetaban ni a la hipótesis formulada por Blickenstaff et al en 1958, en la cual se concluía que la herencia de la androesterilidad está gobernada por un par de factores (genes), en donde un solo gene dominante determina la restauración de la fertilidad, ni a la hipótesis formulada por Duvick en 1956, en la cual reconoce la intervención simultánea de dos pares de genes dominantes para obtener una restauración completa de la fertilidad. Pérez encontró segregaciones diferentes que indican la existencia de genotipos diferentes, por ello concluyó que la restauración de la fertilidad en citoplasma Texas se debe a la acción de tres pares de genes dominantes: dos de ellos complementarios (segregación 9:7 en la F_2) y el tercero epistático. Cuando los tres pares son heterocigóticos en F_1 , la segregación en F_2 es 57:7.

Beckett (1971) afirma que para un citoplasma dado, los genes restauradores pueden condicionar la fertilidad del polen a que sea total o parcial, con varios niveles de fertilidad.

Briggle (1956), al hacer un estudio comparativo de la esterilidad masculina incompleta de la cruza M1984 x M14 y su cruza recíproca M14 x M1984, la cual es fértil, encontró un retardado crecimiento de las anteras de la cruza con esterilidad masculina incompleta; esto ocurre 8 días después de la meiosis. El crecimiento y desarrollo cesa en más o menos el 50 % de los granos de polen en la cruza M1984 x M14. Esto sugiere que la esterilidad incompleta de M1984 x M14 es la expresión de un gene mayor en la línea M14, en unión con un factor citoplásmico específico, los cuales interactúan posiblemente con los factores ambientales.

Duvick (1965) dice que en contraste a la línea A12-TR, la cual como línea es restauradora parcial pero da cruces completamente restauradores, existe un segundo tipo de restaurador parcial tipificado

por la línea endogámica M14. Cuando M14 es retrocruzada, sin cambio genético, en citoplasma Texas, la línea resultante, llamada M14-T, es una típica restauradora parcial en sus efectos; es decir, su fertilidad es raramente normal y varía con el medio ambiente. Sin embargo, M14-T difiere de A12-TR en que los cruces de M14-T con líneas no restauradoras son siempre restauradores parciales en su efecto, más bien que restauradores completos. El genotipo M14, por consiguiente, es restaurador parcial como línea y también da restauradores parciales cuando se cruza con no restauradores.

Cuando la F_1 de M14-T x SK2 es retrocruzada como femenina con SK2 (genotipo rf_1rf_1) se obtiene una segregación 1:1 de plantas fértiles y estériles, bajo condiciones ambientales apropiadas. M14 puede ser cruzada con otra línea y luego retrocruzada para convertirla en completa restauradora usando el procedimiento descrito por Eckhard, en 1954, el cual comprende cruces con una fuente de Rf_1 , luego retrocruzando varias veces a M14, siempre desarrollando la población de la retrocruza en citoplasma Texas y seleccionando las plantas completamente fértiles (Rf_1 —). Al final de los retrocruzamientos, las plantas retrocruzadas idénticas a los progenitores homocigóticos, completamente fértiles y con genotipo Rf_1Rf_1 , son seleccionadas. La línea convertida, M14, llamada M14-TR, ahora dará híbridos completamente restaurados cuando se crucen con genotipos no restauradores. Cuando estos híbridos son cruzados con genotipos no restauradores, ellos dan una segregación 1:1 (en citoplasma Texas) de plantas completamente fértiles y estériles; en otras palabras, el gene para la restauración parcial ya no está presente en M14-TR.

Las conclusiones de estos resultados son que M14 contiene un gene simple, el cual causa restauración parcial; que este gene está en el locus de rf_1 , y que es dominante a rf_1 pero recesivo a Rf_1 . Este gene provisionalmente puede ser llamado Rf_1^m .

Sánchez-Monge (1974) afirma que parece eficaz la búsqueda de genes restauradores, de la especie vegetal de que se trate, en po-

blaciones que crezcan en ambientes en los que la antesis se realice en condiciones poco favorables para la producción de polen, como son las temperaturas elevadas y una humedad relativa baja. Añade - que la androesterilidad citoplásmica tipo Texas del maíz es restaurada por la interacción de dos genes dominantes, pero en algunos - ambientes poco favorables para la producción de polen, es necesaria la acción de algunos genes "modificadores", también dominantes.

Jones et al, citados por Jinks (1966), utilizando análisis --- cromatográficos han sugerido la presencia de un mecanismo bioquímico en las líneas de maíz con fertilidad y esterilidad masculina. - Las anteras maduras de las plantas con esterilidad masculina de -- transmisión extracromosómica están desprovistas de prolina y muestran una acumulación de asparagina. Por lo contrario, las anteras maduras de plantas con fertilidad masculina, bien sean del tipo silvestre o pertenecientes a líneas con esterilidad masculina modificada por supresión (o restauración), contienen prolina y menor cantidad de asparagina. En este caso los genes supresores eliminan o - impiden los efectos de los plasmagenes mutantes y facilitan el desarrollo normal del polen.

Hooker et al, en 1970, Comstock et al, en 1973 y Yoder, en 1973, citados por Pring y Levings (1978), comprobaron que P. maydis y la raza T de Bipolaris maydis producen toxinas específicas para el hospedero. Miller y Koeppe, en 1971, Comstock et al, en 1973, citados por Pring y Levings (1978), confirmaron que las toxinas preferentemente afectan las mitocondrias de las líneas con cms T. Watrud -- et al, en 1975, y Barratt y Flavel, en 1975, citados por Pring y Levings (1978), concluyeron que los genes nucleares que restauran la fertilidad de cms T modifican la respuesta de las mitocondrias a la toxina de Bipolaris maydis, sugiriendo una alteración de las mitocondrias del citoplasma androesterilizante T. Por otro lado, Aldrich et al, en 1977, citados por Pring y Levings (1978), reportaron estudios con microscopio electrónico de capas de células de --

raíz de maíz expuestas a las toxinas de la raza T de B. maydis, según estos estudios las mitocondrias son afectadas muy rápidamente - después del tratamiento. Lee, en 1976, y Warmke y Lee, en 1977, citados por Pring y Levings (1978), publicaron estudios sobre la microsporogénesis en el maíz, con los cuales demostraron que las mitocondrias, pero no los plastidos, degeneran en las células tapete durante la meiosis de las anteras de plantas con cms T pero no degeneran en plantas con citoplasma normal.

EFFECTOS PLEIOTROPICOS DE LA ANDROESTERILIDAD

Chinwuba et al, citados por Grogan et al (1971), reportan que la androesterilidad tanto citoplásmica como génica afecta la morfología y la producción de la planta de maíz.

Vahruseva, citado por Johnson y Córdova (1971), encontró alguna disminución de altura de planta y mazorca y largo de mazorca en líneas e híbridos con esterilidad masculina comparados con sus parientes fértiles (isogénicos); esta depresión fue más marcada en el tipo de esterilidad Texas que en el Moldavia. La forma de esterilidad masculina de los dos tipos tienen una tendencia a formar gran número de mazorcas, son precoces e igualan o superan a los parientes fértiles en el rendimiento. Esta superioridad fue particularmente marcada en condiciones de baja humedad. Los análogos al tipo de esterilidad Moldavia fueron más rendidores que el tipo Texas.

Grogan et al (1971) reportan trabajos acerca de los efectos de la esterilidad y el factor restaurador sobre el citoplasma estéril, concluyendo que la esterilidad reduce significativamente la altura de la planta, con efecto más notorio encima de la mazorca.

Blickenstaff et al (1958) reportan que existe correlación positiva ($r = .22$) y significativa entre la altura de la planta de maíz y la fertilidad del polen; las plantas fértiles son 9.3 cm más altas que las estériles.

Duvick (1965), en un experimento realizado en 1962 en el que - comparó altura de plantas con androesterilidad tipo Texas y plantas con citoplasma normal, encontró una diferencia de 13.7 cm, la cual fue estadísticamente significativa.

USO DE LA ANDROESTERILIDAD Y DE LOS GENES RESTAURADORES PARA LA EXPLOTACION COMERCIAL DE LA HETEROSIS EN EL MAIZ

Sánchez-Monge (1974) dice que para poder explotar la heterosis en plantas alógamas, con producción económica de semilla híbrida, - mediante androesterilidad, hay que resolver los siguientes problemas:

1. Obtener un genotipo androestéril; es decir, que no necesite emasculación artificial y que:
 - 1.1 se reproduzca fácil y económicamente en polinización libre con otro genotipo que no difiera de él más que en el sistema determinante de la androesterilidad y
 - 1.2 se deje también polinizar por otros genotipos en los campos de producción de semilla híbrida.
2. Obtener otro genotipo que, además de dar un híbrido vigoroso y productivo con el estéril, sea portador de un sistema genético dominante restaurador de la fertilidad del polen.

Poehlman (1973) dice que la esterilidad masculina citoplásmica se incorpora a líneas autofecundadas específicas mediante cruza regresivas repetidas y selección con respecto al genotipo del progenitor recurrente. Las líneas con esterilidad masculina creadas por este procedimiento contienen solamente genes del progenitor recurrente y citoplasma del progenitor no recurrente. (Ver Figura 1).

Zoludzeva y Palilava, citados por Johnson y Córdova (1971), -- afirman que la esterilidad de los híbridos depende de la combinación

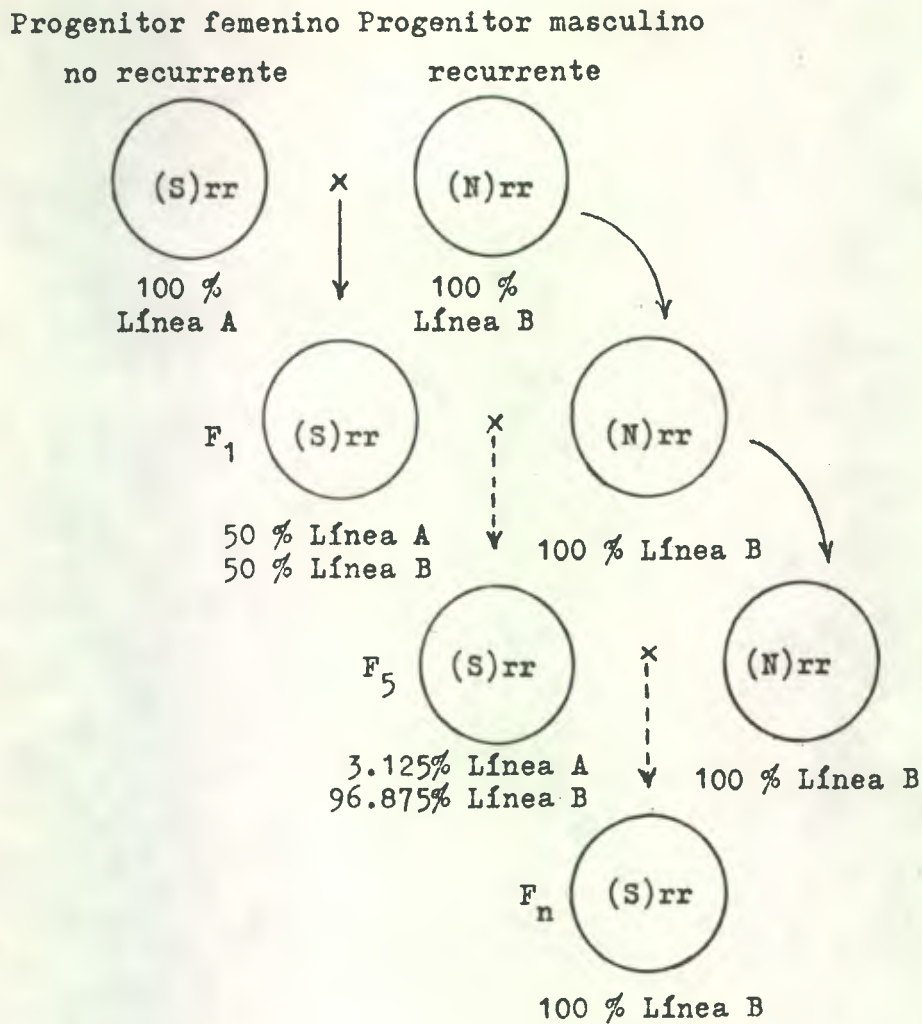


FIGURA 1. Conversión de una línea no restauradora $(N)rr$ en androestéril $(S)rr$. (Modificado de Allard, 1975 y Sánchez-Monge, 1974).

de la fuente de esterilidad citoplásmica con genotipos de líneas las cuales tienen la habilidad de estabilizar la esterilidad citoplásmica.

Brewbaker (1967) dice que en los cultivos de maíz es indispensable que los híbridos produzcan polen. En el polen del progenitor masculino deben haber genes que contrarresten la esterilidad impuesta por el citoplasma al progenitor hembra. Los híbridos citoestériles que poseen tales genes restauradores producen polen funcional y pueden servir de polinizadores para la producción de semillas en las siembras de plantas híbridas.

Sánchez-Monge (1974) menciona que el cruzamiento entre androestéril y restaurador dá origen a plantas heterocigóticas de fertilidad restaurada por la presencia de un alelo dominante R: $(S)rr \times (N)RR = (S)Rr$.

Poehlman (1973) concluye que un gene restaurador puede ser incorporado a una línea autofecundada por medio de cruza regresivas sucesivas. (Ver Figura 2). Comenta que los rendimientos de las líneas con esterilidad pueden ser más altos que los rendimientos de las líneas con fertilidad masculina desespigadas, ya que el proceso de desespigue causa con frecuencia daño a las plantas reduciendo -- por lo tanto su producción. Además, afirma que la energía que normalmente se consume en la formación del polen puede derivarse hacia la producción de semilla.

Poey (1965) indica que, específicamente en maíz, algunas de las ventajas que se derivan del uso de la androesterilidad citoplásmica son las siguientes:

1. Se obtiene mayor grado de pureza en la producción comercial de los cruces.
2. Reduce el costo de producción al disminuir o eliminar totalmente el trabajo de desespigamiento de los surcos hembras.

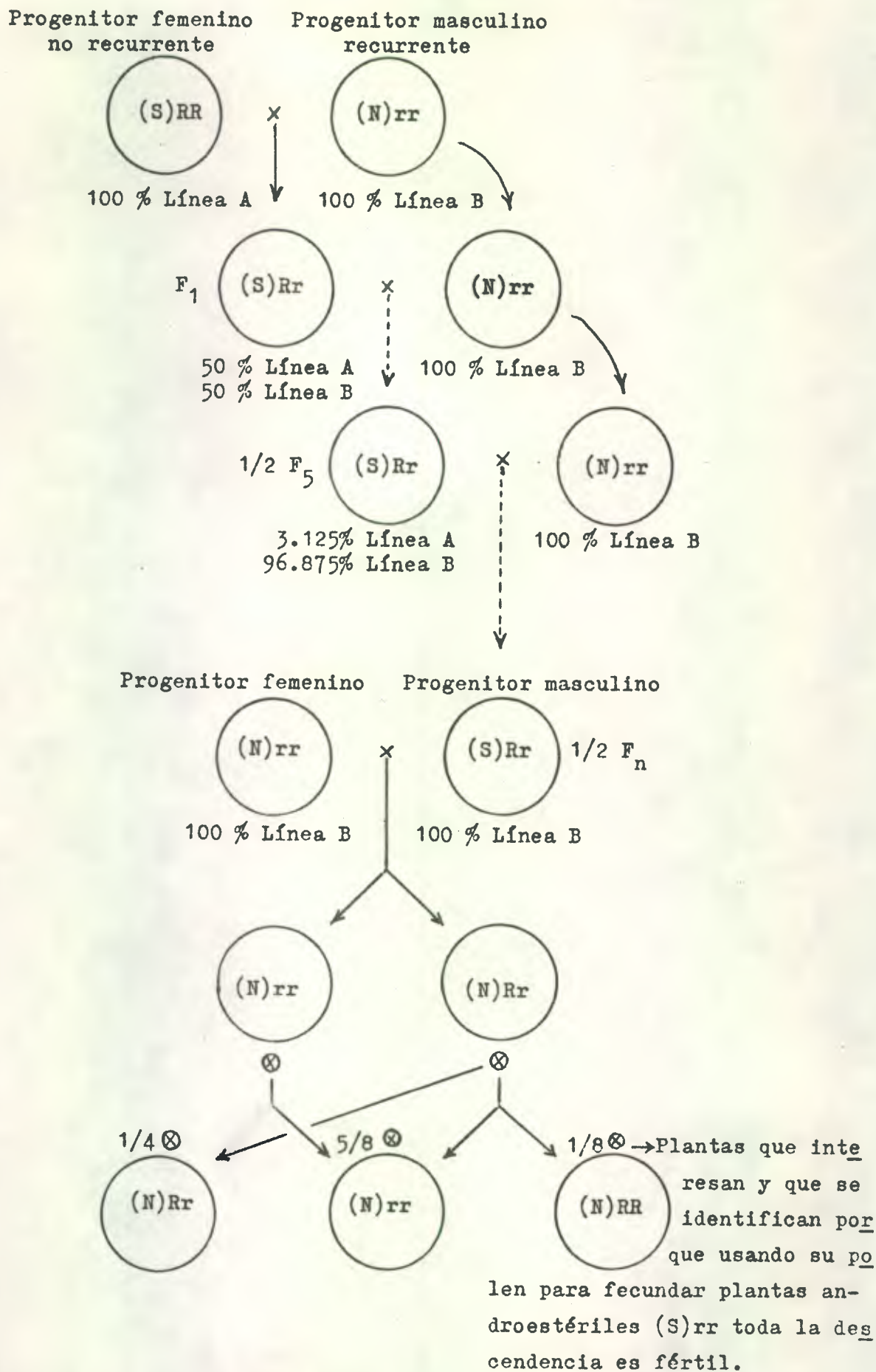


FIGURA 2. Conversión de una línea no restauradora (N)rr en restauradora (N)RR. (Modificado de Sánchez-Monge, 1974).

3. Se eliminan los daños mecánicos a las plantas y a la condición física del suelo provocados por los obreros durante el desespigamiento manual.

Peña, citado por Poey (1965), informó en 1963, en Colombia, sobre la formación de una fuente de androesterilidad citoplásmica con material estéril llevado de Costa Rica en 1949 y cruzado por una línea colombiana. Este material estéril lo aisló originalmente el Dr. Mario Gutiérrez en Turrialba en una cruce de I-452 por un maíz de Estados Unidos. Esta fuente fue llamada "Polen Estéril Mezcla" y se usó con notable éxito en la producción de híbridos comerciales desde 1956. Los híbridos dobles Diacol H-202 y H-203 fueron producidos con líneas cuya androesterilidad provino de esta fuente. También se utilizó en Colombia la fuente T, y se observó que la restauración de la fertilidad en líneas cuya androesterilidad proviene de esta fuente por líneas restauradoras probadas, no es tan eficiente como en las que derivan su androesterilidad de la fuente "Polen Estéril Mezcla". El Diacol H-301 se obtuvo con líneas androestériles derivadas de la fuente T y rindió algo menos que el testigo H-301 que se obtuvo con líneas fértiles.

Díaz y Sarria, citados por Poey (1965), informaron en 1963, en Colombia, que utilizaron la misma fuente "Polen Estéril Mezcla" para producir el Diacol H-205. Convirtieron a androestériles las dos líneas que se usan como hembra en los cruces sencillos y eliminaron el desespigamiento no sólo en la producción de los cruces sencillos sino también en la obtención del cruce doble.

Los citados autores identificaron en Palmira, Colombia, las siguientes líneas como buenas restauradoras de fertilidad, particularmente en material androestéril derivado de la fuente T:

Cuba 312-206-16#

Cuba 325-221-12-#

Cuba 342#-281-9#
 ETO 2059-10#
 Cuba 325-223-#-1-#-1-11#
 Cuba 362-26-3#-1-#-1-10#
 Venez. 1-42-21#
 Desc. 2-229-1-1-21#
 ETO 25-17#
 ETO 2129-9#
 P.T.R. 605-1-2-#-1-18#

En El Salvador, Merino Argueta, citado por Poey (1965), observó plantas androestériles en la colección Salvadoreña 15 J. en 1959, y a juzgar por el comportamiento de su incremento y en progenies de otros cruces, su androesterilidad parece ser de origen citoplásmico. Johnson y Córdova (1971) llevaron a cabo un estudio en México -- (el cual ha sido ya mencionado) para determinar si la esterilidad de esa línea era efectivamente citoplásmica y si era del tipo T o diferente.

Algunas líneas de uso comercial en El Salvador fueron clasificadas por Merino Argueta, citado por Poey (1965), con respecto a su poder de restauración de la fertilidad en material androestéril. - Entre las que restauran la fertilidad completamente, se encuentran las siguientes:

<u>Línea</u>	<u>Origen</u>
1147	El Salvador
607	Poey T-23
T-12	S.L.P. 20
171	Poey T-18
827	Poey T-18
1586	Poey T-23

Otras líneas que demostraron ser parcialmente restauradoras o no restauradoras fueron las siguientes:

<u>Línea</u>	<u>Origen</u>	<u>% de esterilidad</u>
541	T-2	94
1418	El Salvador	88
T-11	Capiten (V-520c)	100
528	T-3	100

Obregón, citado por Poey (1965), en 1963, en Venezuela, identificó la línea 48-S-28 derivada de la variedad Sicarigua como buena restauradora de fertilidad en material androestéril derivado de la fuente T. Otra línea, la 48-S-38, también derivada de Sicarigua demostró ser carente de genes restauradores. Otras líneas probadas demostraron restauración parcial.

En Cuba, Torres, citado por Poey (1965), en 1961 segregó de -- una línea amarilla derivada de la variedad Argentino, una fuente de androesterilidad citoplásmica, y otras con genes restauradores. Sin embargo, la androesterilidad que se incorporó a la línea hembra del cruce sencillo hembra del híbrido amarillo Poey T-66 (que se comercializó con anterioridad a 1971)* fue de origen T.

Poey (1965) dice que el Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas de México, disponía de híbridos dobles producidos a base de androesterilidad citoplásmica de la fuente T con restauradores -- naturales para zonas altas y tropicales. También se identificaron fuentes criollas de androesterilidad citoplásmica en colecciones de Oaxaca, Zacatecas y Nuevo León.

Afirma que en Brazil la mayoría de los híbridos de la Compañía Semences Agrocères, S.A. se producen mediante líneas androestériles derivadas de la fuente T y restauradores naturales.

* Comunicación personal Dr. Federico Poey.

Concluye diciendo que, en Perú, se empezó en 1963 un programa para determinar la presencia de genes restauradores en diez líneas de los híbridos comerciales que se han usado como polinizadores para incorporar androesterilidad citoplásmica y capacidad de restauración en dichas líneas.

Russell y Márquez-Sánchez, citados por Johnson y Córdova --- (1971), en 1966, al estudiar el efecto de la esterilidad citoplásmica masculina y la forma de los genes restauradores entre diferentes genotipos de maíz, concluyeron que el rendimiento no fue afectado en híbridos utilizando esterilidad masculina de Texas y cuando hubo genes restauradores (Rf) presentes, la aparición del polen fue restaurada y la emergencia de estigmas fue precoz en todas las cruces con cms-T.

Chinwuba et al, citados por Grogan et al (1971), reportaron -- una superioridad de los maíces androestériles en altas poblaciones. Ellos concluyeron que esta diferencia era debida a competencia por fotosintatos entre la panoja fértil y la mazorca en desarrollo en el maíz normal.

Bokde, citado por Johnson y Córdova (1971), en Estados Unidos, estudió la reacción de 19 genotipos de maíz cristalino para el tipo de esterilidad masculina de Texas y la interacción de los factores climáticos y edáficos, y también su influencia en el desarrollo de los órganos de las espigas estériles. Solamente dos genotipos, el F11 y el P578, dieron resultados en los cuales todas las plantas -- fueron homocigóticas para los factores restauradores de la fertilidad. No hubo efectos adversos sobre el rendimiento de los híbridos en los cuales se usó la esterilidad masculina citoplásmica de tipo Texas.

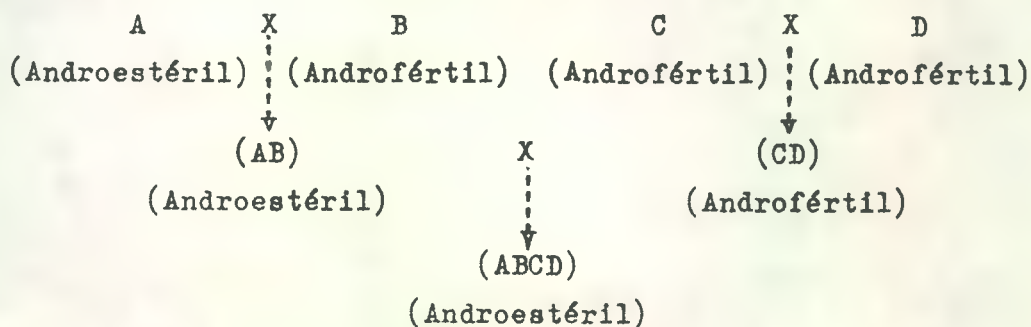
En un estudio realizado en la Estación Experimental del CIMMYT, en Poza Rica, Veracruz, México, al calificar las cruces de 1970-A

entre E.S. 640 x 633 proveniente de la colección 15 de El Salvador (que es estéril) y algunas variedades tropicales, Johnson y Córdova (1971), enocontraron muy buena aptitud combinatoria, obteniéndose -- bastantes cruza s F_1 con porcentaje de esterilidad entre 80 y 100 %; entre ellas se encuentran las cruza s de (E.S. 640 x 633) con: T-11; A-21 br_2 br_2 selección blanca y amarilla; Tuxpeño br_2 br_2 ; RF64-1 br_2 br_2 ; (Mix x Col Gpo. 1 x Eto blanco) y Mix 1 x Col Gpo. 1; Tuxpeño br_2 br_2 selección Cuatera.

En su trabajo de tesis, Ponciano (1978), evaluó, en maíz, el comportamiento de la variedad criolla "Americano" en la aldea Buena Vista, del municipio de Quezada, del departamento de Jutiapa, llegando a la conclusión que el despanojado redujo estadísticamente el peso del grano así como el número de granos por planta. También - evaluó, en el Centro de Producción de Oriente, Jutiapa, la variedad mejorada ICTA B1-C4 y la variedad criolla "Arriquin", concluyendo - que el despanojado al momento de la emergencia aumentó el peso del grano y el número de granos por planta. Afirma que las diferencias observadas en ambas localidades se deben principalmente a las mejores condiciones ambientales prevalecientes en la aldea Buena Vista, y que por lo tanto, la eliminación de las espigas favorece el rendimiento en condiciones ambientales adversas.

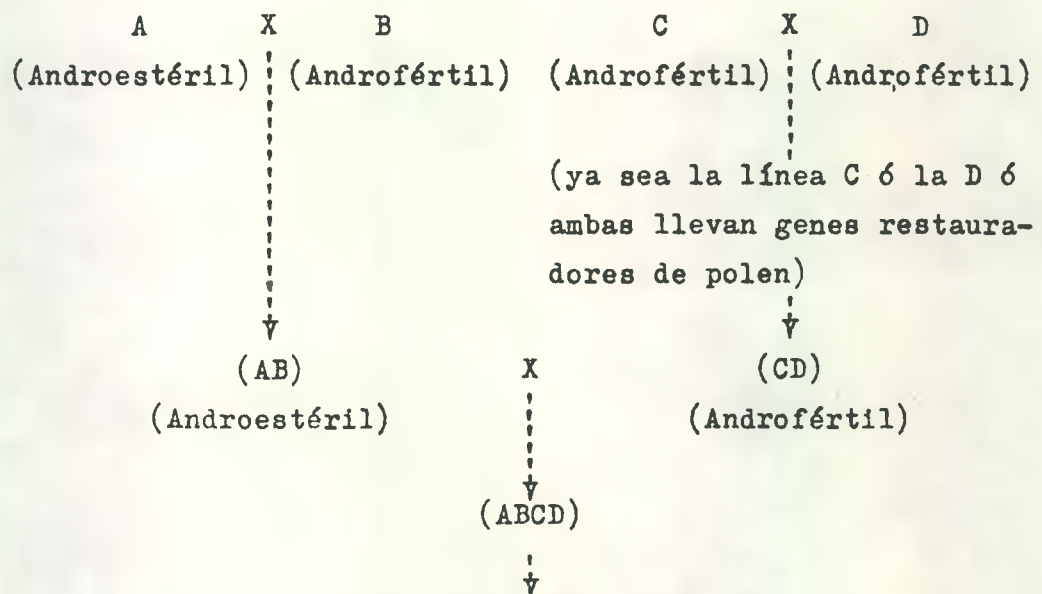
Poehlman (1973) presenta tres procedimientos que pueden utilizar la androesterilidad citoplásmica en la producción de cruza s dobles de semilla híbrida de maíz:

1. Uso de una línea androestéril sin genes restauradores:



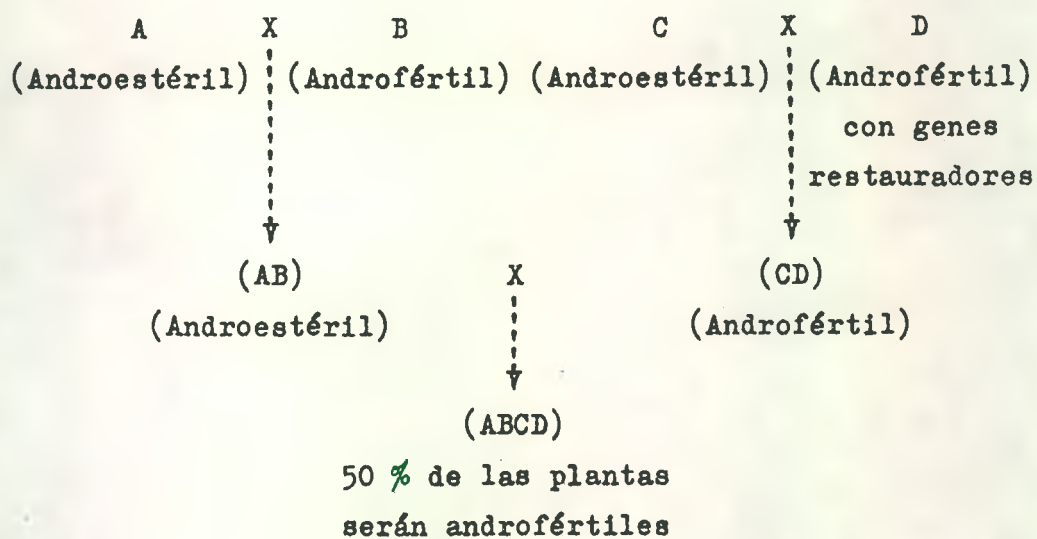
De acuerdo a lo anterior, la cruza doble (ABCD) será androestéril ya que ninguna de las líneas incluyen genes restauradores del polen. Para asegurar que en el campo del productor de maíz que usa esta semilla exista una producción suficiente de polen, se efectúa un cruzamiento idéntico al anterior excepto en el uso de líneas androestériles. La semilla (ABCD) androfértil es mezclada con la semilla (ABCD) androestéril en una proporción 1 parte de androfértil y 2 a 3 partes de androestéril.

2. Uso de una línea androestéril, con una o dos líneas con restauradores de polen. El siguiente procedimiento asegura la producción de una craza doble androfértil por medio del uso de líneas con genes restauradores del polen:



100 % de las plantas serán --
androfértiles si ambas líneas
(C y D) contienen genes res--
tauradores del polen.

3. Uso de dos líneas androestériles y una con genes restauradores de la fertilidad:



MATERIALES Y METODOS

1. LOCALIZACION

La presente investigación se realizó en el Centro Experimental y de Producción de Cuyuta del Instituto de Ciencia y Tecnología -- Agrícola (ICTA), ubicado en el departamento de Escuintla. Según -- zonificación ecológica de Holdridge (1958), este Centro está com--- prendido en la zona Tropical Húmeda.

Las características climáticas y geográficas del lugar son las siguientes:

Temperatura °C			Precipitación	altitud	Latitud N	Longitud
mínima	media	máxima	mm/año	msnm		
21.9	27.9	33.9	2 063	48	14°05'10"	90°54'40"

Los suelos de la región pertenecen a la serie Achiguate y reúnen las siguientes características:

Textura: franco-arcillosa
 Estructura: granular, poco desarrollada
 Color: Café-grisáceo
 Profundidad: poca (menor de .5 metros)
 Drenaje: lento
 Topografía: plana
 Materia Orgánica: 4 %
 pH: 6.5

2. MATERIALES GENETICOS

En la presente investigación se utilizaron como materiales re-

currentes variedades del Programa de Maiz de ICTA. ICTA B-1, La Máquina 7422 y Compuesto-2 son de grano blanco, siendo las dos primeras variedades comerciales y la última experimental. Las variedades ICTA A-2 y el Compuesto Antigua x República Dominicana son ambas de grano amarillo y experimentales.

Como fuente de androesterilidad citoplásmica se usaron dos de los Estados Unidos introducidas a materiales tropicales en México ; se desconoce el tipo a que pertenecen. Estos materiales vienen -- identificados con las claves: KK 6621 y KK 6626 y fueron facilitados por la Empresa Northrup King y Cía de México.

3. METODOLOGIA EXPERIMENTAL

En Octubre de 1977 se sembraron en San Jerónimo, Baja Verapaz, las variedades nacionales recurrentes así como las fuentes de androesterilidad citoplásmica en parcelas de un surco de 5 m de longitud, con una distancia entre plantas de 0.25 m y de 0.90 m entre surcos.

Las plantas de cada surco de material con la fuente estéril -- fueron fecundadas con polen de plantas individuales de cada una de las variedades nacionales y estas a su vez fueron autofecundadas y debidamente marcadas para continuar estudiando sus progenies.

El 6 de Febrero de 1978 se sembraron, en Cuyuta, Escuintla, -- con las mismas distancias entre plantas y entre surcos y en similares parcelas, las cruza y autofecundaciones hechas en San Jerónimo. Cada surco contaba aproximadamente con 20 plantas, las cuales, al momento de la floración masculina, fueron calificadas en su manifestación: fértil, estéril y parcialmente estéril. Esta calificación se hizo los días 8, 10 y 11 de Abril del presente año.

Plantas estériles de los surcos que produjeron 100 % de plan--

tas estériles o segregaron fueron fecundadas nuevamente con polen de plantas, a su vez autofecundadas, del material recurrente para pasar a la primera retrocruza. La fuente de polen la constituía la progenie autofecundada de la planta que dio lugar al surco de plantas estériles o segregantes. Asimismo, se identificaron las líneas recurrentes que produjeron 100 % de restauración y 100 % de esterilidad y se hicieron, respectivamente, cruces fraternales (#) en ellas. (Ver figura 3).

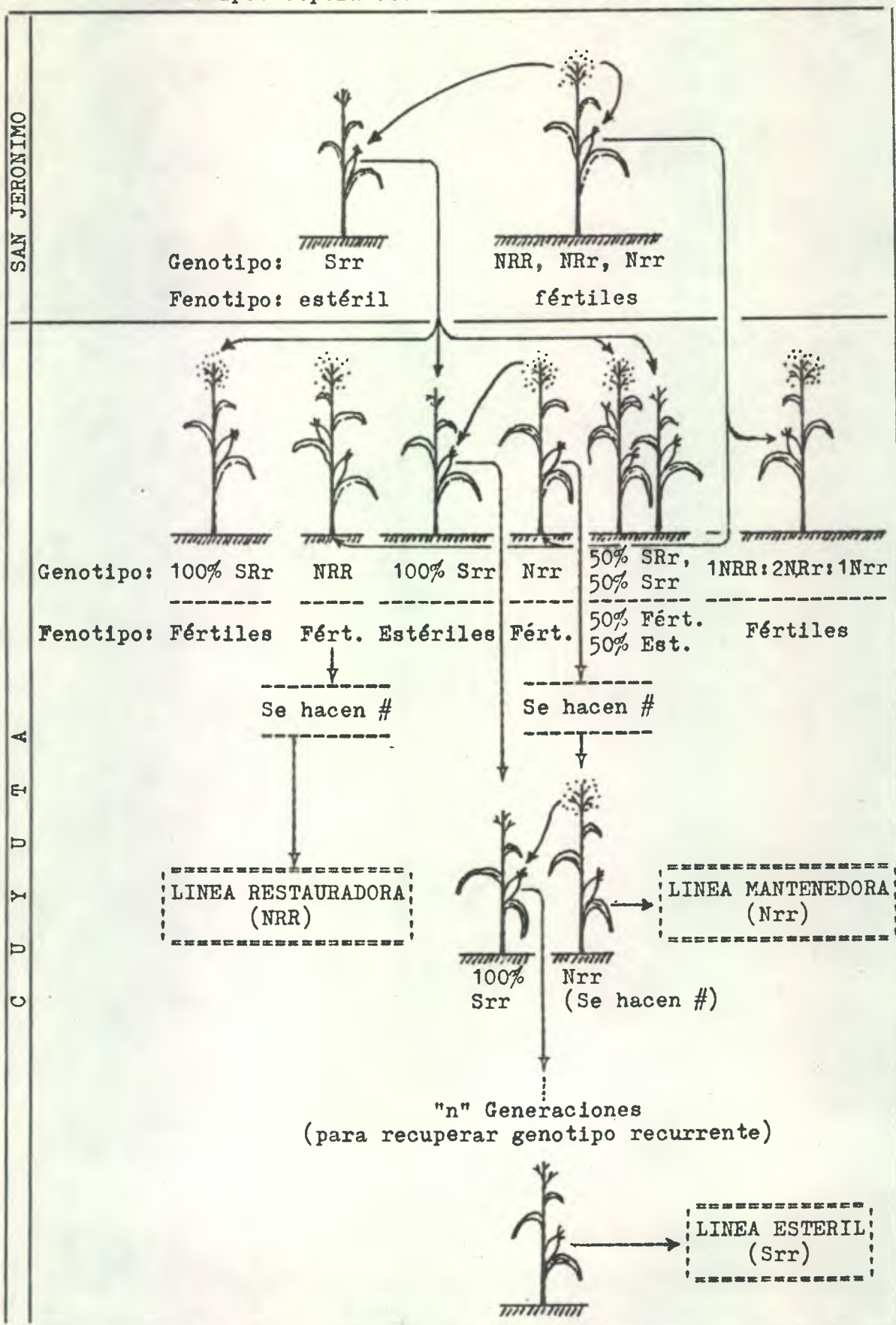
El 22 de Mayo del presente año, se realizaron mediciones de altura de planta (a nivel de la última hoja) y de mazorca (a nivel del nudo en que emerge) para determinar efectos pleiotrópicos de la androesterilidad. Estos datos se tomaron en 19 surcos de plantas 100 % fértiles y 19 surcos de plantas 100 % estériles en los que están comprendidas las cinco variedades en estudio. En cada surco sólo se midió una planta considerada representativa del promedio.

4. PRACTICAS CULTURALES

A los materiales sembrados en Cuyuta, Escuintla, se les efectuaron los siguientes trabajos agronómicos:

- 4-2-78: Control de malezas con Erradicane.
- 6-2-78: Control de plagas del suelo con Furadán.
- 7-2-78: Control de malezas con Gesaprim.
- 14-2-78: Control de plagas del follaje con BHC asperjado.
- 16-2-78: Control de plagas del follaje con Lannate fumigado y riego por gravedad.
- 17-2-78: Control de plagas del follaje con Tamarón aplicado al suelo.
- 22-2-78: Control de plagas del follaje con Tamarón fumigado.
- 23-2-78: Control de plagas del follaje con Lannate fumigado.
- 24-2-78: Aporque, fertilización con 20-20-0 y riego por gravedad.

FIGURA 3. Polinizaciones realizadas y descripción de Genotipos y Fenotipos esperados.



- 28-2-78: Raleo y control de plagas del follaje con Lannate fumigado.
- 4-3-78: Control de plagas del follaje con Volatón granulado.
- 7-3-78: Riego por gravedad.
- 10-3-78: Segunda fertilización con urea y riego por gravedad.
- 11-3-78: Control de plagas del follaje con Volatón granulado.
- 20-3-78: Control de plagas del follaje con Volatón granulado.
- 25-3-78: Tercera fertilización y riego por gravedad.
- 28-3-78: Control de plagas del follaje con Volatón granulado.
- 8-4-78: Riego por gravedad.
- 10-4-78: Riego por gravedad.
- 11-4-78: Riego por gravedad.
- 17-4-78: Riego por gravedad.

5. ANALISIS ESTADISTICO

Para comprobar la naturaleza de la herencia de la restauración de la fertilidad de los materiales nacionales mejorados en estudio, se aplicó la prueba de Chi Cuadrada fundamentada en valores esperados para una condición monogénica y dominante para la capacidad --- restauradora. De acuerdo a este planteamiento se espera que los materiales segregantes provengan de semillas heterocigotas para el factor restaurador de manera que se produzca una relación de 1 fértil (Rr) : 1 estéril (rr) en el resultado del conteo de plantas -- fértiles y estériles en los surcos segregantes en base a:

$$\chi^2 = \frac{(VO - VE)^2}{VE}$$

donde: VO = valores observados y
VE = valores esperados.

Para determinar si las diferencias de altura de planta entre los materiales fértiles y estériles son significativas, se aplicó la prueba de "t" a las observaciones hechas.

RESULTADOS

En los Cuadros 2, 3 y 4 se describen los valores obtenidos, -- esperados y de X^2 al 5 % de probabilidades para los datos en conjunto y por separado según las fuentes KK6626 y KK6621 de acuerdo a una segregación esperada de 1 fértil : 1 estéril. Se observa que sólo los datos de la fuente KK6626 se ajustaron a esta premisa. El Cuadro 5 incluye la misma información para la población KK6621 de acuerdo a una segregación esperada de 10 fértiles : 6 estériles, la cual se ajustó adecuadamente.

En el Cuadro 6 se describen los genotipos y fenotipos esperados en progenies de posibles apareamientos entre 5 genotipos que manifiestan esterilidad citoplásmica y posibles genotipos en materiales normales de acuerdo a la premisa de dos genes dominantes complementarios para la restauración de fertilidad.

En el Cuadro 7 se resumen los resultados obtenidos para altura de planta y de mazorca, encontrándose una reducción significativa en la altura de planta en las plantas estériles mientras que no se observó diferencia para la altura de mazorca.

CUADRO 2. Valores obtenidos, esperados y de X^2 en progenies F_1 de las fuentes androestériles KK6626 y KK6621 cruzadas con los materiales locales mejorados. Segregación esperada 1 fértil : 1 estéril.

	Valores obtenidos		Valores esperados		$X^2_{0.05}$
	fértiles	estériles	fértiles	estériles	
TOTAL GENERAL	1 405	1 149	1 277	1 277	25.66*

* = Significativo al 5 %

CUADRO 3. Valores obtenidos, valores esperados y valores de χ^2 en progenies F_1 de la fuente androesteril KK6626 cruzada con materiales locales mejorados. Segregación esperada 1 fértil : 1 estéril.

CRUZAS	Valores obtenidos		Valores esperados		$\chi^2_{0.05}$
	Fértiles	Estériles	Fértiles	Estériles	
KK6626 x La Máquina	184	210	197.0	197.0	1.72 N.S.
KK6626 x ICTA B-1	133	138	135.5	135.5	0.09 N.S.
KK6626 x Compuesto-2	116	118	117.0	117.0	0.02 N.S.
KK6626 x ICTA A-2	125	140	132.5	132.5	0.85 N.S.
KK6626 x (A. x R.D.)	100	93	96.5	96.5	0.25 N.S.
TOTAL	658	699	678.5	678.5	1.24 N.S.

N.S. = No significativo

CUADRO 4. Valores obtenidos, valores esperados y valores de X^2 en progenies F_1 de la fuente androestéril KK6621 cruzada con materiales locales mejorados. Segregación esperada 1 fértil : 1 estéril.

CRUZAS	Valores obtenidos		Valores esperados		$X^2_{0.05}$
	fértiles	estériles	fértiles	estériles	
KK6621 x La Máquina	213	106	159.5	159.5	35.89*
KK6621 x ICTA B-1	154	141	147.5	147.5	0.57 N.S.
KK6621 x Compuesto-2	170	105	137.5	137.5	15.36*
KK6621 x ICTA A-2	146	68	107.0	107.0	28.43*
KK6621 x (A. x R.D.)	64	30	47.0	47.0	12.30*
TOTAL	747	450	598.5	598.5	73.69*

N.S. = No significativo

* = Significativo al 5 %

CUADRO 5. Valores obtenidos, valores esperados y valores de χ^2 en progenies F_1 de la fuente androestéril KK6621 cruzada con materiales locales mejorados. Segregación esperada 10 fértiles : 6 estériles.

CRUZAS	Valores obtenidos		Valores esperados		$\chi^2_{0.05}$
	fértiles	estériles	fértiles	estériles	
KK6621 x La Máquina	213	106	193.1	115.9	1.36 N.S.
KK6621 x ICTA B-1	154	141	184.4	110.6	27.24*
KK6621 x Compuesto-2	170	105	171.9	103.1	0.06 N.S.
KK6621 x ICTA A-2	146	68	133.8	80.2	2.97 N.S.
KK6621 x (A. x R.D.)	64	30	58.8	35.2	1.23 N.S.
TOTAL	747	450	748.1	448.9	0.004 N.S.

N.S. = No significativo

* = Significativo al 5 %

CUADRO 6. Genotipos y Fenotipos esperados en progenies de posibles apareamientos entre 5 genotipos que manifiestan esterilidad citoplásmica y posibles genotipos en materiales normales, de acuerdo a dos genes dominantes complementarios para restaurar fertilidad.

		♂ Genotipo	1	2		3		4	5	6				7		8		9	
			$r_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 r_2 r_2$		$r_1 r_1 R_2 r_2$		$R_1 R_1 r_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 R_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$				$R_1 R_1 R_2 r_2$		$R_1 r_1 R_2 R_2$		$R_1 R_1 R_2 R_2$	
Apareamientos	Genotipo ♀	Gametos ♀	Gametos ♂																
			$r_1 r_2$	$R_1 r_2$	$r_1 r_2$	$r_1 R_2$	$r_1 r_2$	$R_1 r_2$	$r_1 R_2$	$R_1 R_2$	$R_1 r_2$	$r_1 R_2$	$r_1 r_2$	$R_1 R_2$	$R_1 r_2$	$R_1 R_2$	$r_1 R_2$	$R_1 R_2$	
A	$r_1 r_1 r_2 r_2$	$r_1 r_2$	Genot.	$r_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$r_1 r_1 r_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$r_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$r_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$r_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	
			Fenot.	Esteril	Esteril	Esteril	Esteril	Esteril	Esteril	Esteril	Fertil	Esteril	Esteril	Esteril	Fertil	Esteril	Fertil	Esteril	Fertil
			Prop.	100% E	100% E		100% E		100% E	100% E	1 F : 3 E				1 F : 1 E		1 F : 1 E		100% F
B	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 r_2$	Genot.	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 R_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 R_1 r_2 r_2$	$R_1 R_1 R_2 r_2$	$R_1 R_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 R_1 R_2 r_2$	$R_1 R_1 r_2 r_2$	$R_1 R_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 R_1 R_2 r_2$	
			Fenot.	Esteril	Esteril	Esteril	Fertil	Esteril	Esteril	Fertil	Fertil	Esteril	Fertil	Esteril	Fertil	Esteril	Fertil	Fertil	Fertil
		$r_1 r_2$	Genot.	$r_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$r_1 r_1 r_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$r_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$r_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	
			Fenot.	Esteril	Esteril	Esteril	Esteril	Esteril	Esteril	Fertil	Esteril	Esteril	Esteril	Fertil	Esteril	Fertil	Esteril	Fertil	
			Prop.	100% E	100% E		1 F : 3 E		100% E	1 F : 1 E	3 F : 5 E				2 F : 2 E		3 F : 1 E		100% F
C	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$r_1 R_2$	Genot.	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 R_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	
			Fenot.	Esteril	Fertil	Esteril	Esteril	Esteril	Fertil	Esteril	Fertil	Fertil	Esteril	Esteril	Fertil	Fertil	Fertil	Esteril	Fertil
		$r_1 r_2$	Genot.	$r_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$r_1 r_1 r_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$r_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$r_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	
			Fenot.	Esteril	Esteril	Esteril	Esteril	Esteril	Esteril	Esteril	Fertil	Esteril	Esteril	Esteril	Fertil	Esteril	Fertil	Esteril	Fertil
			Prop.	100% E	1 F : 3 E		100% E		1 F : 1 E	100% E	3 F : 5 E				3 F : 1 E		2 F : 2 E		100% F
D	$R_1 R_1 r_2 r_2$	$R_1 r_2$	Genot.	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 R_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 R_1 r_2 r_2$	$R_1 R_1 R_2 r_2$	$R_1 R_1 r_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 r_2 r_2$	$R_1 R_1 R_2 r_2$	$R_1 R_1 r_2 r_2$	$R_1 R_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 R_1 R_2 r_2$	
			Fenot.	Esteril	Esteril	Esteril	Fertil	Esteril	Esteril	Fertil	Fertil	Esteril	Fertil	Esteril	Fertil	Esteril	Fertil	Fertil	Fertil
			Prop.	100% E	100% E		1 F : 1 E		100% E	100% F	2 F : 2 E				1 F : 1 E		100% F		100% F
E	$r_1 r_1 R_2 R_2$	$r_1 R_2$	Genot.	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 R_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	$r_1 r_1 R_2 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$	
			Fenot.	Esteril	Fertil	Esteril	Esteril	Esteril	Fertil	Esteril	Fertil	Fertil	Esteril	Esteril	Fertil	Fertil	Fertil	Esteril	Fertil
			Prop.	100% E	1 F : 1 E		100% E		100% F	100% E	2 F : 2 E				100% F		1 F : 1 E		100% F

CUADRO 7. Comparación de medias de altura de planta y mazorca obtenidas de plantas fértiles y estériles en progenies F_1 de las fuentes androestériles KK6626 y KK6621 con materiales locales mejorados.

	Fértiles	Estériles	Diferencia	Prueba de significancia; $t_{0.05}$
Altura de plantas (m)	2.20	2.02	0.18	2.6*
Altura de mazorca (m)	1.12	1.04	0.08	1.71 N.S.

N.S. = No significativo

* = Significativo al 5 %

DISCUSION

En los Cuadros A al J del Apéndice se observa que de los 163 surcos sembrados, 134 segregaron los cuales incluyen los cinco materiales mejorados cruzados con las dos fuentes de androesterilidad citoplásmica, KK6626 y KK6621. Estos surcos segregantes sirvieron para evaluar la hipótesis planteada. Para fines de calificación, -- las plantas parcialmente estériles se agruparon con las completa-- mente estériles por considerar esa parcialidad debida a efectos de genes modificadores y no a los genes mayores en que se fundamenta -- la hipótesis.

Al sumar las plantas segregantes de los 134 surcos, los valo-- res obtenidos no se ajustaron a la hipótesis planteada, según la -- prueba de X^2 (Ver Cuadro 2).

Sin embargo, al analizar por separado los cruces efectuados -- con cada una de las fuentes androestériles, se aprecia que las 70 progenies segregantes correspondientes al material KK6626 se ajus-- tan a la hipótesis planteada de segregación 1 fértil : 1 estéril, -- tanto en cada material mejorado como en el total (Ver Cuadro 3).

Por el contrario, las segregaciones observadas en las 64 proge-- nies de las cruzas de KK6621 no se ajustan a la hipótesis planteada. Solamente la progenie derivada de ICTA B-1 se ajustó al valor espe-- rado, mientras que los otros cuatro materiales en estudio se apar-- taron significativamente. Lo mismo se aprecia en el análisis del total de datos obtenidos (Ver Cuadro 4).

Lo anterior sugiere que la desviación significativa observada en la suma total de observaciones respecto a la hipótesis planteada de segregación 1 fértil : 1 estéril, se debió a que existen diferen-- cias genéticas entre las fuentes androestériles KK6626 y KK6621, ya que la primera sí se ajustó a la segregación esperada mientras que la segunda no.

En el caso de la fuente de androesterilidad KK6621 que no se ajustó a la hipótesis planteada, los datos se analizaron nuevamente en base a la premisa planteada por Duvick (1956) consistente en dos genes complementarios dominantes; es decir, que es necesaria la presencia de los dos genes restauradores dominantes, ya sean éstos en forma homocigota o heterocigota, para expresar la fertilidad en materiales con androesterilidad citoplásmica.

Las segregaciones de las progenies de cada material mejorado, así como la suma total de todas las progenies donde interviene la fuente KK6621 se ajustaron estadísticamente a la nueva premisa considerada una segregación de 10 fértiles : 6 estériles, sugerida de acuerdo a la discusión que se presenta a continuación (Ver Cuadro 5).

DISCUSION DE LA SEGREGACION 10 FERTILES : 6 ESTERILES

Para justificar esta segregación se hace necesario discutir — los posibles apareamientos de genotipos de las variedades locales — mejoradas con la fuente de esterilidad citoplásmica introducida, — que puedan explicar la segregación sugerida y que además sea consistente con los resultados obtenidos para la fuente KK6626.

En base a la premisa de dos genes dominantes complementarios, se requiere que para manifestar la esterilidad no pueden encontrarse los dos genes restauradores en forma dominante por lo que los posibles genotipos de las plantas estériles son: $r_1r_1r_2r_2$, $R_1r_1r_2r_2$, $r_1r_1R_2r_2$, $R_1R_1r_2r_2$ y $r_1r_1R_2R_2$ ⁽¹⁾. En cuanto a los materiales mejorados que actúan como progenitor masculino, los genotipos incluyen las nueve combinaciones posibles de la segregación de dos pares de genes: $r_1r_1r_2r_2$, $R_1r_1r_2r_2$, $r_1r_1R_2r_2$, $R_1R_1r_2r_2$, $r_1r_1R_2R_2$, $R_1r_1R_2r_2$, $R_1R_1R_2r_2$, $R_1r_1R_2R_2$ y $R_1R_1R_2R_2$. Debe recordarse que los materiales locales son fértiles con cualesquiera de los genotipos de restauración ya que éstos expresan su acción fenotípica solamente ante la presencia de androesterilidad citoplásmica.

(1) Para objeto de claridad se utiliza R y r para identificar los genes restauradores Rf y rf.

En el Cuadro 6 se describen los genotipos y fenotipos esperados en base a los posibles apareamientos de los genotipos posibles entre las fuentes androestériles y los materiales mejorados.

Cinco tipos de apareamientos, identificados con letras A, B, C, D y E son posibles de realizarse y en cada caso pueden obtenerse nueve progenies diferentes según el progenitor masculino (materiales mejorados).

Dada la situación complementaria de los genes dominantes, puede apreciarse que cuando el material androestéril tiene el genotipo $R_1r_1r_2r_2$, se obtienen resultados similares que cuando se tiene el genotipo $r_1r_1R_2r_2$ (Ver grupos de apareamientos B y C); cosa similar ocurre con los genotipos $R_1R_1r_2r_2$ y $r_1r_1R_2R_2$ de los materiales androestériles al ser cruzados por las variedades mejoradas (Ver grupos de apareamientos D y E).

En el grupo de apareamientos A hay cinco cruces que producen sólo plantas estériles (1,2,3,4,5), uno sólo fértiles (9) y tres segregantes (6,7,8); en los grupos de apareamientos B y C hay tres cruces que producen sólo plantas estériles (1,2,4 y 1,3,5 respectivamente), uno sólo fértiles (9) y cinco segregantes (3,5,6,7,8 y 2,4,6,7,8 respectivamente); por último, los grupos de apareamientos D y E tienen tres cruces que producen sólo plantas estériles (1,2,4 y 1,3,5 respectivamente), tres sólo plantas fértiles (5,8,9 y 4,7,9 respectivamente) y tres segregantes (3,6,7 y 2,6,8 respectivamente).

En los cinco grupos de apareamientos, sólo los apareamientos B y C tienen dos cruces cuyas segregaciones en conjunto dan lugar a una proporción de 5 fértiles a 3 estériles (o también 10:6) igual a la que se obtuvo en los cruces segregantes del material androestéril-KK6621 por las variedades locales mejoradas (Ver Cuadro 5). Estas progenies son las producidas por los genotipos masculinos $R_1R_1R_2r_2$ y $R_1r_1R_2R_2$ (7 y 8 respectivamente) y el genotipo probable para la fuente androestéril KK6621 será $R_1r_1r_2r_2$ ó $r_1r_1R_2r_2$ (Ver grupos de apareamientos B y C).

Como se mencionó anteriormente, las explicaciones para el comportamiento de las progenies de KK6621 deben ser consistentes con las que se ofrecen para KK6626. En el Cuadro 6, el grupo de apareamientos A es el único que segrega 1 fértil : 1 estéril en las progenies de los cruces 7 y 8; por consiguiente, el genotipo de la fuente KK6626 puede ser $r_1r_1r_2r_2$.

Las progenies que no segregan pueden explicarse de acuerdo a los genotipos de los progenitores. Para el caso de progenies 100 % fértiles, en los genotipos $R_1r_1r_2r_2$ y $r_1r_1R_2r_2$ sugeridos para la fuente androestéril KK6621 y $r_1r_1r_2r_2$ para KK6626 sólo el genotipo $R_1R_1R_2R_2$ (9) del progenitor masculino produce 100 % de plantas fértiles.

Los surcos cuyas plantas fueron 100 % fértiles indican que el padre fue homocigoto respecto a la restauración. Este caso se observó en 9 y 7 surcos de cruces de KK6626 y KK6621 respectivamente -- (Ver en Apéndice Cuadros A al J).

Los surcos con progenies 100 % estériles, considerando los genotipos $R_1r_1r_2r_2$ y $r_1r_1R_2r_2$ sugeridos para la fuente androestéril - KK6621 y $r_1r_1r_2r_2$ para KK6626, se obtienen cuando el progenitor masculino posee cualesquiera de los siguientes genotipos: $r_1r_1r_2r_2$, $R_1r_1r_2r_2$, $r_1r_1R_2r_2$, $R_1R_1r_2r_2$ ó $r_1r_1R_2R_2$.

Analizando los resultados en el Apéndice (Cuadros A al J), se observa que de los 90 surcos sembrados con la fuente KK6626, 11 tuvieron un 100 % de esterilidad y en cambio de 73 surcos sembrados con la fuente KK6621, sólo hubo dos surcos 100 % androestériles. - Esto apoya la posibilidad de que $r_1r_1r_2r_2$ sea el genotipo de KK6626 por las mayores posibilidades de surgir, ya que de los posibles genotipos de los progenitores masculinos, 5 de 9 producen 100 % plantas estériles (Ver apareamiento A en Cuadro 5), mientras que los apareamientos de $R_1r_1r_2r_2$ y $r_1r_1R_2r_2$ sugeridos para KK6621 sólo presentan 3 de las 9 posibilidades (Ver apareamientos B y C en el Cuadro 5).

INFERENCIAS PRACTICAS

Para la utilización práctica de estos materiales las progenies 100 % estériles que fueron cruzadas con plantas autofecundadas de los materiales mejorados constituyen la primera retrocruza hacia el material mejorado con androesterilidad citoplásmica. Este proceso hay que continuarlo por dos o tres retrocruzas adicionales hasta recuperar en un grado aceptable el resto de los genotipos de los materiales mejorados.

Las segregaciones 100 % estériles permitieron identificar los genotipos de los materiales mejorados que eventualmente constituirán la fuente mantenedora de la esterilidad en los materiales trabajados.

Las progenies que resultaron 100 % fértiles sirvieron para -- identificar plantas de los materiales mejorados que servirán de restauradores para la eventual producción de híbridos con el mecanismo de androesterilidad citoplásmica.

EFFECTOS PLEIOTROPICOS

Con relación a informes publicados sobre un efecto pleiotropico en la altura de la planta oomo consecuencia del mecanismo de androesterilidad citoplásmica, se confirmó que la diferencia de 0.18 m en promedio de altura de planta entre materiales fértiles y estériles fue estadísticamente significativa. En cambio la diferencia de 0.08 m en promedio de altura de mazorca no fue estadísticamente significativa. De lo anterior puede inferirse que el mayor efecto de la androesterilidad citoplásmica en la altura de la planta se expresa entre la mazorca y la panoja. En el Cuadro K del Apéndice se describen las observaciones obtenidas.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

1. Las progenies segregantes correspondientes al material KK6626 se ajustaron a la hipótesis planteada de segregación 1 fértil: 1 estéril, mientras que las de KK6621 no se ajustaron. Esto indica que existen diferencias genéticas entre dichas fuentes.
2. Las segregaciones de la fuente KK6621 se ajustaron a la premisa de dos genes dominantes complementarios que pudo ser explicada para incluir el comportamiento de la fuente KK6626.
3. Se sugiere que los posibles genotipos de los materiales locales mejorados que producen progenies segregantes para reatauración de fertilidad son $Rf_1Rf_1Rf_2rf_2$ y $Rf_1rf_1Rf_2Rf_2$; el probable genotipo de la fuente KK6626 es $rf_1rf_1rf_2rf_2$ y el de la fuente KK6621 $Rf_1rf_1rf_2rf_2$ ó $rf_1rf_1Rf_2rf_2$.
4. Se sugiere que el genotipo probable para los materiales locales mejorados que restaura la fertilidad en ambas fuentes de androesterilidad citoplásmica es $Rf_1Rf_1Rf_2Rf_2$. Para los progenitores masculinos que ocasionan progenies 100 % estériles se sugieren los siguientes genotipos: $rf_1rf_1rf_2rf_2$, $Rf_1rf_1rf_2rf_2$, $rf_1rf_1Rf_2rf_2$, $Rf_1Rf_1rf_2rf_2$ ó $rf_1rf_1Rf_2Rf_2$.
5. Se identificaron plantas de materiales locales mejorados con genotipos mantenedores de esterilidad citoplásmica y genotipos restauradores que pueden ser usados eventualmente en la formación de progenitores femeninos y masculinos respectivamente para la producción de semilla híbrida, las cuales deben retrocruzarse por 3 ó 4 generaciones adicionales.
6. Como no existe información respecto al tipo de fuente de androesterilidad citoplásmica (C, S ó T) que poseen los materiales KK6626 y KK6621 usados en este estudio, se recomienda cruzar--

los con las líneas Tr, K55, W23 e I153 (usadas por Beckett en su trabajo de clasificación de citoplasmas androestériles) para que puedan ser clasificados.

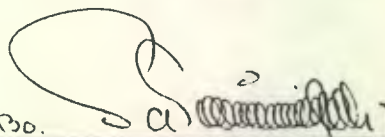
8. Se observó una disminución de la altura de planta y de mazorca en plantas con androesterilidad citoplásmica en relación con las fértiles. Esta disminución fue de 0.18 m y 0.08 m respectivamente y sólo la primera fue estadísticamente significativa, por lo que se concluye que el efecto pleiotrópico sobre la altura de plantas estériles y fértiles tiene su mayor expresión entre la mazorca y la panoja.

BIBLIOGRAFIA

1. Allard, R. W. Principios de la mejora genética de las plantas. 2ª ed. Barcelona, España, Omega. 1975. 498 p.
2. Beckett, J. B. Classification of male-sterile cytoplasms in maize (*Zea mays* L.). In: Crop Science No. 11: 724-727. 1971.
3. Blickenstaff, J. et al Inheritance and linkage of pollen fertility restoration in cytoplasmic male-sterile crosses of corn. In: Agronomy Journal, Vol. 50(8): 430-434. 1958.
4. Brauer, O. Fitogenética aplicada. México, Limusa-Wiley, S.A. 1969. 518 p.
5. Brewbaker. Genética agrícola. México, UTEHA. 1967. 261 p.
6. Briggie L. W. Interaction of cytoplasm and genes in male-sterile corn crosses involving two inbred lines. In: Agronomy Journal, Vol. 48(12): 569-573. 1956.
7. ----- Interaction of cytoplasm and genes in a group of male-sterile corn tipe. In: Agronomy Journal, Vol. 49(10): 543-547. 1957.
8. De la Loma, J. L. Experimentación agrícola. 2ª ed. México, UTEHA. 1966. 493 p.
9. Guatemala, Dirección General de Estadística. Encuestas agrícolas de granos básicos, 1970 a 1977.
10. Duvick, D. N. Allelism and comparative genetics of fertility restoration of cytoplasmically pollen sterile maize. In: Genetics, Vol. 41: 544-565. 1956.

11. ----- The chromosomal location of Rf_1 , a restorer gene for cytoplasmic pollen sterile maize. In: Genetics, Vol. 41: 1245-1252. 1961.
12. ----- Cytoplasmic pollen sterility in corn. In: Advances Genetics, Vol. 13: 1-56. 1965.
13. Grogan, C. O. et al Effects of cytoplasmic male sterility and restoring factors on yield and morphology in inbred and hybrid maize (*Zea mays* L.). In: Crop Science, (11): 295-297. 1971.
14. Holdridge, L. R. Mapa de Zonificación Ecológica de Guatemala según sus formaciones vegetales. Guatemala, Ministerio de Agricultura, SCIDA, 1958. 19 p.
15. Jinks, J. Herencia extracromosómica. México, UTEHA. 1966. 306 p.
16. Johnson, E. C. y H. Córdova. Avances sobre el estudio de esterilidad masculina de El Salvador, realizado en CIMMYT. En: XVII Reunión Anual del PCCMCA. Panamá, 1971.
17. Poehlman, J. M. Mejoramiento genético de las cosechas. México, Limusa-Wiley, S.A. 1973. 453 p.
18. Poey, F. La androesterilidad citoplásmica y su utilización en algunos países tropicales. En: XI Reunión Anual del PCCMCA. Panamá, 1965. p.p. 42-43.
19. Ponciano, R. D. Estudio aplicado sobre efectos del despañojado en maíz (*Zea mays* L.). Guatemala, Universidad de San Carlos, Facultad de Agronomía. 1978. 61 p. (tesis Ing. Agr.)

20. Pring, D.R. and C. S. Levings. III, Heterogeneity of maize cytoplasmic genomes among male-sterile cytoplasms. In: Genetics, Vol. 89: 121-136. 1978.
21. Sánchez-Monge, E. Fitogenética. Madrid, Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias. 1974. 456 p.
22. Simmons, Ch. S. et al. Clasificación de reconocimiento de los suelos de la República de Guatemala. Guatemala, Ministerio de Educación Pública, Ed. José Pineda Ibarra, y Ministerio de Agricultura, IAN-SCIDA. 1959. 1,000 p.
23. Snyder R. J. and D. N. Duvick. Chromosomal location of Rf_2 , a restorer gene for cytoplasmic pollen sterile maize. In: Crop Science, (2): 156-157. 1969.

Uc.Bo. 

PALMIRA R. DE QUAN
JEFE CENTRO DE DOCUMENTACION
E INFORMACION AGRICOLA



A P E N D I C E

Estos datos son propiedad
del Instituto de Ciencia y Tecnología Agrícolas
y se publican con la debida autorización

CUADRO A. Número de plantas estériles, fértiles y parciales obteni
do en la progenie del cruce KK6621 x La Máquina 7422.

No. de parcela -----	Estériles -----	Fértiles -----	Parciales -----
8836	18	0	2
8837	9	6	2
8838	3	11	2
8839	1	11	1
8840	3	12	2
8841	10	10	2
8842	3	11	1
8843	19	0	0.
8844	7	10	0
8845	4	16	0
8846	2	19	0
8847	2	15	0
8848	6	8	2
8849	3	11	0
8850	1	20	0
8851	1	16	1
8852	7	15	0
8853	3	9	3
8854	5	13	0
Totales en parcelas segregantes	88	213	18

CUADRO B. Número de plantas estériles, fértiles y parciales obteni
do en la progenie del cruce KK6626 x La Máquina 7422.

No. de parcela	Estériles	Fértiles	Parciales
8855	0	21	0
8856	11	9	0
8857	12	8	0
8858	0	13	1
8859	14	2	2
8860	8	12	1
8861	8	12	0
8862	20	3	0
8863	7	12	1
8864	8	9	0
8865	10	8	0
8866	11	7	3
8867	0	18	0
8868	12	6	1
8869	3	13	0
8870	18	0	1
8871	8	7	5
8872	10	6	0
8873	20	0	0
8874	11	2	4
8875	0	20	0
8876	1	17	0
8877	5	13	1
8878	14	5	1
8879	11	4	1
8880	4	16	1
Totales en parcelas segregantes	188	184	22

CUADRO C. Número de plantas estériles, fértiles y parciales obtenido en la progenie del cruce KK6621 x ICTA B-1.

<u>No. de parcela</u>	<u>Estériles</u>	<u>Fértiles</u>	<u>Parciales</u>
8912	11	7	0
8913	10	11	0
8914	9	11	0
8915	8	11	2
8916	0	21	0
8917	13	3	5
8918	9	10	1
8919	4	15	0
8920	5	13	1
8921	0	17	0
8922	7	11	0
8923	4	15	1
8924	9	12	0
8925	9	9	0
8926	15	3	2
8927	11	8	0
8928	3	15	2
Totales en parcelas segregantes	127	154	14

CUADRO D. Número de plantas estériles, fértiles y parciales obtenido en la progenie del cruce KK6626 x ICTA B-1.

No. de parcela	Estériles	Fértiles	Parciales
8929	9	8	2
8930	0	18	0
8931	10	11	0
8932	9	5	6
8933	17	3	1
8934	20	0	0
8935	7	8	4
8936	6	10	2
8937	2	10	6
8938	1	16	1
8939	9	8	1
8940	5	16	1
8941	19	0	1
8942	12	5	1
8943	19	0	0
8944	12	7	0
8945	5	15	2
8946	5	11	2
Totales en parcelas segregantes	109	133	29

CUADRO E. Número de plantas estériles, fértiles y parciales obtenido en la progenie del cruce KK6621 x Compuesto-2.

No. de parcela -----	Estériles -----	Fértiles -----	Parciales -----
8978	10	12	0
8979	5	13	2
8980	0	19	0
8981	6	12	0
8982	6	12	0
8983	1	16	0
8984	2	4	0
8985	0	14	2
8986	15	1	3
8987	6	14	0
8988	3	9	3
8989	3	16	0
8990	0	18	0
8991	4	16	1
8992	6	4	0
8993	13	5	0
8994	7	9	0
8995	7	13	0
Totales en parcelas segregantes	94	170	11

CUADRO F. Número de plantas estériles, fértiles y parciales obtenido en la progenie del cruce KK6626 x Compuesto-2.

No. de parcela -----	Estériles -----	Fértiles -----	Parciales -----
8996	4	10	1
8997	8	8	1
8998	7	11	0
8999	17	0	0
9000	7	14	0
9001	14	8	0
9002	19	0	2
9003	19	0	0
9004	12	8	1
9005	10	10	0
9006	21	0	0
9007	21	0	0
9008	15	4	1
9009	8	11	0
9010	14	6	0
9011	5	15	0
9012	10	11	0
Totales en parcelas segregantes	114	116	4

CUADRO G. Número de plantas estériles, fértiles y parciales obtenido en la progenie del cruce KK6621 x ICTA A-2.

No. de parcela	Estériles	Fértiles	Parciales
9037	14	5	0
9038	2	24	1
9039	5	12	0
9040	0	18	2
9041	0	18	0
9042	10	6	0
9043	2	17	0
9044	7	10	0
9045	0	20	0
9046	7	11	2
9047	1	18	0
9048	7	10	0
9049	8	15	0
Totales en parcelas segregantes	63	146	5

CUADRO H. Número de plantas estériles, fértiles y parciales obtenido en la progenie del cruce KK6626 x ICTA A-2.

<u>No. de parcela</u>	<u>Estériles</u>	<u>Fértiles</u>	<u>Parciales</u>
9050	16	2	2
9051	6	7	9
9052	13	5	1
9053	1	17	0
9054	0	22	0
9055	0	21	0
9056	14	8	0
9057	21	0	0
9058	0	21	0
9059	0	18	0
9060	6	10	5
9061	15	4	0
9062	11	9	0
9063	0	19	2
9064	19	3	0
9065	0	21	0
9066	11	8	1
9067	6	15	0
9068	1	18	1
Totales en parcelas segregantes	119	125	21

CUADRO I. Número de plantas estériles, fértiles y parciales obtenido en la progenie del cruce KK6621 x (Antigua x República Dominicana).

<u>No. de parcela</u>	<u>Estériles</u>	<u>Fértiles</u>	<u>Parciales</u>
9076	0	19	0
9077	13	10	0
9078	3	15	1
9079	1	16	0
9080	8	13	0
9081	3	10	1
Totales en parcelas segregantes	28	64	2

CUADRO J. Número de plantas estériles, fértiles y parciales obtenido en la progenie del cruce KK6626 x (Antigua x República Dominicana).

No. de parcela -----	Estériles -----	Fértiles -----	Parciales -----
9082	5	10	6
9083	10	11	0
9084	12	5	2
9085	11	11	0
9086	3	11	2
9087	0	16	1
9088	10	8	0
9089	12	5	0
9090	10	10	1
9091	8	13	0
Totales en parcelas segregantes	81	100	12

CUADRO K. Altura de planta y de mazorca obtenida en plantas fértiles y estériles.

Fértiles			Estériles		
Parcela	Altura de Planta (m)	Altura de mazorca (m)	Parcela	Altura de Planta (m)	Altura de mazorca (m)
8855	2.50	1.25	8836	2.43	0.98
8858	2.29	1.15	8843	2.33	1.14
8867	2.33	1.28	8870	2.26	1.11
8875	2.55	1.28	8873	1.90	1.04
8916	2.35	1.11	8934	1.85	1.00
8921	2.50	1.25	8941	2.11	1.17
8930	2.15	1.17	8943	1.78	0.94
8980	2.18	1.10	8999	1.87	0.95
8983	2.02	0.92	9002	1.66	0.78
8985	2.29	1.17	9003	1.93	1.24
8989	2.26	1.46	9006	2.08	1.18
8990	2.31	1.23	9007	2.29	1.02
9040	2.07	1.10	9050	1.74	1.01
9045	1.97	0.84	9057	2.28	1.22
9055	2.00	1.06	9061	1.95	1.03
9058	2.15	1.15	9064	1.98	0.95
9065	2.06	1.06	9066	1.98	0.99
9076	1.87	0.86	9084	1.98	1.01
9087	1.92	0.79	9089	2.00	1.01
$\bar{X}$:	2.20	1.12		2.02	1.04

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA



FACULTAD DE AGRONOMIA

Ciudad Universitaria, Zona 12.

Apartado Postal No. 1545

GUATEMALA, CENTRO AMERICA

Referencia

Asunto

IMPRIMASE:

Rodolfo Estrada
ING. AGR. RODOLFO ESTRADA G
D E C A N O



UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
Biblioteca Central
Sección de Tesis