

# INTERACCIÓN NÚCLEO CITOPASMÁTICA EN LA HERENCIA DEL MAÍZ<sup>1</sup>

POR LUIS B. MAZOTI<sup>2</sup>

En un trabajo anterior (Mazoti 1958) habíamos establecido que un genotipo de maíz (*Zea mays* L.) podía inducir (o quizá seleccionar), al cabo de varias generaciones, una variación citoplasmática heredable que afectaba al rendimiento. En la anterior investigación se utilizaba en un ensayo citoplasma de teosinte (*Euchlaena mexicana* Schrad.) sometido previamente a la acción de dos genotipos de maíz, comparando luego los efectos sobre el citoplasma, mediante cruzamientos recíprocos y ensayos comparativos de rendimiento de manera que todos los individuos en F<sub>1</sub> que intervenían en el ensayo tenían la misma constitución genética y sólo diferían por la *constitución genética a que con anterioridad había estado sometido el citoplasma*. La diferencia en rendimiento en grano debida a distintos orígenes núcleo citoplasmáticos fue del 12 % y altamente significativa.

En un segundo ensayo del trabajo anteriormente citado, se realizó la misma experiencia utilizando citoplasma de maíz en lugar de teosinte, siendo los genotipos los mismos utilizados en el primer ensayo. Las diferencias fueron también significativas pero el planeo experimental no fue tan preciso como en el caso anterior, por ello habíamos objetado que "para su confirmación se requería un planeo experimental semejante al del primer ensayo".

En el presente trabajo mediante un planeo experimental adecua-

<sup>1</sup> Publicación n<sup>o</sup> 66 del Instituto Fitotécnico de Santa Catalina. Presentada a las Quintas Jornadas Argentinas de Botánica, Tucumán (1960).

<sup>2</sup> Ingeniero agrónomo. Subdirector interino del Instituto Fitotécnico de Santa Catalina. Llavallol, F.N.G.R., Prov. Buenos Aires, Argentina.

do se confirman los resultados obtenidos, estableciéndose que uno de estos genotipos es un inductor de variaciones citoplasmáticas heredables o un seleccionador de plasmagenes (o plastogenes), cuando actúan sobre citoplasma de maíz en una medida aproximada como cuando actúan en citoplasma de teosinte. Estas diferencias no son sin embargo de la magnitud alcanzada al comparar el rendimiento entre citoplasmas de *Zea mays* y *Euchlaena mexicana* con iguales genotipos, establecidas en trabajos anteriores (Mazoti 1954, 1958).

#### MATERIAL UTILIZADO

Se utilizaron dos líneas de maíz "tester" o reactivos genéticos introducidos en el país por el ingeniero S. Horovitz en el año 1933. Estas líneas provenían de Cornell, EE. UU. y fueron conservadas aquí mediante endocria. El genotipo de una de estas líneas era el siguiente: A/A B/B C/C R/R P1/P1 Pr/Pr; su fenotipo planta púrpura y aleurona púrpura; a esta línea la denominaremos "A" para facilitar la redacción. El genotipo de la otra línea a/a b/b C/C r/r pl/pl gl/gl ij/ij y su fenotipo: planta verde aleurona incolora, plántula brillante y planta variegada; a esta línea la denominaremos "B".

#### METODO

Entre las líneas "A" y "B" se efectuaron cinco cruzamientos recíprocos entre plantas, de manera que la planta utilizada como madre que transportaba el citoplasma<sup>1</sup> sometido a la acción genética de la línea "A" recibía polen de la otra planta de la línea "B" y recíprocamente.

Las F<sub>1</sub> de los cruzamientos recíprocos se sembraron en surcos de 49 granos (a una distancia de 0,25 m entre granos y 0,80 m entre surcos) de manera que cada planta perteneciente a un cruzamiento (A × B) estaba aparcada con otra planta correspondiente a su cruzamiento recíproco (B × A).

Fueron descartadas las plantas que carecían de plantas vecinas o

<sup>1</sup>El citoplasma es transmitido por la planta madre en el maíz. Nosotros hemos probado que ciertas condiciones citoplasmáticas no se transmiten por el polen después de nueve retrocruzas (Mazoti, 1958).

que habían sufrido quebradura del tallo antes de la maduración del grano.

La siembra se hizo en el Instituto Fitotécnico de Santa Catalina, Llavallol, Argentina, el 30 de octubre de 1958 y la cosecha se realizó el 30 de marzo de 1959.

Se determinó la humedad del grano utilizando una muestra proveniente de 35 espigas resultando 14,6 % para la muestra de "A"  $\times$  "B" y de 14,7 % para la muestra de "B"  $\times$  "A".

### RESULTADOS

En el cuadro 1 se indican en la misma línea los rendimientos en gramos (granos) por plantas apareadas provenientes de cruzamientos recíprocos ("B"  $\times$  "A") y ("A"  $\times$  "B").

En el gráfico 1 se exponen las curvas de rendimiento de ambos cruzamientos recíprocos con sus respectivas medias.

Las pruebas estadísticas de significación para comparar el rendimiento en grano de ("A"  $\times$  "B") versus ("B"  $\times$  "A") se realizaron en dos formas:

P<sub>1</sub>) Considerando las plantas apareadas de distintos "items". En este caso la variancia se determinó mediante las diferencias entre plantas vecinas de distinto "item" (ver cuadro 2).

P<sub>2</sub>) Sin considerar, como en el caso anterior, la ubicación de las plantas. La variancia se determinó mediante la suma de ambas variancias de cada uno de los items (ver cuadro 3).

Los símbolos utilizados en ambos cuadros 1 y 2, son los empleados por Mather (1951).

Ambas formas de realizar la prueba de significación de las diferencias de rendimiento entre cruzamientos recíprocos, resultan altamente significativas; considerando que el material utilizado en los cruzamientos pertenece a líneas de alto grado de homocigosis descartamos fenómenos de viabilidad gamética, llegando a la conclusión que el citoplasma es el responsable de las diferencias de rendimiento, es decir, nos hallamos en presencia de un citoplasma diferenciado que afecta en forma significativa al rendimiento. Esta diferenciación citoplasmática ha sido condicionada probablemente por determinados genotipos en anteriores generaciones.

Podemos decir en síntesis que el genotipo es capaz de diferen-



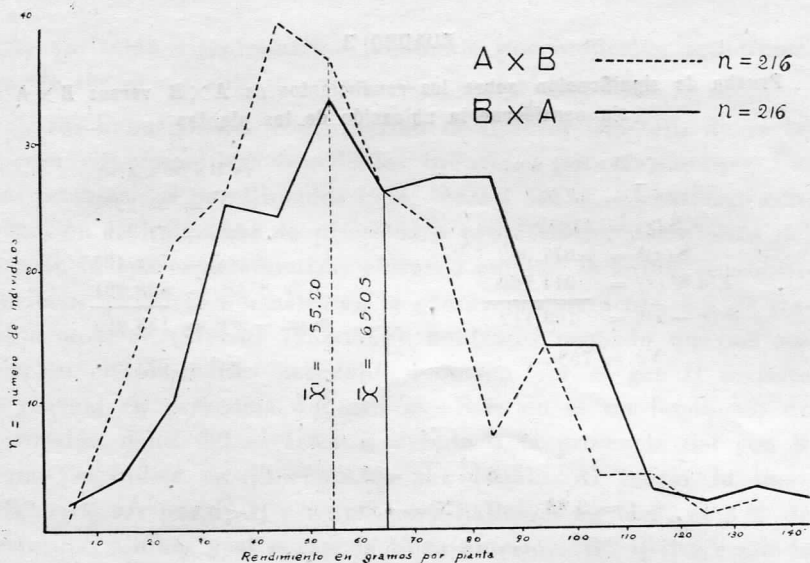


Gráfico 1. — Influencia núcleo-citoplasmática en la herencia de un carácter cuantitativo. Rendimiento

#### CUADRO 2

Pruebas de significación sobre los rendimientos de  $A \times B$  versus  $B \times A$  considerando la ubicación de las plantas

$n = 216$
$S(\bar{d}) = 2122$
$\bar{d} = 9.32$
$S(d^2) = 246951$
$1/n S^2(d) = 20846$
$S(d - \bar{d})^2 = 226105$
$Vd = 1.051$
$V\bar{d} = 4.86$
$Sd = 2.20$
$t = 4.46$
$N = 215$
$P < 0.01$

ciar al citoplasma a través de procesos filogenéticos como ontogénicos y su irreversibilidad en un nivel de diferenciación dependerá del genotipo empleado.

En el capítulo de las discusiones consideramos la hipótesis de este fenómeno de variación de inclusiones citoplasmáticas acompañado de un proceso de selección intraorgánica de dichas inclusiones.

## CUADRO 3

Prueba de significación sobre los rendimientos de  $A \times B$  versus  $B \times A$   
sin considerar la ubicación de las plantas

(« B » × « A »)	(« B » × « A »)
$\bar{x} = 65.05$	$\bar{x}' = 55.22$
$S(x) = 14052$	$S(x') = 11.929$
$S(x)^2 = 1.077.302$	$S(x')^2 = 792.405$
$1/n S^2(x) = 914.160$	$1/n S^2(x') = 658.801$
$S(x - \bar{x})^2 = 163.142$	$S(x' - \bar{x}')^2 = 133.602$
$Vx = 758$	$Vx' = 621$
	$Vx + x' = 1.379$
	$V \frac{x + x'}{2} = 6,38$
	$S \frac{x + x'}{2} = 2,52$
$t = 3.88$	$N = 430$
	$P < 0.01$

## DISCUSION

El mecanismo responsable de las diferencias significativas de rendimiento entre los anteriores cruzamientos recíprocos, no ha sido establecido.

Podemos suponer que las diferencias en rendimiento entre los cruzamientos recíprocos provienen de citoplasmas diferenciados en épocas remotas, puesto que los orígenes del citoplasma de ambas líneas habrá que indagarlo en los EE. UU.; la línea "A" AA BB CC RR Pr Pr Pl Pl dominante múltiple, posiblemente corresponda al pedigree 1.877 del doctor Randolph, antes del año 1934. El pedigree "B" aa bb CC rr gl gl ij ij proviene de dos pedigrees designados F-5.006 y S-877, este último usado como planta femenina. Quizá la S corresponda a la inicial del doctor Singleton (originalmente este pedigree acusaba la presencia del gen A y en el transcurso de su conservación mutó a recesivo a). Existe pues la posibilidad que ambas líneas contengan citoplasmas originalmente diferenciados y la inducción de la diferenciación citoplasmática no se deba a los genotipos en cuestión. Sin embargo, si consideramos una experiencia análoga (Mazoti 1958), realizada con las mismas líneas pero incorporadas a un citoplasma de teosinte originado de una planta (origen unicelular) observamos que los resultados obtenidos son semejantes a los del presente ensayo, lo que indica que

una variación citoplasmática heredable por inducción genotípica, puede ser el mecanismo responsable en ambos casos.

Otros hallazgos que confirmarían la anterior hipótesis de variaciones citoplasmáticas heredables inducidas por el genotipo, son los establecidos por Rhoades 1943, Mazoti 1945<sup>1</sup>. El hallazgo consistía en la inducción de plástidos o proplástidos, por efectos del gen *ij*, incapaces de sintetizar clorofila aunque se hallen en constituciones genéticas normales en la generación siguiente. En un trabajo anterior (Mazoti 1952-1954) habíamos probado que esa variación citoplasmática heredable inducida por el gen *ij* revierte a normal en presencia del gen *R*. Este no es un fenómeno de expresión débil del carácter *ij* debido a la presencia del gen *R* como se indica en Emerson et al. (1935). Al cruzar la línea "B" *ij/ij r/r* por *Ij/Ij r/r* (*r*-tester) hallamos en la  $F_1$  el 3 % de plántulas albinas y al cruzar la línea anterior "B" *ij/ij r/r* por la línea "A" *Ij/Ij R/R* múltiple dominante, no hallamos en 7.000 granos en  $F_1$  ninguna plántula albina; podemos suponer sin embargo hasta este momento de la experiencia que los plástidos modificados de la línea *ij/ij* persisten pero se expresan normalmente por sustancias complementarias sintetizadas por el par de genes *R/r*. Esta hipótesis puede descartarse si volvemos a ubicar el citoplasma de la  $F_1$ : *Ij/ij R/r* en genotipo *r/r* (*r*-tester) y esto es lo que hemos realizado en un trabajo anteriormente citado (Mazoti 1954); en el mismo efectuamos 257 cruzamientos entre plantas  $F_1$  (*ij/Ij R/r*) por *Ij/Ij r/r* (*r*-tester), analizando más de 10.000 plantas todas ellas normales tanto para albinismo como para variegadas. Estos trabajos nos pueden dar una base más sólida para interpretar las causas del mayor rendimiento del citoplasma que transportaba el par de genes *ij/ij*. La hipótesis sería que la línea "B" *ij/ij* además de los plástidos necesarios para la fotosíntesis, llevaría los plástidos o proplástidos no desarrollados. Quizá estos últimos no

<sup>1</sup> Estos trabajos discrepan en que Rhoades halla con frecuencia plantas variegadas tipo *ij/ij* "iojap", además de las albinas, en el cruzamiento del genotipo *ij/ij* × normal, y Mazoti halla albinas y excepcionalmente variegadas.

Quizá ello dependa del material utilizado. La línea "B" que empleamos, portadora del genotipo *ij/ij* fue introducida en el país en 1933-34 por el ingeniero agrónomo S. Horovitz; provenía de Cornell, EE. UU., y se originó exclusivamente de dos líneas designadas S-877 y F-5.006.

competirían en el desarrollo ya sea en calidad o cantidad con los plástidos normales, pero al efectuar el cruzamiento con la línea "A" restauradora de plástidos se sumarían a estos, por su reversión a la normalidad, los plástidos o proplástidos no desarrollados, cumpliendo la planta sus funciones de mejor manera que las plantas del cruzamiento recíproco.

Si bien esta hipótesis se apoya en que las líneas utilizadas en esta experiencia son las mismas que las analizadas como inductoras de variaciones plastogénicas, tenemos nuestras dudas sobre la exactitud en la interpretación del mecanismo inductor de las diferencias citoplasmáticas, puesto que en un trabajo anterior (Mazoti 1950, 1954) habíamos probado que el gen *ij/ij* no se expresa en el citoplasma de teosinte, es decir, no surgen plástidos incapaces de sintetizar clorofila; sin embargo el cruzamiento recíproco con este citoplasma y con los mismos genotipos anteriores también acusa diferencias significativas en el rendimiento (Mazoti 1958). En este caso no podríamos atribuir las diferencias de rendimiento a plástidos incapaces de sintetizar clorofila que revierten a normal. No obstante ello, quizá se trate de plástidos defectuosos que aunque sintetizan clorofila jueguen un papel semejante al atribuido a los proplástidos incapaces de sintetizar clorofila en la hipótesis anteriormente formulada. Los estudios continúan para aclarar estas dudas. Es interesante que determinados genotipos en citoplasmas anormales o defectuosos restauren la normalidad superando el rendimiento condicionado por citoplasmas normales, especialmente si en el caso de los híbridos comerciales de maíz cuando se utilizan restauradores de machos estériles citoplasmáticos, se produce un fenómeno análogo.

**Resumen.** — Se determina en el maíz que en los procesos filogenéticos el genotipo es un inductor de diferenciaciones citoplasmáticas heredables que inciden sobre el rendimiento en grano.

La restauración o "normalización" de citoplasmas defectuosos por acción genotípica produce un aumento de rendimiento (en grano) con respecto a iguales genotipos, pero en citoplasmas originalmente normales.

**Summary.** — *Nucleo-cytoplasmic interaction in maize inheritance.* It was proved that in the phylogenetic process of maize, the genotype is an inductor of inheritable cytoplasmic differentiations which affect grain yielding.

The restoration or normalization of defective cytoplasm by means of genotypic action, produces an increase of yield in grain in relation to the same genotype but in originally normal cytoplasm.



## BIBLIOGRAFIA

- EMERSON, R. A. ET AL. *A summary of linkage studies in Maize*. — Cornell Univ. Memoir., 180 : 21. 1935.
- MATHER, K. *Statistical analysis in biology*. — 4th. ed. Methuen and Co. Ltd. London, 1951.
- MAZOTI, L. B. *Contribución a la genética del maíz*. — Rev. Arg. de Agron. 12 (3): 174-202. 1945.
- *Nuevos hallazgos acerca de las unidades de la herencia, genes y plasmonios*. — Rev. Arg. de Agron. 17 (3) : 145-162. 1950.
- *Irreversibilidad relativa de la variación citoplasmática heredable inducida por el gen ij (variegado) del maíz*. — Rev. Arg. de Agron. 19 (1) : 35-38. 1952.
- *Caracteres citoplasmáticos heredables derivados del híbrido de Euchlaena por Zea*. — Rev. de Invest. Agríc. 8 (2) : 175-183. 1954.
- *Estudio sobre diferencias citoplasmáticas heredables entre «Zea mays» y «Euchlaena mexicana»*. — Rev. Arg. de Agron. 25 (1-2) : 12-44. 1958.
- RHOADES, M. M. *Genetics induction of an inherited cytoplasmic difference*. — Proc. Nat. Acad. Sci. Wash., 29 : 327. 1943.