INTERACCION NUCLEO CITOPLASMATICA EN LA HERENCIA DEL MAIZ[1]

POR LUIS B. MAZOTI[2]

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_1 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-

[1] Publicación nº 66 del Instituto Fitotécnico de Santa Catalina. Presentada a las Quintas Jornadas Argentinas de Botánica, Tucumán (1960).

[2] 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 endocría. El genotipo de una de estas líneas era el siguiente: A/A B/B C/C R/R Pl/Pl 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 [1] sometido a la acción genética de la línea "A" recibía polen de la otra planta de la línea "B" y recíprocamente.

Las F_1 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 ($A \times B$) estaba aparcada con otra planta correspondiente a su cruzamiento recíproco ($B \times A$).

Fueron descartadas las plantas que carecían de plantas vecinas o

[1] 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" × "B" y de 14,7 % para la muestra de "B" × "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" × "A") y ("A" × "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" × "B") versus ("B" × "A") se realizaron en dos formas:

P_1) 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_2) 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 difere-

CUADRO 1

Rendimiento en gramos (grano) de plantas apareadas provenientes de cruzamientos recíprocos

B×A	A×B	B×A	A×B	B×A	A×B	B×A	A×B
x	x'	x	x'	x	x'	x	x'
89	86	84	75	51	70	129	98
72	57	54	25	60	96	123	67
53	47	108	20	46	31	93	103
74	53	89	91	43	26	76	94
72	56	81	57	68	27	74	93
67	24	40	41	44	38	72	43
75	39	88	65	88	38	82	93
61	50	75	47	47	41	42	76
71	34	78	25	88	48	54	28
67	18	53	62	76	91	11	69
27	39	39	47	53	51	65	63
56	10	108	64	67	68	86	46
34	54	53	21	63	28	88	61
55	67	53	29	79	21	32	62
69	43	84	74	90	13	47	15
94	103	52	53	106	114	62	50
93	91	34	56	90	78	56	47
45	70	42	98	109	88	86	46
03	60	70	52	82	9	39	26
50	60	57	46	97	41	83	48
27	75	94	136	82	59	24	29
75	44	100	61	37	55	47	53
38	71	54	46	30	56	38	43
24	79	31	25	45	48	46	38
75	66	40	75	33	72	50	99
51	62	62	44	38	21	83	56
97	37	57	38	19	46	84	66
103	76	53	42	47	49	56	68
133	17	21	34	30	31	79	73
146	55	62	55	39	60	23	86
91	92	84	12	68	44	28	20
54	55	61	42	79	46	34	38
67	75	40	89	67	64	30	52
58	57	116	106	64	44	54	28
60	48	102	105	118	52	30	36
51	53	83	91	136	17	21	33
46	35	41	25	101	132	43	32
85	44	73	53	50	21	33	59
59	70	47	55	16	97	29	36
90	39	60	38	34	66	57	79
105	37	60	76	74	27	35	19
78	69	65	57	33	19	43	37
119	40	34	71	12	48	31	33
44	48	85	90	99	44	100	38
90	47	92	33	40	69	105	88
145	73	57	64	58	43	76	85
89	117	79	42	71	23	87	77
134	113	51	74	62	64	75	51
89	87	83	17	100	57	54	65
7	46	109	110	78	36	54	46
20	73	94	121	87	14	56	58
101	52	60	53	67	51	65	74
44	38	45	63	70	49	60	50
36	23					79	53
						82	56
						35	41

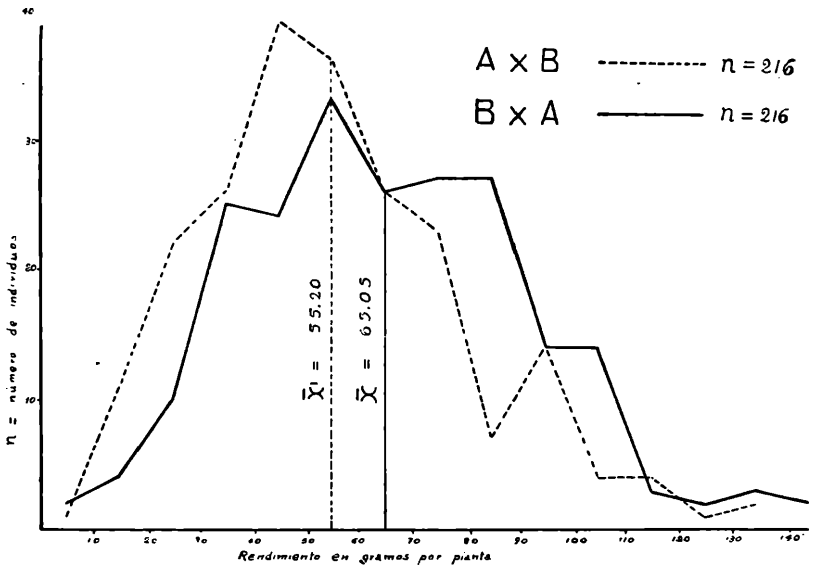

Gráfico 1. — Influencia núcleo-citoplasmática en la herencia de un carácter cuantitativo. Rendimiento

CUADRO 2

Pruebas de significación sobre los rendimientos de A × B versus B × A considerando la ubicación de las plantas

$$n = 216$$
$$S(d) = 2122$$
$$\bar{d} = 9.32$$
$$S(d^2) = 246931$$
$$1\ n\ S^2(d) = \underline{20846}$$
$$S(d - \bar{d})^2 = 226105$$
$$Vd = 1.051$$
$$V\bar{d} = 4,86$$
$$Sd = 2.20$$
$$t = 4.46 \qquad N = 215 \qquad P < 0.01$$

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 × B versus B × A sin considerar la ubicación de las plantas

(« B » × « A »)	(« B » × « A »)
$\bar{x} = 65.05$	$\bar{x'} = 55.22$
$S(x) = 14052$	$S(x') = 11.929$
$S(x)^2 = 1.077.302$	$S(x)^2 = 792.405$
$1/n\ S^2(x) = 914.160$	$1/n\ S^2(x') = 658.801$
$S(x - \bar{x})^2 = 163.142$	$S(x' - \bar{x'})^2 = 133.602$
$Vx = 758$	$Vx' = 621$

$$V\,x + x' = 1.379$$
$$V\,x \div x' = 6.38$$
$$S\,\overline{x + x'} = 2.52$$

$t = 3.88$ $\quad N = 430$ $\quad P < 0.01$

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 [1]. 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

[1] 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 sinteticen clorofila jueguen un papel semejante al atribuído 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 produjese 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 repecto 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.