



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES

IZTACALA

ESTUDIO SOBRE AUTOINCOMPATIBILIDAD GENICA
EN GENERACIONES S_3 Y S_4 DE GIRASOL
(*Helianthus annuus* L.) VAR. KRASNODARETS.

TESIS PRESENTADA POR
P. DE B. IRMA ELENA DUEÑAS GARCIA
PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O

IZTACALA, MEXICO

1985



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A la memoria de mi Padre,

A mi Madre

A mis hermanos, cuñados y sobrinos

A todos mis amigos

I N D I C E

RESUMEN	i
PRESENTACION	ii
INTRODUCCION Y REVISION BIBLIOGRAFICA	1
IMPORTANCIA ECONOMICA DEL GIRASOL	1
EL GIRASOL EN MEXICO	2
ASPECTOS BOTANICOS	4
EL CULTIVO DEL GIRASOL	6
ASPECTOS GENETICOS	7
Estructura genética de la autoincompatibilidad	8
FITOMEJORAMIENTO	14
Depresión biológica o endogámica.....	17
Heterosis	19
MATERIALES Y METODOS	23
Características del terreno de cultivo	23
Material vegetativo	23
Trabajo de campo	24
Estadística	26
RESULTADOS Y DISCUSION	28
CONCLUSION	33
BIBLIOGRAFIA	36
APENDICE A	42
APENDICE B	44
APENDICE C	48

RESUMEN.

La presente investigación tuvo por objeto el análisis del comportamiento de dos generaciones de autofecundación S_3 y S_4 en girasol (*Helianthus annuus* L) Var. Krasnodarets, para la comprensión del fenómeno de autoincompatibilidad génica en esta especie. Se analizaron también las generaciones S_1 y S_2 en conjunto con éstas, dándose conclusiones globales. Se observó una relación inversa entre el número de semillas viables y la generación de autofecundación. Se usaron dos técnicas de autofecundación y se compararon entre sí, encontrándose un incremento en el número de semillas viables con respecto a las vanas con la técnica "Con frotamiento" que con la de "Sin frotamiento".

Se concluyó que aunque la técnica de autofecundación es buena, no es práctica, al menos para este cultivo. Pero si se llegará a utilizar se sugiere la generación S_3 , la cual resultó ser casi tan productiva como la parental.

P R E S E N T A C I O N .

Por la importancia del girasol en aspectos alimenticios e industriales, instituciones educativas y de investigación como lo son la UACH y el ITESM están siguiendo programas de mejoramiento genético. Una de las técnicas que están usando es la consanguinización (formación de líneas puras) seguida de la heterosis.

La autoincompatibilidad genética en girasol dificulta la formación de líneas puras, por lo que en este trabajo se pretende aportar una pequeña contribución al estudio de este fenómeno, además de continuar el trabajo iniciado en Chapingo por Juvencio González en 1979, quien para obtener su licenciatura de Ingeniero Agrónomo, analizó el efecto de autoincompatibilidad en las generaciones S_1 y S_2 .

Deseo expresar mi gratitud a los trabajadores del Campo Agrícola Experimental Chapingo por que sin su ayuda el trabajo de campo habría resultado más difícil; al Biólogo Agustín Vargas Vera, por su asesoría estadística; al Biólogo Ramón V. Moreno Torres, por la revisión del manuscrito y las sugerencias aportadas; al Ingeniero Agrónomo Alejandro Angeles Espino, por su asesoría y dirección y a todas las personas que directa e indirectamente me ayudaron en la realización de este trabajo de tesis.

IMPORTANCIA ECONOMICA DEL GIRASOL.

El girasol representa un papel importante en la alimentación. -- Con él se produce un excelente aceite comestible debido a su alto contenido en ácidos grasos no saturados (89-91%), y a su valor calórico y nutritivo. Entre los componentes más importantes del aceite se encuentran el ácido linoleico, el ac. oleico, el ac. palmítico y el ac. esteárico; el índice de yodo es de más o menos 130, lo que sitúa al aceite de girasol entre los aceites semisecantes con magníficas características para la alimentación humana.

Las categorías inferiores de aceites de girasol se utilizan en la fabricación de jabones, herbicidas y tintas (Vrânceanu, 1977). - La torta que queda después de la extracción del aceite contiene entre el 40-50% de proteína por lo que puede ser un buen alimento para ganado, inclusive la torta es rica en caroteno, niacina y tiamina aunque baja en lisina (Robles, 1980).

Directamente la semilla se usa en el consumo familiar en forma de pepitas; pepitorias; para aumentar el valor nutritivo de panes, tostadas, atoles y salsas (PRONASE 1972) y como alimento para aves. Las cabezuelas contienen importantes cantidades de pectina de buena calidad utilizada en la preparación de gelatinas y los tallos que quedan después de la cosecha pueden ser usados como leña. Además, el girasol es una notable planta mielífera, durante la floración se obtienen de 20-30 Kg/ha de miel de abeja de magnífica calidad (Vrânceanu *op. cit.*) y puede ser usada como abono verde por su alta producción de materia orgánica, para incorporarse en los suelos (Robles, 1980).

Esta planta está considerada como la segunda oleaginosa en el mundo, debido, tanto a su alto contenido de aceite (32-52%), como a la calidad de éste; a la capacidad de conseguir cantidades grandes de aceite por unidad de superficie y tiempo y a la facilidad de extraer el aceite por equipos sencillos y baratos (Vrănceanu *op. cit.*). Su producción mundial en 1979-80 fue de 15.5 millones de toneladas, siendo la URSS con 5.4 millones el primer productor, seguido por E.U. con 3.6 millones y Argentina con 1.6 millones de toneladas (Van Waalwijk, 1980).

EL GIRASOL EN MEXICO.

El girasol es una planta que en estado silvestre se conoce desde hace varios cientos de años en México. Existen evidencias de que los antiguos mexicanos ya usaban la semilla para tostarla y comer sus almendras o pepitas o para elaborar atole de girasol. Esta planta en su estado silvestre se encuentra ampliamente distribuida en toda la parte norte y centro de nuestro país, incluso en algunas regiones se le considera maleza, dándole el nombre de polocote (Gadea, 1969).

Entre las características del girasol cultivado está la resistencia a las sequías y a las bajas temperaturas. En regiones con precipitación pluvial de más o menos 300 mm distribuidos en su ciclo vegetativo, es factible obtener buenos resultados en la consecución de granos o de forraje verde. Por estas razones el girasol tiene buen provenir en las regiones consideradas como áridas y semiáridas de nuestro territorio, como son los estados de: Zacatecas, Nuevo León, Coahuila, Durango y San Luis Potosí. Incluso en el sur de Nuevo León, colindando con San Luis Potosí, los agricultores siembran girasol asociado al maíz con la idea

de que si el temporal es bueno se cosechará maiz y girasol y si el temporal es malo se cosechará girasol.

En el noreste de la República se carece de forraje, sobre todo - por la escasez de agua, por lo que es posible adoptar al girasol como planta forrajera ya que requiere de menos agua que otros - cultivos como son el maiz, sorgo, y en general la mayoría de las especies cultivadas. Robles y colaboradores en 1980, compraron - en varios ciclos agrícolas el rendimiento del maiz y girasol ---- como forraje en igualdad de condiciones edáficas de año, ciclo - agrícola y manejo; obteniéndose siempre rendimientos más altos en el girasol. (Los autores no mencionan cuanto mejora el rendimiento en porcentaje). En México tradicionalmente no se ha sembrado - girasol en grandes superficies, a pesar de que las 3/4 partes de nuestro territorio presentan las características necesarias para este cultivo. En 1971 se realizó la mayor siembra, con alrededor de 60 mil hectareas repartidas entre Durango, Zacatecas y Guana--juato y en menor cantidad en Querétaro, Tlaxcala, Oaxaca, Chiapas y Chihuahua. Desafortunadamente se obtuvo un rendimiento prome--dio bajo (600 Kg/Ha) a nivel nacional ésto ocasionó que gran cantidad de agricultores y ejidatarios tuvieran rendimientos mínimos y ya no sembraran girasol en los años siguientes. (Castaños, 1981). Ver tablas 1 y 2.

La producción de aceite de girasol no es suficiente para cubrir - la demanda nacional, debido al incremento poblacional y al aumen--to de consumo *per capita* de aceites y grasas comestibles. Por - lo que se han tenido que comprar grandes cantidades de semillas - oleosas. En 1981 se importaron 1.5 millones de toneladas de - semillas, de las cuales el 40% fueron de girasol (Econotécnia Agr. SARH, 1980 y Palafox, 1981).

Año	Superficie cosechada (ha)	Rendimiento medio por ha. (kg)	Producción rural (ton)	Precio medio (\$/ton)	Valor de la producción (\$)	Comercio exterior (ton)		Consumos	
						Importaciones	Exportaciones	Nacional (ton)	Per capita Kg.
1971	50,776	528	26,833	1,782	47,820,734	0	-	26,833	0.512
1972	16,300	923	15,049	1,791	26,945,720	41	-	15,090	0.278
1973	6,231	655	4,083	2,292	9,358,271	57	-	4,140	0.074
1974	2,870	1,302	3,737	3,813	14,249,600	91	-	3,828	0.066
X70/74	19,044	652	12,426	1,979	24,593,581	47	-	12,473	0.226
1975	1,745	1,316	2,296	3,967	9,108,000	-	56	2,240	0.037
1976	2,533	749	1,897	4,329	8,211,970	-	310	1,587	0.025
1977	3,389	660	2,240	4,988	11,172,000	18	41	2,217	0.034
1978	10,996	595	6,547	6,512	42,636,000	44,110	9	50,648	0.757
1979	6,039	1,029	6,214	5,899	36,654,000	-	-	-	-

(Econotecnia Agrícola SARH)

1980.

Tabla # 1

1979

CULTIVO	Sup. cosechada (Ha)	CULTIVOS ANUALES RENDIMIENTO MEDIO			
		Ton/ha	Producción (Ton)	Precio medio rural (ton)	Valor en miles de pesos
Ajonjolí	321,893	0.541	173,893	11,000	1,912,823
S.de algodón	376,835	1,533	577,857	4,000	2,314,428
Cacahuate	76,144	1,084	82,557	6,477	634,734
Cartamo	494,200	1,253	619,387	6,500	4,026,016
Girasol	6,039	1,029	6,214	5,899	36,645
Soya	427,657	1,682	719,350	6,500	4,675,775

Tabla # 2

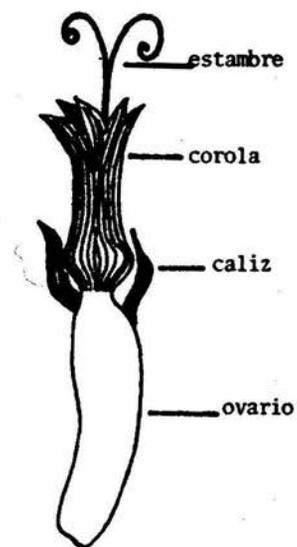
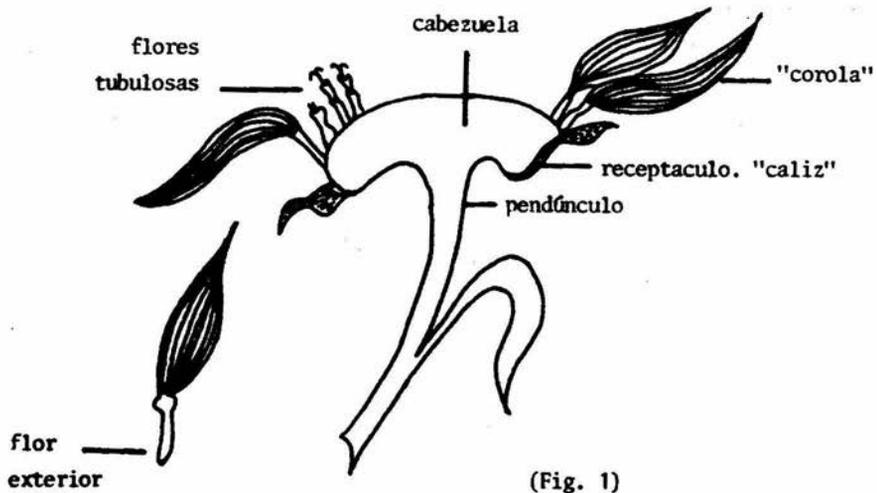
(Econotecnia Agrícola Vol.4(8):11-22 1980)

Para la propagación del girasol se ha recurrido a la importación de híbridos y/o variedades, las cuales no se han adaptado del todo a las condiciones ecológicas de México. Por esta razón se han iniciado programas de adaptación, fitomejoramiento y búsqueda de germoplasma, a fin de obtener híbridos nacionales y, así, incrementar la producción de esta oleaginosa en nuestro país.

ASPECTOS BOTANICOS.

El girasol (*Helianthus annuus* L.) es una planta diploide con número cromosómico $n = 17$. Pertenece a la familia de las compuestas, es anual y tiene un ciclo de vida de 100 a 153 días según la variedad. Su raíz es pivotante y de acuerdo con la textura del suelo puede penetrar a mayor o menor profundidad e incluso puede llegar a los niveles fríasicos, por esta razón el girasol posee gran resistencia a la sequía. El tallo presenta una altura variable, desde plantas tipo enano con alrededor de 1 m hasta plantas de más o menos 3 m de alto. Ambos extremos son desfavorables. Las variedades mejor adaptadas son las que tienen alrededor de 1.5 m.

Presenta una inflorescencia compacta (cabezuela o capítulo), solitaria y giratoria; está sostenida por un verticelo o grupo de brácteas en la cúspide del pedúnculo; tal grupo de brácteas se llama involucre, el cual parece un cáliz y las flores exteriores de la cabezuela, que a menudo tienen corolas irregulares semejan pétalos. (Fig. 1). El capítulo presenta de 500 a 1000 florecillas de dos tipos: linguladas y tubulosas (Fig. 2). Las primeras están dispuestas radialmente, son de 30 a 70, asexuadas, y raras veces unisexuadas femeninas. Las tubulosas son hermafroditas y están dispuestas en arcos espirales que van del centro del disco a la periferia.



Flor tubulosa

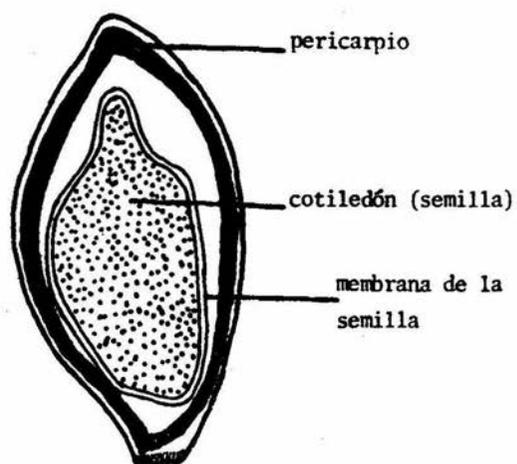
(Fig. 2)

La floración lleva de seis a once días y va del centro a la periferia de la cabezuela. En las flores tubulosas tienen un ciclo de vida de 26 a 36 horas. El fruto corresponde a lo que en Botánica le llaman aquenio* (Fig. 3) y que la mayoría de la gente conoce por "Semilla del girasol". De hecho, en este trabajo las veces que se hace mención a la semilla se refiere al fruto, a menos que se aclare otra cosa. La polinización es principalmente entomófila (abejas, abejorros y otros) y en menor grado anemófila. Cuando se permite la circulación del arie, pero no de los insectos, se obtiene sólo del 11 al 20% de semillas, en cambio, con polinización libre se obtiene del 66 al 79% (Vrânceanu, 1977).

El girasol cultivado (*H. annuus*) probablemente tenga su origen en la parte norte de México y la parte del occidente, o en la zona árida del medio oeste de Estados Unidos hasta Canadá. La teoría más convincente es que su origen es en el norte de América. Particularmente en México se encuentra esta especie en los estados de Zacatecas, Durango, Coahuila, Chihuahua, Jalisco, Nuevo León, Tamaulipas, Sn. Luis Potosí y otros donde abunda como maleza. Se cree que *H. annuus* procede de la cruce del *H. debilis* X *H. lenticularis*, de donde surgió la variedad botánica *macrocarpus*, de la cual se han formado las variedades e híbridos que actualmente se siembran comercialmente.

El girasol fue llevado a Europa por los españoles e ingleses, donde fue usado como ornamental, hasta que empezó a ser cultivado como oleaginosa en Rusia, que se convirtió en su centro de distribución. Regresó a América alrededor de 1875 con los inmigrantes Menonitas, los que introdujeron la variedad Mammoth Rusa.

* Fruto pequeño, el pericarpio no es ni grueso, ni duro. Presenta una semilla solitaria y pegada al pericarpio..



Sección longitudinal del
aquenio de girasol.

(Fig. 3)

EL CULTIVO DEL GIRASOL,

Planta adicta al calor para su germinación, ya después puede soportar el frío, se desarrolla normalmente a temperaturas de 25 a 30°C aunque puede crecer de los 13 a los 17°C. En cuanto a su fotoperíodo, los datos bibliográficos son contradictorios (Gadea, 1969; Baradi, 1973; Vranceanu, 1977; Carter, 1978; Cobia, 1978; Robles, 1980; Beard, 1981). Algunos autores dicen que son plantas de día corto, otros que de día largo y otros más que es neutro. En la práctica se ha visto que se puede sembrar tanto en ciclos tempranos como en ciclos tardíos, obteniéndose buenos resultados en ambos casos. En México se siembran desde los primeros días de Junio a finales de Octubre, también se pueden sembrar en ciclo tardío (Noviembre-Diciembre) e incluso se puede sembrar en Enero en regiones donde la temperatura no sea menor a 4°C (Gadea, 1969; PRONASE, 1971). Sin embargo se ha demostrado que las mejores condiciones son días de 12 a 14 horas de luz. (Robles, 1980).

El girasol puede sembrarse desde el nivel del mar hasta los 1000 msnm, aunque existen regiones en donde se pueden sembrar aún a 2500 msnm. La humedad relativa debe ser baja, ya que de lo contrario sería un medio favorable para la proliferación de enfermedades. Según diversas investigaciones el girasol es una de las plantas que tienen mayor tolerancia a la salinidad, lo que no quiere decir que sea lo mejor para ella. El suelo puede ser migajón arenoso o migajón arcilloso. El pH óptimo está entre 6 y 7 aunque soporta pH de 8.

ASPECTOS GENETICOS.

Al ser el girasol una planta monoica y hermafrodita podría comportarse como una planta autógena; sin embargo es alógama, debido al sistema genético de autoincompatibilidad y la protandria (Los estambres de la flor maduran antes de que el estigma se haga receptivo al polen). De vires y Fruwirth, citados por Vrâceanu (1977), notaron que por autopolinización el rendimiento era muy bajo, -- aproximadamente 0.8% de semillas viables considerándola una planta típicamente autoestéril.

La fertilidad de las plantas consanguinizadas varía en límites muy grandes, desde el 2% hasta el 85%. Esto puede deberse al hecho de que la fecundidad media en distintos años está influenciada por -- las condiciones meteorológicas durante el período de floración. Si éste está controlado, el fenómeno puede atribuirse a las siguientes causas: Al tipo y técnica de la autofecundación y a la estructura genética de la autoincompatibilidad.

Existen tres tipos de autofecundación: Autogamia absoluta.- Cuando la fecundación se hace en una sola flor; Geitenogamia.- La autofecundación se realiza en los límites de las flores de un capítulo, -- este tipo de autofecundación es el que en la práctica presenta -- mayor importancia, de hecho, la mayoría de los datos de la bibliografía se refieren a este tipo. Adelfogamia cuando se lleva a cabo en los límites de los capítulos gemelos.

La técnica de la autofecundación tiene dos variantes: Cuando la -- dispersión del polen en el capítulo aislado se hace sin actuar de un modo mecánico sobre los estigmas, el porcentaje de semillas -- fértiles obtenidas es mucho menor que cuando se le frota. La --

excitación mecánica de los estigmas tiene efectos fisiológicos, ya que la planta está adaptada a la polinización efectuada por abejas. Cuando falta la excitación mecánica, aún tratándose de polen de otra planta, la fecundidad es muy baja.

ESTRUCTURA GENETICA DE LA AUTOINCOMPATIBILIDAD.

El término incompatibilidad es usado para describir un proceso bioquímico bajo un control genético sencillo que puede operar en cualquier estado entre la polinización y la fecundación y se produce entre los factores genéticos del polen y los de los tejidos somáticos del estilo, por donde debe pasar el tubo polínico. La germinación del polen está inhibida por el estilo que contiene los mismos elementos (alelos) que éste. En algunas especies el polen generalmente no llega a germinar, y si lo hace, el tubo polínico no puede penetrar a través del estigma. En algunas plantas se puede perder la inhibición si se quita la superficie estigmática, donde se demuestra que la reacción de incompatibilidad está localizada en el estigma (Allard, 1976). En otras especies el polen incompatible germina y el tubo polínico crece a lo largo del estilo, pero lo hace tan lentamente que raras veces alcanza el ovario a tiempo para efectuar la fecundación.

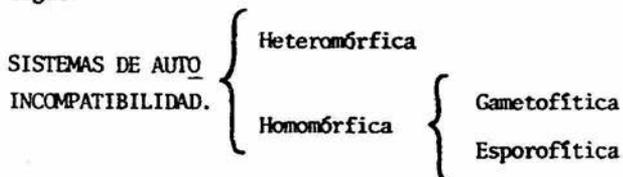
Los sistemas de incompatibilidad no deben de ser confundidos con las formas de esterilidad; la primera se debe a algún impedimento fisiológico que interfiere con la fecundación, tanto el polen como los óvulos, o por lo menos gran proporción de ellos, son funcionales; pero no se forma semilla por el lento desarrollo del tubo polínico (Kendall, 1943). La esterilidad se debe a la falla de alguno de los procesos relativos a la alternancia normal de las generaciones, o a la supresión o aborto de alguno de los órganos -

sexuales, causado ya sea por alguna anomalía cromosómica, o por alguna fuerte afección fisiológica que afecta la formación de gametos o el desarrollo del embrión, por lo que autoincompatibilidad en un término más apropiado que autoesterilidad para aquellos casos en que la autofecundación no es posible aunque el polen y los óvulos sean funcionales.

En 1940 se estimaron 3,000 especies de flores que presentaban este mecanismo, lo que significa que juega un importante papel en la evolución, la razón de la existencia de la autoincompatibilidad es evitar la consanguinidad o lo que es lo mismo, el asegurar la alogamia. Es un sistema tan eficiente como la dioicia perfecta y más eficaz que la dioicia imperfecta característica de las especies cultivadas nominalmente dioicas (Allard, 1976). Los diferentes sistemas de incompatibilidad consiguen esta meta con sucesos de varios grados. Breggs y Knowles en 1977, de acuerdo a estudios citológicos, dan tres niveles de expresión para este fenómeno: a) Baja germinación del grano de polen; b) Germinación del polen normal, pero hay inhibición del tubo polínico en el estilo; c) Germinación del polen normal, sin inhibición del tubo polínico, pero no se desarrolla la semilla.

La distribución de la autoincompatibilidad dentro de un género es variable; diferentes especies dentro del mismo género pueden ser autoincompatibles o no, pero el tipo de incompatibilidad es constante dentro de una familia dada. Los genes que la condicionan pertenecen a una serie de alelos múltiples denominados S. En 1929 East y Yarnell encuentran un alelo S_f que da fertilidad para fecundación (auto). En 1931 Anderson y Winton encuentran el gene S_f que inhibe el crecimiento de los tubos polínicos que llevan S_f . Por último se han encontrado sistemas de incompatibilidad con dos loci.

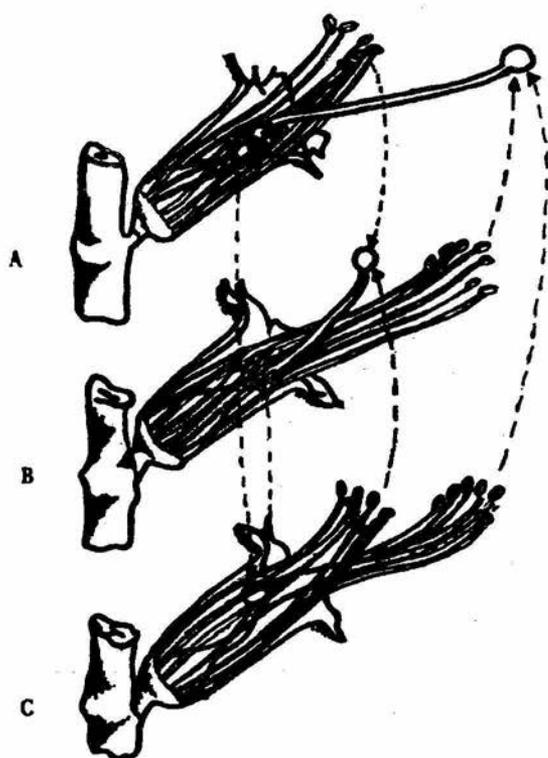
Lewis en 1954, clasificó los sistemas de incompatibilidad como sigue:



Sistema heteromórfico.- Existen diferencias morfológicas de las flores de la misma planta que refuerzan la reacción de incompatibilidad. Un ejemplo es en *Lythrum salicaria* donde hay tres posiciones diferentes del estilo correspondientes a "larga", "media" y "corta" (Fig. 4). En este caso la autoincompatibilidad está determinada por el fenotipo de la planta; la fecundación es específica según el tipo de planta y nunca puede ocurrir la autofecundación. En otros casos puede diferir el tamaño del polen o de las células estigmáticas, existiendo un solo gene S que controla estos caracteres. Este sistema no tiene importancia en plantas cultivadas --- (Watkin, 1964).

Sistema homomórfico.- En este sistema la morfología floral no importa. Puede estar determinada por el genotipo de la planta y ser esporofítica, o puede depender de la constitución genética del mismo polen y ser gametofítica.

Sistema homomórfico gametofítico.- En esencia este sistema está caracterizado por la acción independiente de los dos alelos del locus de incompatibilidad (S) del polen y del estilo. El polen de una planta S_1S_2 se puede comportar ya sea como S_1 o S_2 , de acuerdo con cual de los alelos vaya en el polen. Ningún alelo exhibe dominancia o cualquier otra forma de interacción alélica, así mismo, existe una completa independencia de acción en el esti-



- A) Tipo "Estilo largo"
- B) "Estilo medio"
- C) "Estilo corto"

(*Lythrum salicaria*)

Autoincompatibilidad heteromórfica. (Fig. 4)

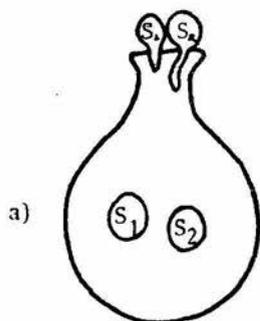
lo diploide y la acción estrictamente autónoma de cada alelo en el gametofito. Por esta razón se llegó a usar el término gametofítico para describir el sistema.

Este tipo de incompatibilidad fue caracterizado por una larga serie de alelos múltiples para el locus S. En *Trifolium hybridum* y *T. pratense*, el número de serie se ha estimado a 22 y 212 respectivamente. La extensa gama de variación alélica desarrollada es probablemente única en el campo de la genética (Watkin, 1964). Allard en 1967 explica esto al asumir que con un control trialélico sólo es compatible la mitad de los apareamientos, mientras que con un control multialélico la compatibilidad de los cruzamientos aumenta rápidamente a medida que existe mayor número de alelos, siendo mayor del 90% con cinco o más alelos.

La reacción de incompatibilidad en las especies gametofíticas invariablemente tienen lugar en el estilo; el crecimiento del tubo polínico es detenido en el estilo cuando éste acarrea un alelo idéntico a cualquiera de los que contiene el estilo; como consecuencia las plantas son siempre heterocigóticas para este locus.

En el sistema se puede dar: a) Incompatibilidad completa; cuando ambos alelos son idénticos ($\text{♀ } S_1S_2 \times \text{♂ } S_1S_2$); b) La mitad del polen es compatible ($\text{♀ } S_1S_2 \times \text{♂ } S_1S_3$ o $\text{♀ } S_1S_3 \times \text{♂ } S_1S_2$); c) Todo el polen es compatible ($\text{♀ } S_1S_2 \times \text{♂ } S_3S_4$) (Fig.5).

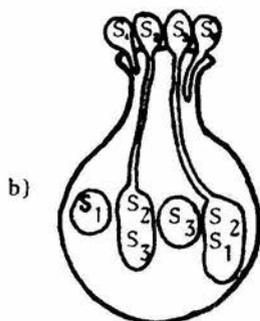
En la mayoría de las especies estudiadas la incompatibilidad gametofítica está gobernada por un locus, pero se han reportado excepciones, algunas especies tienen dos loci de incompatibilidad, en este caso la autoincompatibilidad completa, sólo ocurre cuando los alelos de ambos loci están duplicados en el polen y en el estilo.



Crecimiento del tubo polínico
en cruces:

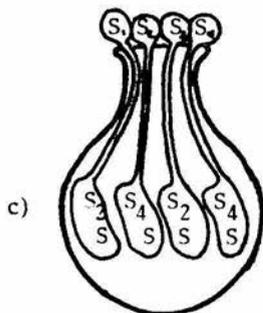
Incompatibles

♀ $S_1 S_2$ X ♂ $S_1 S_2$



Secicompatible (sólo funciona
el polen S_2)

♀ $S_1 S_3$ X ♂ $S_1 S_2$



Completamente compatible

♀ $S_1 S_3$ X ♂ $S_2 S_4$

Autoincompatibilidad homomórfica gametofítica (Fig. 5)

Sistema Homomórfico Esporofítico.- Esta gobernada por un sólo locus con alelos múltiples, aunque no se ha determinado si la variación alelomórfica es tan extensa como en el gametofítico. Como su nombre lo dice, la incompatibilidad esporofítica está determinada por el núcleo diploide del esporofito; en otras palabras, el comportamiento de cada grano o tubo de polen está determinado por el genotipo diploide de la planta a la que éste pertenece. El patrón de interacción interalélica varía desde independencia completa, completa dominancia hasta competencia entre el polen y el estilo.

Cuando la dominancia es completa las reacciones del polen y del estilo son de un solo tipo. Por ejemplo: Si S_1 es dominante a S_2 en el polen, todos los granos de polen de una planta S_1S_2 serán S_1 en su reacción y podrán penetrar en un estilo S_2 , independientemente de si la constitución del tubo polínico es S_1 o S_2 . Además, dado que S_1 es también dominante a los otros alelos en el estilo, todos los granos de polen de una planta S_1S_2 serán incompatibles con un estilo S_1 .

El número de patrones de cruces de incompatibilidad que pueden aparecer en progenies como resultado de la incompatibilidad determinada esporofíticamente es extremadamente numeroso.

Lewis en 1954 mencionó los siguientes rasgos distintivos de la autoincompatibilidad esporofítica:

- 1.- Los homocigotos para el locus S son frecuentes debido a la ocurrencia de la dominancia, o sea, que este sistema no es tan eficaz para evitar la homocigosis como lo es el sistema gametofítico.

- 2.- Un grupo de incompatibilidad puede contener dos genotipos. Por ejemplo: S_1S_2 y S_1S_3 pueden estar en el mismo grupo, cuando S_1 es dominante a S_2 y S_3 .
- 3.- Puede haber frecuentemente diferencias recíprocas de dominancia en compatibilidad en cruces individuales. Por ejemplo: Dado que S_1 es dominante a S_2 en el estilo y recesivo a S_2 en el polen, entonces en el cruce $\text{♀ } S_1S_3 \times \text{♂ } S_1S_2$ puede ser compatible, mientras que el recíproco $\text{♀ } S_1S_2 \times \text{♂ } S_1S_3$ puede ser incompatible.
- 4.- Una familia puede contener hasta tres grupos de incompatibilidad. Bajo el control gametofítico el número de clases segregantes es ya sea de dos o cuatro.
- 5.- Puede darse incompatibilidad con el progenitor femenino.

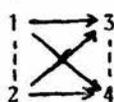
Las relaciones interalélicas precisas operantes en este sistema han sido estudiadas en varias especies presentando distinto patrón de dominancia, tanto para el estilo como para el polen. (Fig. 6) Las especies con este tipo de autoincompatibilidad -- generalmente poseen granos de polen trinucleados que inhibe la germinación de éste o el desarrollo del tubo polínico en el estigma (Lewis, 1954).

Lewis, 1954; Baradi, 1973; Ortegón, 1975 y Basavana 1979 determinaron que la autoincompatibilidad en girasol es del tipo esporofítico.

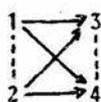
Habura en 1957 mencionó que en esta planta intervienen al menos dos pares de genes; uno de ellos con total dominancia y el otro con efecto intermedio. Vilhange (1977) aplicó polen compatible

(Fig. 6)

Diagramas relacionando dominancias en el sistema de autoincompatibilidad homomórfica esporofítica, donde: \longrightarrow dominancia completa, \dashrightarrow baja dominancia \dashleftarrow acción individual y \longleftrightarrow competencia.



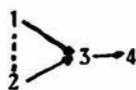
*Cardamine
pratensis*



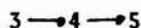
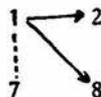
*Parthenium
argentatum*



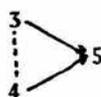
*Crepis
foetida*



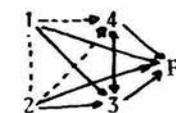
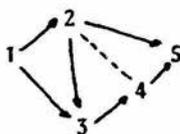
*Cosmos
bipinatus*



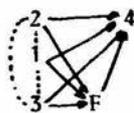
*Theobroma
cacao*



*Theobroma
cacao*



*Iberia
amara*



♀

♂

sobre estigmas de *H. annuus* autoincompatible y éste germinó; en el caso de polen autoincompatible, si bien hubo germinación, el tubo polínico no penetró al estigma, observándose callosidades.

FITOMEJORAMIENTO.

Ortegón, 1975 mencionó que como el girasol es una planta alógena es de esperarse que se puedan aplicar los métodos utilizados en el mejoramiento del maíz, sin embargo las plantas difieren en varios aspectos: El girasol tiene flores perfectas, fertilización entomófila y presenta autoincompatibilidad; por lo que no se puede utilizar el mismo sistema, ya que generalmente en el maíz se recurre a las autofecundaciones para fijar ciertos caracteres.

Robles, 1980 menciona los siguientes métodos de fitomejoramiento para el girasol:

- a) Selección masal estratificada por grupos o familias.
La selección masal consiste en realizar una selección por grupos con el análisis individual de las plantas. Cuando es por grupos o familias las semillas de las plantas elite se siembran individualmente por familias en el mismo campo general y dentro de las mismas se vuelven a escoger los mejores capítulos. El autor sugiere varios ciclos de selección masal y selecciones posteriores positivas y negativas en condiciones de polinización abierta.
- b) Selección individual. Según Vrânceanu, 1977 esta técnica es ventajosa sobre la selección masal ya que se fija más rápido los caracteres positivos. En este caso se verifica en descendencia las plantas elite de la población inicial.

- c) Radiaciones γ fuente Co^{60} para provocar mutaciones y formar distintos genotipos, con la subsecuente selección. Se usan diferentes dosis y técnicas y se obtienen mutantes -- con diversos caracteres, algunos buenos y la mayoría indeseables, como es de esperarse en este tipo de investigación.
- d) Formación de líneas puras aplicando el método del "medio capítulo", el cual consiste en cubrir con bolsas de papel o de manta la mitad de la inflorescencia, haciendo una -- incisión a lo largo del diámetro antes de que hagan dehiscencia las anteras. La otra mitad queda expuesta a la polinización libre. Con esta metodología en el mismo -- ciclo agrícola se autofecunda y se puede seleccionar por aptitud combinatoria general.
- e) Cruza intraespecífica de girasol cultivado X silvestre -- ambos *Helianthus annuus* y tres retrocruzas hacia girasol -- cultivado.
- f) Cruzas intervariedades
- g) Retrocruzas y selección
- h) Uso de la esterilidad citoplasmática masculina para la -- formación de líneas androestériles en la obtención de -- híbridos. Las líneas puras deben ser: Línea hembra estéril (S ms ms), línea isogénica macho mantenedora de la esterilidad (N ms ms) y línea macho restauradora de la fertilidad (N Ms Ms); para formar el híbrido comercial.
- i) Consanguinización y heterosis.

Consanguinización y heterosis.

La consanguinización es buena pues permite separar y fijar los genotipos. Posteriormente es posible unirlos mediante la -- hibridación obteniéndose una heterosis controlada y reproducible. Se puede hacer incluso, una consanguinización seguida de una hibridación para impedir la degeneración, seguida de una buena consanguinización.

Las semillas obtenidas por este método pueden ser mezcladas con otras semillas y sembrarse al azar, así se permite que los genotipos fijados se mezclen en toda la población mediante polinización libre, dando variabilidad y permitiendo que los genotipos selectos se distribuyan homogéneamente. Este sistema se reveló muy eficaz en cuando a la selección de líneas resistentes a enfermedades, especialmente en el caso de resistencia condicionada monogénicamente (por un solo gen dominante). (Vrânceanu, 1977).

Un objetivo central en la mejora del girasol por endogamia lo constituye la selección de líneas androestériles, en las cuales se puede efectuar la hibridación integral de las formas particulares, consiguiéndose híbridos con un máximo de eficiencia económica; otro es la selección de líneas puras para aptitud combinatoria elevada, porque la heterosis aparece como resultado -- de la combinación favorable de ciertos genotipos (Vrânceanu, 1977).

También la autoincompatibilidad se ha aprovechado en trabajos de fitomejoramiento genético para formar híbridos usando líneas -- autoincompatibles y líneas altamente productoras de polen. Sin embargo, como en toda alógama, la serie de autofertilizaciones -- nos produce el fenómeno conocido como depresión endogámica que -- afecta los principales caracteres de la planta, como son: pérdi

da de vigor, reducción de la fecundidad, mayor número de plantas defectuosas, debilitación general de material y otros signos -- evidentes de degeneración. (Vrănceanu, *op cit*).

DEPRESION BIOLOGICA O ENDOGAMICA.- Los primeros estudios que se hicieron al respecto fue en maíz, por lo que de ahí se generalizó en sus consecuencias. Los efectos más importantes de la consanguinización prolongada en maíz son: 1) En las primeras generaciones autofecundadas aparece un gran número de tipos letales y semi letales. 2) El material se separa rápidamente en líneas bien definidas que cada vez son más uniformes en cuanto a sus diferencias en los diversos caracteres morfológicos y funcionales, por ---- ejemplo: Altura, longitud de la mazorca y maduración. 3) El vigor y la fecundidad de muchas líneas disminuye hasta el punto de que éstas no pueden conservarse ni en condiciones óptimas de cultivo. 4) Las líneas que sobreviven muestran una disminución general de tamaño y vigor.

Después se vió que la depresión variaba según la planta, se observó por ejemplo que el maíz era más tolerante a la consanguinidad - que la alfalfa; y que la cebolla es una algama muy tolerante, ya que aparecen pocos genes recesivos con efectos perjudiciales y -- raras veces el vigor de las líneas declina. Se vió también que - el girasol es bastante tolerante y que se pueden encontrar, después de varias generaciones de autofecundación, líneas tan vigorosas o - casi tan vigorosas como las variedades de polinización abierta de - que proceden (Allard, 1967). Por último se vió que en general las cucurbitáceas parecen perder poco vigor por la consanguinidad.

Por lo general, cuanto más reducido es el número de genes que participan en la expresión de los caracteres, la depresión por consanguinización será menor y, por consiguiente tanto mayor será la eficacia de la selección dirigida de las líneas en vías de consanguinización en lo que se refiere a estos caracteres.

En las plantas autógamas, la mayoría de los genes están en homocigosis. Los mutantes recesivos al poco tiempo de su formación se hacen homocigotos y se eliminan con facilidad. Estas especies se adaptan a la homocigosis, desarrollando el equilibrio homocigótico, con esta organización genética la consanguinidad no conduce a pérdida de vigor. Al mismo tiempo, los híbridos F_1 entre distintas líneas tienen un vigor normal y hasta pueden presentar heterosis. Por lo tanto las especies autógamas tienen buen equilibrio homocigótico y buen equilibrio heterocigótico. Este tipo de estructura puede existir en algunas especies alógamas que tienen tamaños de población pequeños. Por ejemplo en plantas cultivadas que se requiere una población pequeña. En este caso, cabe esperar que la mayor parte del tiempo existan muchos genes en homocigosis y por lo tanto en estas poblaciones puede producirse el equilibrio homocigótico. Esto explica el que algunas especies como el girasol y la calabaza no muestran mucha depresión a causa de la consanguinidad. (Allard, 1967).

Vrânceanu, 1977 dice que en el girasol la depresión endogámica es muy fuerte en las primeras generaciones de consanguinización y disminuye en las generaciones siguientes, en las que se encuentra incluso un aumento en la autofertilidad. En cuanto a este último término no hay evidencia clara de la depresión biológica en las generaciones progresivas de autofecundación, porque los tipos autoestériles se autoeliminan, teniendo lugar una selección para autofertilidad elevada.

De las investigaciones realizadas se puede llegar a la conclusión de que en cuanto a la producción de semillas, la altura de las plantas, el diámetro de los capítulos y la masa de 1000 gramos, se llega a la homocigosis pronunciada de la generación de autofecundación S_6 a S_9 . El porcentaje de cáscaras y el contenido de aceite llegan a homocigosis desde la generación S_3 a S_4 , de tal manera que, según los investigadores, en el girasol se pueden utilizar las líneas S_4 a S_6 para obtener híbridos.

HETEROSIS.- Puede ser considerado el fenómeno inverso a la degradación que acompaña a la endogamia. Heterosis se refiere a la propiedad de los híbridos de la primera generación (F_1) de sobrepasar en ciertos caracteres al mejor de sus padres y tener su máxima expresión en dicha generación, además de no ser heredable.

Existen varias hipótesis para explicar este fenómeno que son: -

- A) Interacción de genes dominantes no alélicos.- Esta hipótesis fue propuesta por Keeble y Pellew en 1910. Suponiendo que cruzamos un homocigoto para el alelo A con un homocigoto para el alelo B (AA_{bb} X $aaBB$), en F_1 tendremos $AaBb$ que al estar juntos el alelo A y el B, producen superioridad al padre A y al padre B, sólo se presenta en F_1 pues en las siguientes generaciones se diluye.
- B) Interacción de los alelos del mismo locus (Superdominancia, Propuesta por Shull y East en 1908. Existe un estímulo fisiológico del desarrollo que aumenta con la diversidad de los gametos que se unen. O sea, loci en que el heterocigoto es superior a cualquiera de los homocigotos y que el vigor aumenta en proporción a la cantidad de heterocigotos. En resumen: El cigoto Aa es superior tanto a AA como a aa , por que A y a desempeñan diferentes funciones y la suma de sus productos es superior

a la producida por los alelos A o por sí solos.

C) Jones en 1917 supone que el vigor de la F_1 depende de la interacción de factores de crecimiento favorable y dominantes, provenientes en ambas partes, que en suma es casi lo mismo que proponen Shull y East y Keeable y Pellew.

D) Hipótesis de la dominancia.- Devenporta, 1908, Bruce 1910, y Keeble y Pellew, 1910 suponen que como las especies algamas están compuestas por un gran número de individuos genéticamente distintos, muchos de los cuales llevan genes recesivos perjudiciales ocultos en los heterocigotos, cuando por segregación mendeliana en F_1 aparecen la mayoría de los genes dominantes benéficos, esta generación será superior a los progenitores. Por ejemplo: Si tenemos la siguiente parental con sus respectivos gametos posibles:

P ♀	AaBBCCdDeeff	X	♂	AabbccDDEeFf
Gametos	ABCDef			AbcDEF
	aBcdef			abcDef

En F_1 los siguientes genotipos:

AABbCcDDEeFf
 AABbCcDdEeFf
 AaBbCcDDEeFf y
 AaBbCcDdEeFf

Serán superiores a ambos progenitores.

En todas la hipótesis la disminución teórica de vigor es proporcional a la disminución de la heterosis, y la hibridación conducirá a un aumento en el vigor. La principal diferencia está en la imposibilidad de obtener homocigotos tan vigorosos como los heterocigotos, cuando la superdominancia de un solo gene es importante en la heterosis. Existe una objeción a la hipótesis de la dominancia que dice que si ésta fuera correcta sería posible obtener individuos homocigotos para todos los factores dominantes; dichas líneas tendrían el mismo vigor que la F_1 , pero no segregarían. Sin embargo no se han encontrado líneas homocigóticas de elevado rendimiento. Aunque de acuerdo con Allard (1967) cabe la posibilidad de que las hipótesis expuestas, al menos en su forma más sencilla, sea una burda simplificación de la situación real. Ya que a pesar de la experimentación extensiva durante más de 40 años, no se ha encontrado una demostración definitiva a favor de una de estas hipótesis.

Estas hipótesis no se excluyen mutuamente, pero tampoco pueden explicar juntas todas las posibilidades. Por lo que según Allard (*op. cit*) es razonable creer que las interacciones de los genes que producen los efectos heteróficicos pueden ser muy complejos.

Cuando los híbridos se generan a partir de líneas puras, se ha visto que el grado en que recuperan el vigor y la productividad es función del origen de las líneas, Shull (1909) observó que los cruces entre hermanos dentro de una línea procedente de autofecundación muestran poca mejora respecto a la autofecundación en la misma familia. Sin embargo, cuando líneas puras derivadas de diferentes plantas de polinización libre se cruzan al azar (incluida -

la autofecundación), la respuesta normal es una vuelta al vigor y productividad del material original antes de comenzar la consanguinidad. Se ha visto después, que los híbridos entre líneas puras de ascendencias distintas, producen generalmente mayor vigor híbrido que los híbridos de líneas puras derivadas de variedades de polinización abierta iguales o semejantes.

El efecto de la heterosis en el girasol no parece ser dependiente del nivel de la depresión biológica. (Vrănceanu, 1977).

Para la expansión del girasol en México se ha recurrido a la importancia de híbridos y/o variedades, las cuales no se han adaptado del todo a las condiciones ecológicas del país. Por esta razón se han iniciado programas de adaptación y fitomejoramiento, tratando de obtener híbridos nacionales. La investigación actual se ha inclinado a derivar líneas y plantas de girasol altamente compatibles, para la posterior formación de híbridos y/o variedades. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo es contribuir en una pequeña parte en dichos programas, al evaluar la autoincompatibilidad génica y comparar dos técnicas de autofecundación en las generaciones S_3 y S_4 de una variedad comercial de girasol. Se analizaron los resultados obtenidos en las generaciones S_3 y S_4 , así como los obtenidos por González (1980), para las generaciones S_1 y S_2 , completándose de esta manera un ciclo de cuatro años.

Con base en la bibliografía consultada se pretende que el fenómeno de autoincompatibilidad se atenué conforme se va aumentando el número de autofecundaciones y que como se mencionó anteriormente los tipos de autoestériles se autoeliminen, teniendo lugar una selección para autofertilidad elevada. Por el tipo de fertilización que presenta el girasol (entomófila) suponemos que al frotar el polen sobre los estigmas se favorezca la fecundación, por lo que

se espera que en el tratamiento con frotamiento haya más semillas viables que en el tratamiento sin frotamiento.

MATERIALES Y METODOS.

Características del terreno de cultivo.

El trabajo se realizó en el campo Agrícola Experimental de la Universidad Autónoma Chapingo, localizado a 19°29' latitud norte; 98°53' longitud oeste y una altura de 2250 msnm. Presenta un clima templado subhúmedo con una precipitación pluvial media anual de 644.8 mm y una temperatura media anual que oscila entre 12 a 18°C. Lo cual corresponde a c(WO) (W)b (i')g según García (1973), en su modificación a la clasificación climática de Koeppen (1948).

El suelo es profundo; con horizonte A; migajón limoso o franco, con B₂t arcilloso y estructura fuertemente desarrollada; color oscuro de ligeramente ácido a ligeramente alcalino; llanura de agricultura intensiva; terreno con pendiente de la 1 a 2% (Chacon, Nery y Cuanalo, 1976; Ortiz-Solorio y Cuanalo, 1977).

MATERIAL VEGETATIVO.

El trabajo constó de dos ciclos agrícolas, Primavera, Verano 1981 y Primavera-Verano 1982. Para el primer ciclo el material vegetativo empleado fue semilla de la variedad Krasnodarets generación S₂, obtenidas en la UACH por González en 1980. La planta es de origen ruso y presenta las siguientes características: De 1.40 a 1.70 m de altura; ciclo intermedio de 130 a 140 días de la

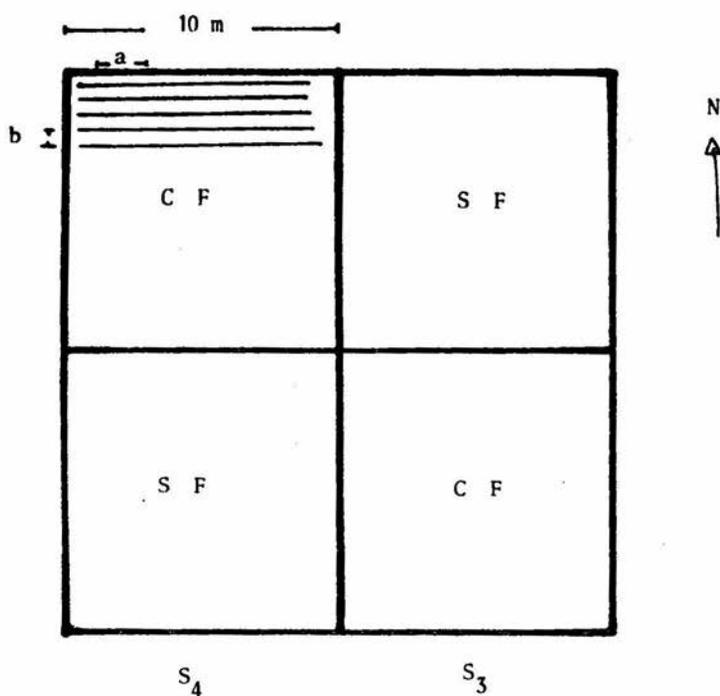
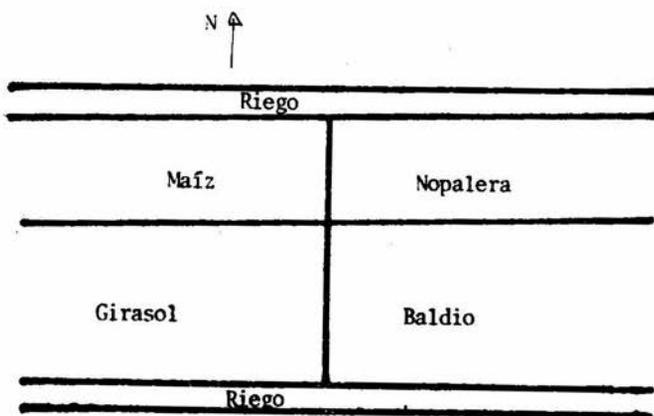
siembra a la cosecha; planta vigorosa; capítulo de 10 a 15 cm. de diámetro; semilla alargada y oscura de 1.0 a 1.5 cm. de longitud contenido de aceite del 32 al 38%; hojas angostas y un rendimiento temporal de 800-1000 kg/ha. Recomendado para siembras tardías,

TRABAJO DE CAMPO.

Para el trabajo de campo se trazaron surcos de 10 m de longitud con una separación de 92 cm entre sí y una distancia entre las plantas de 30 cm, quedando entonces aproximadamente 33 plantas por surco. La parcela se dividió en dos partes, los primeros 22 surcos fueron destinados al tratamiento sin frotamiento y del surco 23 al 43 al tratamiento con frotamiento. Además el lote constó de seis surcos más a cada lado con el fin de evitar el efecto de orilla y de servir de protección. (Fig.7)

El terreno se preparó con un barbecho (1) profundo, rastra (2) y nivelación (3); el trazo de los surcos se hizo en dirección este-oeste para facilitar el riego por gravedad, aprovechando el canal de riego que pasa por ahí. (Fig. 7). La primera siembra se llevó a cabo en Abril de 1981. Se fertilizó con la fórmula 80-40-00 de N-P-K respectivamente por hectárea. Se hicieron dos

- (1) Tierra labrantía que no se siembra durante años. En este caso se refiere a preparar la tierra, arar la tierra para que se meteorise y descansen y sembrar después.
- (2) Acción de limpiar el terreno con un instrumento llamado rastro, el cual consiste en un mango largo cruzado en el extremo por un travesaño armado de puas.
- (3) Emparejar el terreno.



a - 30 cm.

b - 92 cm

Figura 7

riegos, el primero de germinación y el segundo para eliminar la costra que se formó en el suelo y que podía limitar la emergencia de las plántulas. Se realizaron dos labores para eliminar malezas y dos de aporque, ya que este favorece el desarrollo del sistema radicular de la planta, lo cual contribuye a su fijación en el suelo y por lo tanto a disminuir la posibilidad de vuelcos, además de ayudar a destruir las malas hierbas. Se pusieron cebos envenenados que consistían en: semilla de sorgo hervida y polvo del raticida Nuritán, a razón de 3.5 g por Kg de semilla húmeda para reducir el ataque de roedores y aves, especialmente la pájara vieja. Se hicieron dos escardas (4) mecánicamente. Se sembraron de tres a cuatro semillas por mata, con el fin de asegurar la germinación; finalmente se hicieron dos aclareos para dejar una sola planta por mata. En el segundo ciclo se sembraron semillas S_3 , obtenidas en el ciclo anterior. En el trabajo de campo se procedió de la misma manera, pero la siembra se llevó a cabo hasta junio.

Para provocar la autofecundación se cubrieron los capítulos con bolsas de manta de tejido ralo, blancas de 25 x 35 cm antes de iniciada la floración, así se evitaba la polinización cruzada. Se llevaron a cabo dos tratamientos: "Con frotamiento" y "Sin frotamiento". En el primero sólo se cubrían las cabezuelas hasta la madurez fisiológica; en el segundo tratamiento se distribuyó el polen manualmente en toda la bolsa, haciendo frotación o movimientos laterales, en las mañanas y tardes por siete días, que es el lapso de tiempo de la dehiscencia de las anteras y de la receptividad del estigma en la inflorescencia. En el ciclo Primavera - Verano 1982 se volvieron a sembrar semillas S_2 para evitar erro-

- (4) Entresacar y acarrear, destruir las malas hierbas que nacen entre las plantas cultivadas.

res de muestreo y así comparar las dos generaciones y los dos --
tratamientos con las mismas condiciones climáticas, pero debido -
al ataque de roedores bajo mucho la cantidad de flores de esta -
generación, por lo que se usaron los datos del ciclo Primavera -
Verano 1981.

Las plantas se cosecharon manualmente al madurar, posteriormente-
los capítulos se pusieron al sol hasta obtener un porcentaje de -
humedad bajo y así facilitar el desgrane que se realizó frotando
con las yemas de los dedos la parte superior de la cabezuela.

Los datos considerados fueron número de semillas viables y no -
viables por tratamiento y por generación. Para afirmar que una -
semilla era viable o no, se tomó el siguiente criterio: Cuando -
el aquenio venía vacío, sin semilla, se tomó como no viable y -
cuando el fruto traía semilla se le consideró viable. Esta prue-
ba se hizo al tacto, esto es, se oprimió con los dedos fruto por
fruto.

ESTADISTICA.

Según la hipótesis de trabajo se esperaba que al aumentar el núme-
ro de autofecundaciones aumentará el número de semillas viables en
relación con las no viables y que el tratamiento con frotamiento -
favoreciera la fecundación y por consiguiente el número de semillas
viables. Para probar ésto se contabilizó el número de semillas --
viables y no viables de cada tratamiento y de cada generación, se -
graficaron porcentajes de semillas viables por generación y se li--
nearizó la curva resultante con un ajuste por mínimos cuadrados a -
una relación exponencial.

Para ver si existía alguna relación entre la viabilidad, la generación y el tratamiento, es decir, se pretendía averiguar si el tratamiento era el que afectaba al número de semillas viables, o la generación, o ambas o ninguna. Para ésto se necesitaba una prueba estadística de independencia. Por las condiciones del experimento se utilizó la prueba de χ^2 (ji cuadrada) (Reyes C., 1980), para probar si dichos atributos son independientes entre sí, o si alguno de ellos tiene influencia sobre el otro o los otros.

Las pruebas se hicieron como sigue: Primero se relacionaron los tres factores al mismo tiempo en las generaciones S_3 y S_4 , para lo cual fue necesario hacer una tabla de contingencia de triple entrada* (Daniels, 1977 y Reyes C. 1980). Dados los resultados se hicieron tablas de contingencia de doble entrada para probar los factores por parejas. Se procedió de igual manera para el análisis de las cuatro generaciones.

Por medio de las rejillas genéticas o cuadrados de Punnet se realizaron cinco modelos del comportamiento poblacional, con diferentes dominancias para la autoincompatibilidad esporofítica. Tres de los modelos se eligieron de acuerdo a lo expuesto en la Figura 6 y que corresponden a las tres primeras especies; los otros dos se tomaron de la bibliografía. Sólo se tomaron tres alelos por comodidad. Se calcularon las probabilidades de aparición de cada genotipo en cada generación y el porcentaje de descendencia viable (+).

(*) Las ecuaciones que usaron para el ajuste y para las pruebas χ^2 , aparecen en el apéndice A.

(+) Las rejillas genéticas y las probabilidades de aparición, así como los porcentajes de sobrevivencia se encuentran en el Apéndice C.

RESULTADOS Y DISCUSION.

Nota aclaratoria:

Si se tomaba en cuenta que la cantidad de semillas producidas por cada inflorescencia es variable de por sí, los resultados de número total de semillas viables (Tabla 3) no nos decía mucho. Por esta razón se trabajó con porcentajes de viabilidad (Tabla 4). Como se mencionó en Materiales y Métodos se pretendía observar si el aumento o disminución en el porcentaje de semillas viables se debía al tratamiento y/o a la generación de autofecundación o al azar (Al hecho de que el número de semillas por capítulo y por cosecha nunca es constante).

Aún tratándose de sólo cuatro datos, éstos tenían que ser tratados estadísticamente con una prueba de independencia no paramétrica; - la prueba de χ^2 (ji cuadrada) (Las razones por las cuales se usó esta prueba se mencionan en Materiales y Métodos). Con la cual se demostró que las variaciones no eran debidas al azar. (Tabla 7).

También se pretendía observar el comportamiento que estos cuatro puntos seguían: Si el número de semillas viables iba en aumento - generación tras generación, o si al contrario éste decrecía. Para esto se trató de linearizar la curva mediante la prueba de mínimos cuadrados; es cierto que con sólo cuatro puntos era muy aventurado hacerlo, pero era la única manera de darse una idea parcial del fenómeno. La pendiente que se obtuvo fue negativa (Gráfica 7) lo que nos muestra que al menos con estos cuatro datos la tendencia es a disminuir. Aunque, y como se aclara en conclusiones, es muy riesgoso sugerir algo con solo cuatro generaciones.

Los resultados globales, incluidos los experimentos se encuentran resumidos en las tablas 3, 4, 5 y 6.

	S ₁		S ₂		S ₃		S ₄	
	CF	SF	CF	SF	CF	SF	CF	SF
B	15 262	3 308	32 166	10 728	51 122	2 763	10 073	9 585
V	62 272	25,871	400 635	108 168	20 970	49 845	37 392	74 599

Tabla 3

Número total de semillas por generación y por tratamiento, viables y no viables. Donde: S₁, S₂, S₃ y S₄ es la generación de autofecundación. CF es el tratamiento con frotamiento y SF sin frotamiento. B son las semillas viables y V las no viables.

	S ₁	S ₂	S ₃	S ₄
C F	19.68	7.43	70.91	21.22
S F	11.34	9.02	5.25	11.39

% semillas viables

Tabla 4

Donde S₁, S₂, S₃ y S₄ es la generación de autofecundación CF, tratamiento con frotamiento y SF tratamiento sin frotamiento.

S₁ 17.40 CF . 17.24

S₂ 7.77 SF 9.26

S₃ 43.21

Tabla 6

S₄ 14.93

% de semillas
viables inde-
pendientemen-
te de la gene-
ración.

Tabla 5
% de semillas
viables inde-
pendientemen-
te del trata-
miento.

Como se puede observar en las tablas 4 y 6, el porcentaje de semillas viables aumenta con el frotamiento con respecto de tratamiento sin frotamiento, con lo que se comprueba la segunda hipótesis de trabajo, excepto en la generación S_2 en la que el fenómeno es inverso. González (1980) en su tesis argumenta que esto puede deberse al tipo de autoincompatibilidad que se presenta en esta especie. En mi opinión los resultados obtenidos por González (*op.cit*) pueden deberse a un error de muestreo; ya que en la primera generación de autofecundación se utilizaron tanto bolsas de papel como de manta para cubrir los capítulos, las de papel para cubrir los tratamientos "sin frotamiento" y las de manta para los de "con frotamiento".

La segunda generación se usaron únicamente bolsas de papel, mientras que en las generaciones S_3 y S_4 se usaron exclusivamente sacos de manta para cubrir las inflorescencias, esto hizo que en unas plantas de ventilación fuera mayor que en las otras, además de que la homogenización del polen resulta más difícil en bolsas de papel que en los sacos de manta, favoreciéndose la autofecundación del tipo "autogamia absoluta", la cual da origen a un número extremadamente pequeño de semillas, con una depresión biológica más fuerte. Esto concuerda con los resultados citados por Habura (1957), quien obtuvo un 5% más de semillas cuando diferentes flores del mismo capítulo se polinizaron entre sí, en comparación a las que se autopolinizaron. Según este autor el frotar las cabezuelas se favorece la geitenogamia y al no frotarse, la autogamia absoluta.

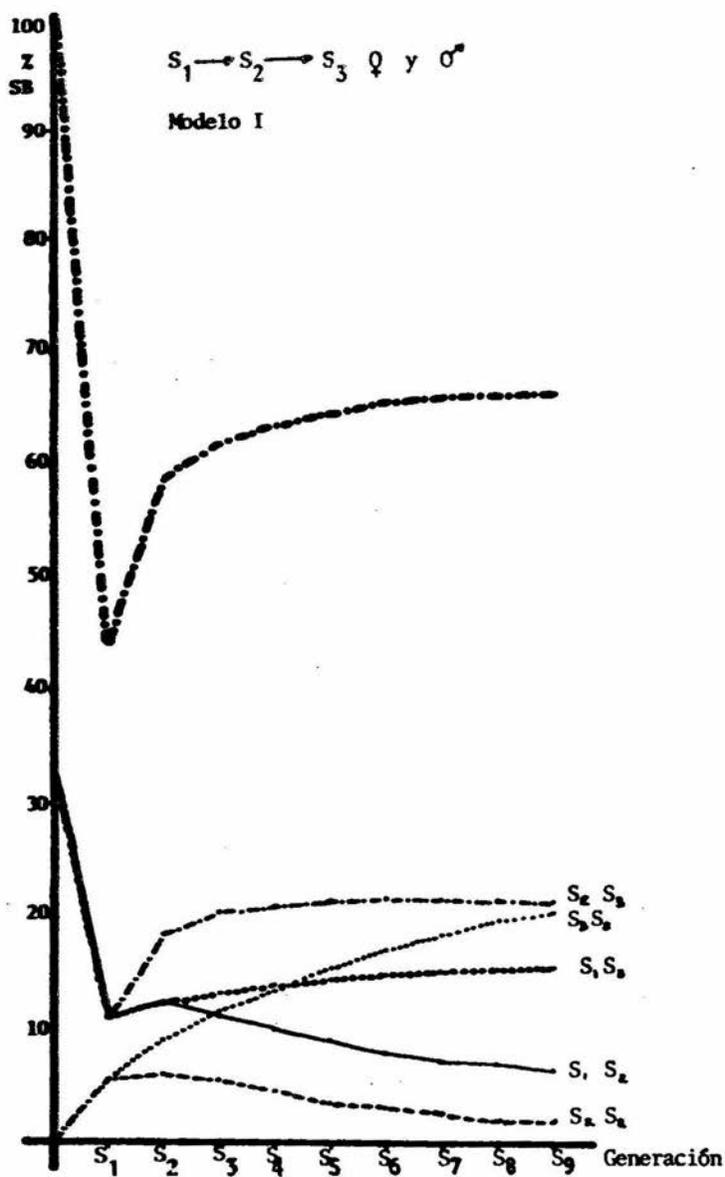
La diferencia en viabilidad de los tratamientos puede deberse a que al frotar se afecta la capa proteica del estigma, permitiendo la germinación de tubos polínicos que de otra manera no germinarían,

ésto es si tomamos en cuenta lo expuesto por Bhaumick (1981), - quien considera que la superficie del estigma del girasol es el sitio de la autoincompatibilidad genética. También es posible que se deba al tipo de fertilización que esta especie presenta --- (entomófila) y que el hecho de ser frotados los estigmas recuerde la excitación producida por insectos, beneficiándose la germina--- ción de los tubos polínicos (Free, 1964; Barbier, 1966; Cirnu, - 1978 y Bassavanna, 1979).

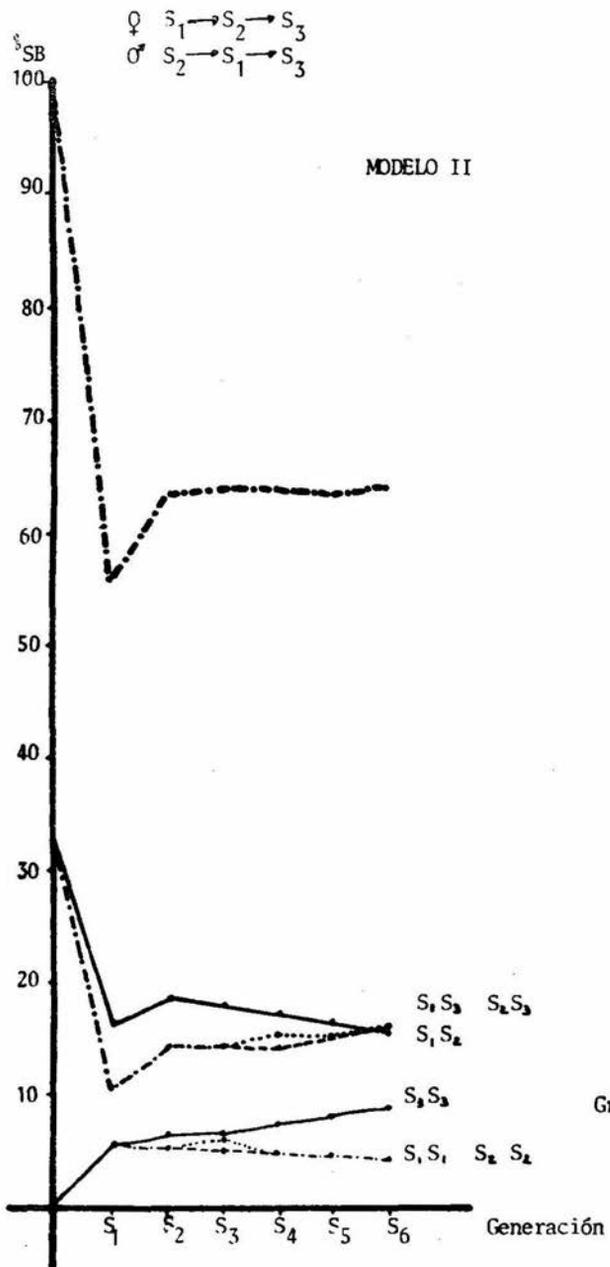
La diferencia en porcentaje de semillas viables que se observa -- entre cada generación (excepto la segunda que ya se ha discutido) puede deberse al tipo de autoincompatibilidad genética que presenta esta planta. Al ser esporófitica puede presentarse dominancia -- completa, acción individual o competencia en el polen y los estilos, por lo que puede haber una gran variedad de patrones de --- compatibilidad. Si a esto le sumamos lo expuesto por Habura --- (1967) "Existen dos pares de genes; uno con total dominancia y el otro con efecto intermedio", es posible que a esa variedad de -- patrones se deba al hecho de que el porcentaje de semillas viables oscile cada generación y que todo esté determinado por la segre--- gación azarosa de alelos.

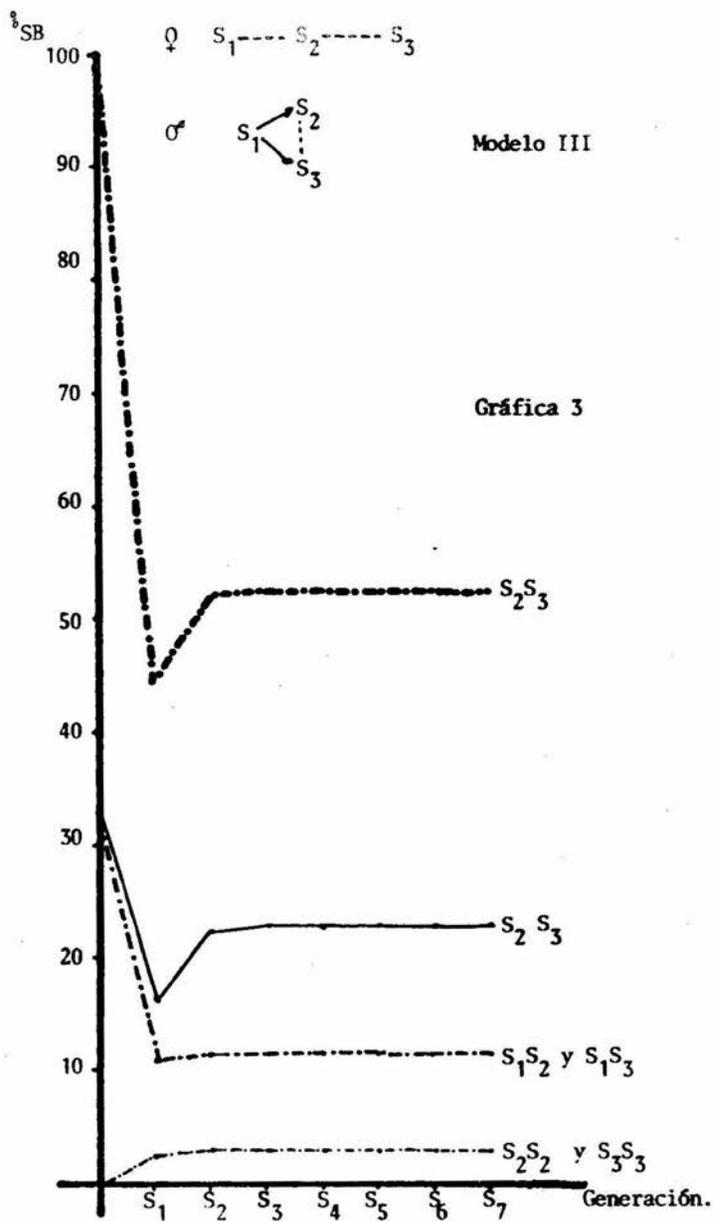
Para comprobar lo anteriormente expuesto se elaboraron cinco modelos con distintos patrones de dominancia, todos para la autoincompatibilidad esporófitica. Los resultados se muestran en las gráficas 1 a la 5, y las rejillas genéticas de dichos modelos en el ---- Apéndice C.

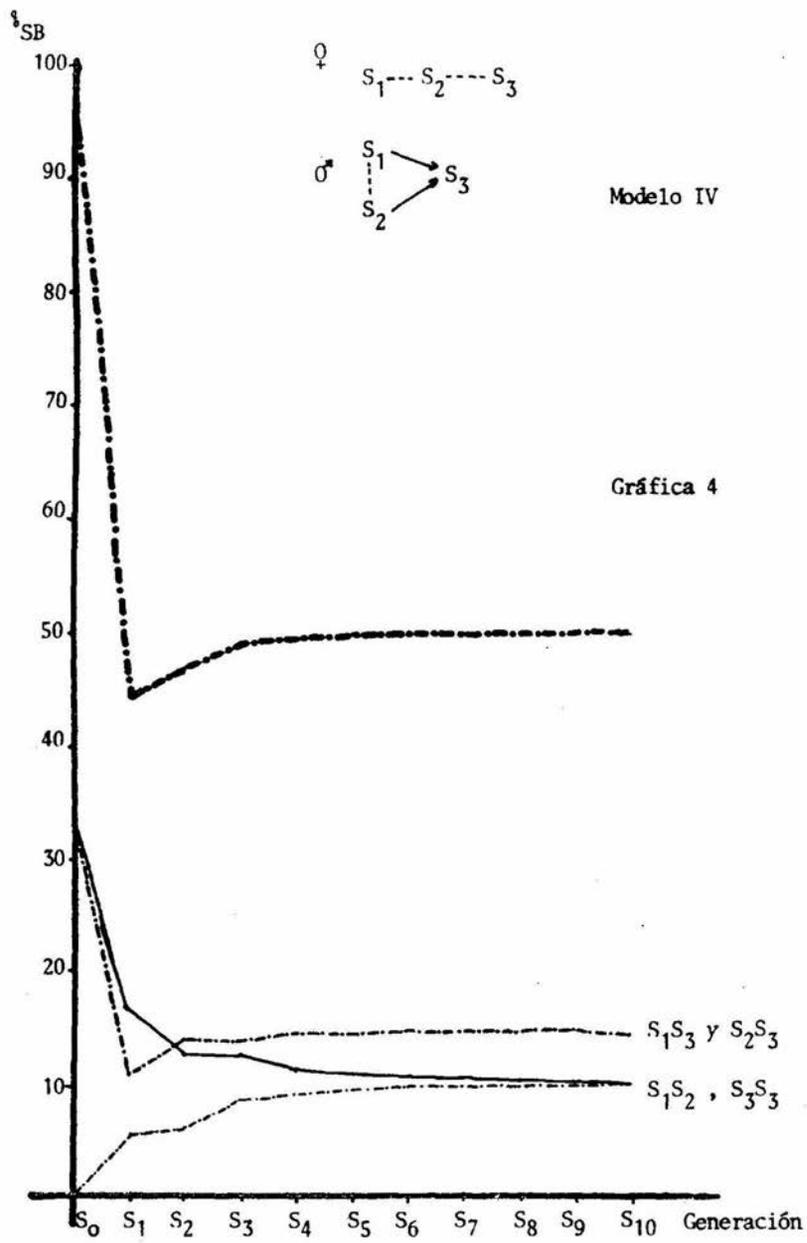
En las gráficas 1 a 5 se confrontaron porcentajes de descendencia viable Vs. generación de autofecundación, y en la gráfica 6 (experimental) porcentaje de semillas viables Vs. generación de autofecundación. En este caso particular se graficaron porcentajes -

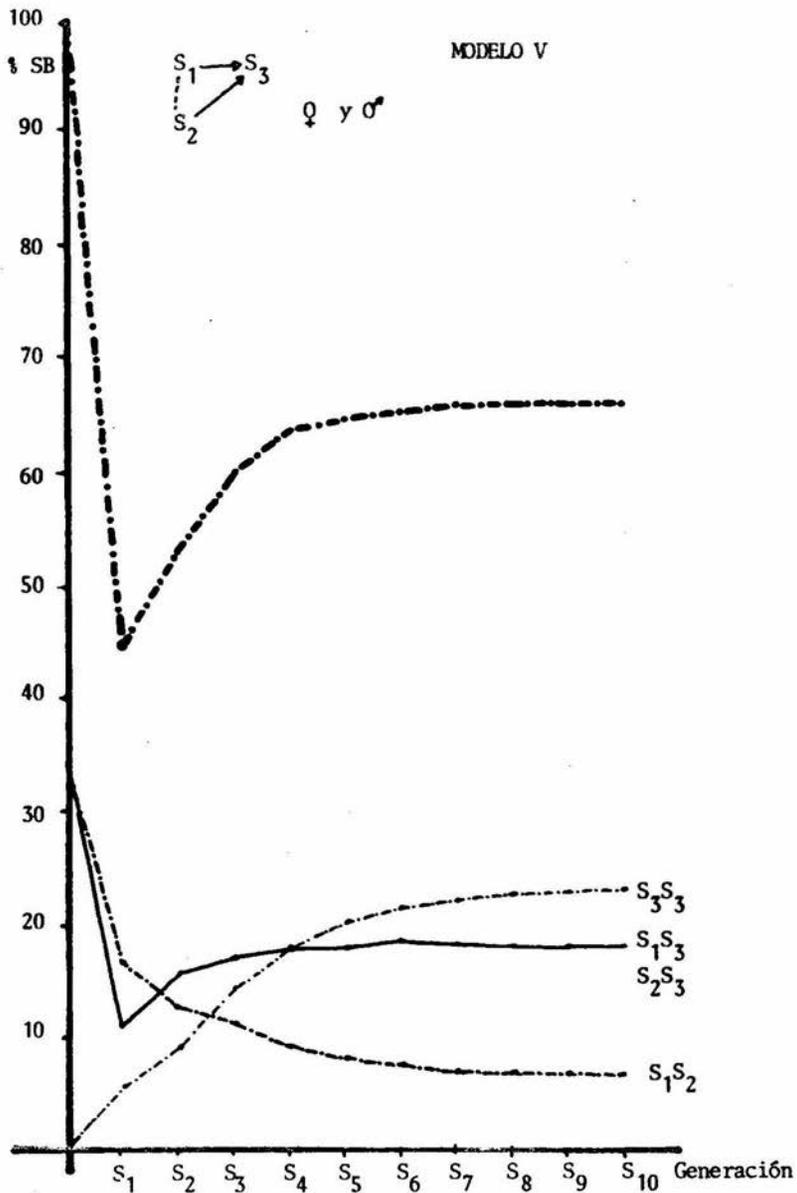


Gráfica 1



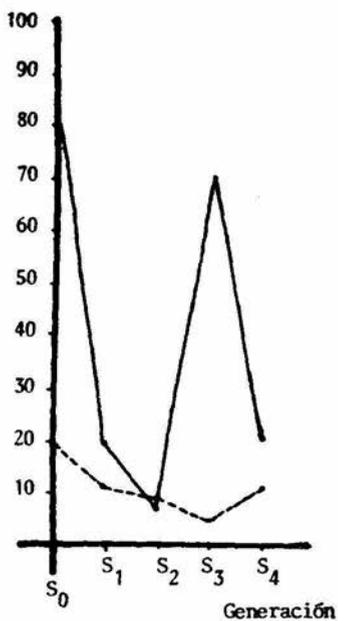






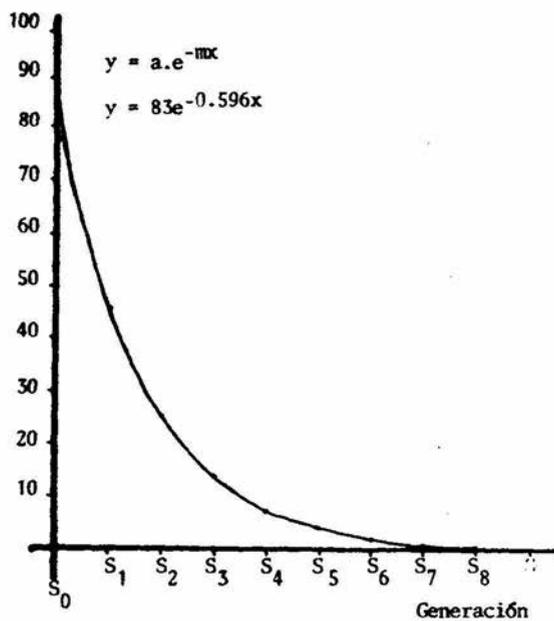
Gráfica 5

SB



Gráfica 6. La línea continua representa el tratamiento con frotamiento y la línea punteada el de sin frotamiento.

SB



Gráfica 7. Sólo se grafica el tratamiento con frotamiento. Los valores para esta gráfica son generados de los valores obtenidos por el modelo.

En ambas gráficas la S_0 o parental se tomó de los datos bibliográficos.

ya que el número total de semillas no nos da mucha información - porque la cantidad de semillas que se obtienen en cada cosecha - es muy variable, incluso, como se mencionó en la revisión, una - cabezuela puede tener de 500 a 1000 semillas, por lo que aunque se obtuviera el mismo número de inflorescencias por cosecha difícilmente se podría conseguir un número constante de frutos.

Como se observa en todos los modelos el comportamiento es similar: En S_1 se da una pérdida considerable en la viabilidad pero en las generaciones posteriores tiende a estabilizarse formando una curva asintótica. En los únicos casos en que se dan descensos e incluso oscilaciones es en el comportamiento de los genotipos diploides individuales dentro de la población.

Al ajustar por mínimos cuadrados la curva de la gráfica 6 se encontró que el número de semillas viables tiende a disminuir (pendiente negativa), de tal manera que de acuerdo a esta ecuación en la - generación S_7 sólo tendremos el 1.28% de semillas viables. Siguiendo este modelo el fenómeno se comportará como lo indica la gráfica 7.

De esta manera, nuestra primera hipótesis de trabajo parece no ser tan certera pues al menos en estas cuatro generaciones, el comportamiento no es el que se esperaba, o sea, que los tipos autoestériles se autoeliminen como ocurre en los modelos, al contrario, tal parece que al favorecer el encuentro de homocigotos y heterocigotos autoincompatibles disminuye en cada generación el número de -- semillas viables. Cabe mencionar que es muy posible que el número de semillas viables en la generación S_4 haya disminuido tanto con respecto a S_3 porque es la única que se sembró en junio (finales) y no en mayo como las otras tres. Sobre todo porque las condiciones

metereológicas influyen en el número de semillas viables por -- cosecha, además de que en esta generación tuvimos problemas con roedores, disminuyendo la producción. El otro problema en la - gráfica es la generación S_2 la cual ya fue discutida.

Al realizar las pruebas de independencia para los tratamientos -- se obtuvieron los resultados que se muestran en la tabla 7, en la que como se puede apreciar, los valores de χ^2 (ji cuadrada) son - muy altos para todos los casos por lo que se aceptó la hipótesis- alternativa⁺, o sea, que los factores no son independientes --- entre sí. Lo cual quiere decir que las variaciones no son debidas al azar sino al experimento. De todo lo anteriormente expuesto se extrajeron las siguientes conclusiones.

GENERACION	PRUEBA	χ^2
	Relación de los tres factores	116,999.89
S_3	Generación vs. Tratamiento	12,183.408
S_4	Generación vs. No. de semillas	25,032.61
	Tratamiento vs. No. de semillas	55,421.31
	Relación de los tres factores	281,717.49
$S_1, S_2,$	Generación vs. Tratamiento	117,309.365
S_3, S_4	Generación vs. No. de sem.	102,226.687

Tabla 7. Valores de χ^2 (ji cuadrada) para las distintas pruebas.

+ Las tablas de contingencia para la prueba de χ^2 , así como las - hipótesis estadísticas se encuentran en el Apéndice B.

CONCLUSIONES.

Los resultados desde el punto de vista agronómico, son desalentadores, tal parece que en vez de aumentar el número de semillas -- viables con cada generación de autofecundación, éstas disminuyen. De cualquier manera, tratar de concluir con sólo cuatro generaciones resulta un poco aventurado, por lo que se recomienda, si se - quiere conocer más a fondo el fenómeno, se realicen más generaciones, se controlen mejor las variaciones ambientales, como el ataque de roedores, y quizá otro tipo de estudios más finos: P.e. -- Cortes histológicas para observar la formación de tubo polínico y así determinar a que nivel de expresión de los citados por Breggs y Knowles (1977), se da la autoincompatibilidad en esta especie y así determinar en que momento es rechazado el polen. También se podrían buscar marcadores genéticos, ya sean bioquímicos o morfológicos para determinar el genotipo via fenotipo y así, si sabe-- mos con que genotipo partimos, podemos determinar más fácilmente en que momento tendremos completa homocigosis para el caracter -- que nos interese.

Lo que resultó ser un hecho es que al distribuir el polen homogeneamente en todo el capítulo por medio del frotamiento, favorece la fecundación y es mucho mejor trabajar con sacos de manta que con bolsas de papel.

Desde el punto de vista biológico evolutivo los resultados son - buenos. El hecho de que funcionen los sistemas de incompatibilidad

aun en plantas cultivadas, nos indica que su presencia en la naturaleza se debe a un alto valor adaptativo. Como se mencionó anteriormente la razón de la existencia de la autoincompatibilidad es evitar la consanguinidad o sea, asegurar la reproducción alogámica, puesto que la homocigosis nos lleva a una depresión endogámica. Estas son buenas razones (sin que se interprete lamarkianamente) para que este sistema se haya establecido, mantenido y diversificado en las especies vegetales. Se dice que el girasol es una planta tolerante a la consanguinización por presentar un equilibrio homocigótico eficaz, tal vez, pero el hecho de que se pierda tanta semilla en cada generación de autofecundación, nos indica que no es un buen método de fitomejoramiento, sobre todo cuando se trata precisamente de obtener semillas.

Por lo que definitivamente considero que aunque el método de fitomejoramiento por consanguinización es bueno, pues es una de las formas de fijar caracteres deseables, en forma de homocigotos, es poco práctico al menos para el caso del girasol. Por lo que sugiero, de acuerdo con Robles (1980) que ya que México es el centro de origen de esta especie, en los trabajos de fitomejoramiento se usen plantas silvestres, ya que se puede hacer una colección de germoplasma buscando fuentes genéticas con caracteres favorables, como resistencia a plagas y a enfermedades; se hagan cruza por polinización libre y se haga una selección masal ya que este tipo de selección permite el mantenimiento de un alto grado de heterosis en las poblaciones, aunque es menos eficaz para la mejora de algunas resistencias y al contenido de aceite en las semillas.

Si se quiere seguir la técnica de consanguinización y heterosis, sugiero se use la generación S_3 , pues al menos en esta variedad fue casi tan eficiente en la producción de semillas viables-----

como la línea S_0 . Aunque Vrânceanu (1977) reporta para otras --- variedades las líneas S_4 a S_6 , bien pudiera ser que en esta varietad fuera en la generación S_3 cuando se diera el máximo rendimiento para la producción de semillas.

B I B L I O G R A F I A

- Aksel, R. and L.P. Johnson, (1961). The composition of segregation generations in self-pollinating plants, Can. Journal of Ge. and Cytol. 4(4): 341-350.
- Allard, R.W. (1968). Principios de la Genética de las Plantas. Edit. Omega, Barcelona. 498 pp.
- Baradi, T.A. (1973). The sunflower. Tropical Abstracts, 28(5):309-316.
- Barbier, E. and M., Abid. (1966). Pollination and seed formation in sunflower. Al Awamia 21:63-83.
- Bassavana, G.P. (1979). Role of insect pollinators in sunflower production. Current Science 8(1):1-3
- Beard, B.H. (1981). The sunflower crop. Scientific American 244(5): 124-131
- Bhaumik, P.K. and R., Mukherjee (1979). Study on incompatibility in sunflower (*Helianthus annuus* L.) I. Incompatibility Newsletter, 11:8-20
- Brauer, H.O. (1976). Fitogenética Aplicada, Edit. LIMUSA, Méx. 518 pp.
- Briggs, F.N. and P.K., Knowles. (1977). Introduction to Plant Breeding, Reinhold Publishing Corporation, A Subsidiary of Chapman-Reinhold, Inc. 182-195 pp.

- Castañón, C.M. (1981). Testimonios de un Agrónomo. 2a. Edición, Universidad Autónoma Chapingo, México. 378 pp.
- Carter, J.F. (1978). Sunflower, Science and Technology. Agronomy 19-AS - CSSA - SSSA. 505 pp
- Cirnu, I.: V., Dumitrache and E., Hociota. (1978). Pollination - of sunflower (*Helianthus annuus* L.) by honey bees, and important factor in increasing yield. Plant Breeding Abstracts 48 (5): 383.
- Cobia, D.W. and D.E., Zimmer. (1978). Sunflower, Production and -- Marketing. Extensión Bulletin 25. North Dakota Agricultural -- Experiment Station and North Dakota Cooperative Extension -- Service. U.S.A. 73 pp.
- Cronquist, A. (1977). Introducción a la Botánica. Edit. CECSA México. 848 pp.
- Chacón, A.H.E.; Nery G.H., y C.H.E. Cuanalo. (1976). Los suelos -- del Area de Influencia de Chapingo. Rama de Suelos, C.P. E.N.A., Chapingo, México 79 pp.
- Daniel, W.W. (1979). Bioestadística: Base para el Análisis de las Ciencias de la Salud. Edit. LIMUSA. México
- Duvick, D.N. (1966). Influence of morphology and sterility on - breeding methodology plant breeding. Edit. Kenetch J. Frey -- Iowa, State Univ. Press. p 85-129
- Econotécnica Agrícola. Vol. 3(9):42, 123. 1979.

- Elliot, F.G. (1964). Citogénetica y Mejoramiento de Plantas. -
 Edit. CECSA, México 474 pp.
- Fick, G.N. and C.M., Swallers. (1972). Higher yields and greater
 uniformity with hybrid sunflowers. North Dakota Farm. Res. 29(6)
 7-9.
- _____ and D.E., Zimmer. (1976). Yield stability of sun-
 flower hybrids and open-pollinated varieties. pp 37-38. In --
 Abst. of papers 7th. Int. Sunflower Conf. (Krasnodar, USSR.)
- Free, J. B. and H.C., Simpson. 1964. The pollination requeriments
 in sunflowers. Plant Breeding Abstracts. 35:562
- Gadea, L.A. (1969). El girasol. Planta Industrial y Forrajera.
 Manuales Técnicos, Serie A. Núm. 37 Madrid.
- García, E. (1973). Modificaciones al sistema de clasificación ---
 climática de Koppen (para adaptarlo a las condiciones de la --
 República Mexicana). 2a. Edición. Instituto de Geografía, U.N.A.M.
 México, 246 pp.
- Georgieva-Todorova, J. (1962). The effect of foreign pollen on --
 self pollination of sunflower. Plant Breeding Abstracts, 32(2):
 415.
- González, G.J. (1981) Prueba Temprana de Aptitud Combinatoria ----
 General en Líneas S_1 y Efectos de Autoincompatibilidad Génica en
 Dos Variedades de Girasol. (*Helianthus annuus*. L.) Tesis. U.A.CH.
 Chapingo, Méx. México. 79 h

- Habura, E.C. (1957) Self and Cross Sterility in sunflowers. --
Plant Breeding Abstracts, 27(4): 708.
- Gundaev, A.I. (1971) Basic Principles of sunflower selection. -
pp 417-465. In Genetic Principles of Plant Selection. Nauka
Moscow. (Transl. Dep. of the Secretary of State, Ottawa, ---
Canada, 1972).
- Ivanov, I.G. (1975). A study of the manifestation of compatibi-
lity in crosses of inbred sunflower lines. Rasteniye "dni -
Nauki, 12(9): 18-24.
- Kendall, R.H. y F. Rhinehart. (1943). Métodos Fitogenéticos ----
ACME Agency, Buenos Aires, Argentina.
- Lewis, D. (1954). Comparative incompatibility in angiosperms and
fungy. Adv. Genetics 6: 244-257.
- Luciano, A.M.: L., Kinman and J.D., Smith. (1965). Heritability
of self-incompatibility in the sunflower (*H. annuus* L.) Crop
Science 5: 529-532.
- Marquez, S.F. (1978): Notas sobre metodologfa de mejoramiento --
genético (alógamias) Dpto. de Fitotecnia, U.A.CH. Chapingo, --
México.
- México, (1978) Dirección General de Producción y Extensión Agrico-
la. El Girasol. Folleto. Chapingo, México 8 pp.
- Moav, R. (1973). Agricultural Genetics Selected Topics. John -
Wiley & Son, N.Y. Utilization of self incompatibility as a -
outbreeding mechanism in hybrid seed production. R. Frankel,
Israel. p 95-107.

- Palafox, De la B.A. (1981) Comunicación personal.
- Ortegon, M.A.S. (1975). Evaluación de selecciones de girasol --
(*Helianthus annuus* L.) con capa de fitomelanina como fuente -
de resistencia a plagas en Apodaca, N.L. Tesis. Escuela de -
Graduados. I.T.E.S.M., N.L. México. 75 h.
- Ortiz-Solorio, C.A. y Guanalo. (1977). Levantamiento fisiográfi
co del area de influencia de Chapingo (para la cartografía de
tierras erosionadas) C.P., E.N.A., Chapingo, México, 83 pp.
- PRONASE, México (1971). Girasol, Como producir semilla, Certifi
cada, recomendaciones para la región de Colina, Méx. (Hoja de
divulgación I).
- _____ (1972) Girasol, su cultivo y uso en la alimen
tación Humana México. (hoja de divulgación 3).
- Purseglove, J.W. (1977). Tropical Crops. Dicotyledons. Longman -
group limited. Londol. p 68-73
- Put, D.E. (1962 a). Sunflowers. Field Crops Abstracts 16; 1-51
- Reyes Castañeda P. (1982). Bioestadística Aplicada. Edit. ----
Trillas. México 216 pp.
- Robles, S.R. (1975). Producción de granos y forrajes, Edit. --
LIMUSA, México. 522 pp.
- _____ (1980). Producción de oleaginosas y textiles -
Edit. LIMUSA, México. 675 pp.

- Simansky, N.K. (1958). Pollination of the sunflower by pollen of other species. *Agrobiología* 2: 131-133.
- Unrau, J. (1947). Heterosis in relation to sunflower breeding *Sci. Agric.* 27: 414-427.
- Valdeyron, G. (1961) *Genetique et Amelioration des plantes*. J.B. Bailliere et fils Editeurs - Paris 374 pp.
- Van Waalwijk, V.J.L. (1980). Sunflower Production, Trade and Consumption on Worldwide. IX Conferencia Internacional de Girasol. Malaga, España, INIA. Tomo I.
- Venezuela. Dirección General de Desarrollo Agrícola. Cultivo --- Girasol. Folleto. Caracas, 1977. 19 pp.
- Vithanage, H.I.M.V. and R.B., Knox (1977). Development and --- cytochemistry of stigma surface and response to self and --- foreign pollination in *Helianthus annuus*. *Phytomorphology*, 27 (2): 168-179.
- Vrănceanu, A.V. (1970). Proceedings of the fourth inter. Sun--- flower Conference. Memphis, Tennessee, U.S.A. p 136-148.
- _____ (1970). El girasol, Ediciones Mundi-Prensa, - Madris, España.
- Watkin, W. (1964). *Genetical Principles and Plant Breeding*. F.A. Davis Company. Botanical Monographs. Piladelphia, USA. 527 pp.

APENDICE A

I. Ecuaciones usadas para calcular la χ^2 (ji cuadrada)

1.- Para las tablas de contingencia de triple entrada.

a) Obtención de totales marginales.

$$n_{ij.} = \sum_{k=1}^{\ell} n_{ijk}; \quad n_{ik.} = \sum_{j=1}^c n_{ijk};$$

$$n_{.jk} = \sum_{i=1}^r n_{ijk} \quad n = \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^c \sum_{k=1}^{\ell} n_{ijk}$$

b) Obtención del valor esperado.

$$E_{ijk} = N P_{i..} P_{.j.} P_{.k.} \quad \text{donde: } P_{i..} = \frac{n_{i..}}{N};$$

$$P_{.j.} = \frac{n_{.j.}}{N}; \quad P_{.k.} = \frac{n_{.k.}}{N}$$

$$E_{ijk} = \frac{N n_{i..}}{N} \cdot \frac{n_{.j.}}{N} \cdot \frac{n_{.k.}}{N} = \frac{n_{i..} \cdot n_{.j.} \cdot n_{.k.}}{N^2}$$

c) Para calcular χ^2

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^c \sum_{k=1}^{\ell} \frac{(n_{ijk} - E_{ijk})^2}{E_{ijk}}$$

d) Para calcular los grados de libertad

$$g.l = r\ell - r - c - \ell + 2$$

2.- Para las tablas de contingencia de doble entrada.

a) Obtención de totales marginales.

$$n_{i.} = \sum_{j=1}^c n_{ij} ; n_{.j} = \sum_{i=1}^r n_{ij}$$

$$n_{..} = \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^c n_{ij}$$

b) Obtención del valor esperado.

$$E_{ij} = \frac{n_{i.} \cdot n_{.j}}{N}$$

c) Para calcular χ^2

$$\chi^2 = \sum \frac{(n_{ij} - E_{ij})^2}{E_{ij}}$$

d) Para calcular los grados de libertad.

$$g.l = (r - 1) (c - 1)$$

II. Para el ajuste de mínimos cuadrados a una relación exponencial.

$$y = a e^{-mx}$$

$$\ln y = \ln a - mx$$

Donde: $\ln y$ representa el logaritmo del porcentaje de semillas viables.

$\ln a$ representa la ordenada al origen, en este caso el porcentaje de semillas viables en la generación parental o S_0 .

m representa la pendiente (velocidad de crecimiento).

x representa el número de generación.

APENDICE B

Tabla de contingencia de triple entrada para la prueba de χ^2 , donde se relacionan los tres factores para las generaciones S_3 y S_4 .

		S_3		S_4	
		CF	SF	CF	SF
B	$\overset{o}{}$	51,122	2,763	10,073	9,585
	$\overset{e}{}$	16,681.5	19,088.3	17,612.2	20,153.3
V	$\overset{o}{}$	20,873	49,845	37,392	74,599
	$\overset{e}{}$	41,471.5	47,455.1	43,785.3	50,102.8

Ho: $P_{ijk} = P_{i..} P_{.j.} P_{...k}$

Ha: $P_{ijk} \neq P_{i..} P_{.j.} P_{...k}$

Ho: La cantidad de semillas buenas y vanas, el tratamiento y la generación son independiente entre sí.

Ha: El número de semillas B y V dependen del tratamiento y la generación.

Tabla de contingencia de doble entrada, donde se relacionan Generación Vs Tratamiento para las generaciones S_3 y S_4 .

		S_3	S_4
		CF	$\overset{o}{}$
$\overset{e}{}$	50,160.2		61,399.8
SF	$\overset{o}{}$	52,608	84,184
	$\overset{e}{}$	66,542.8	70,249.2

Ho: $P_{ij} = P_{i.} P_{.j}$

Ha: $P_{ij} \neq P_{i.} P_{.j}$

Ho: La cantidad de semillas por generación es independiente del tratamiento.

Ha: La cantidad de semillas por generación depende del tratamiento.

Tabla de contingencia de doble entrada, donde se relaciona generación Vs. número de semillas para las generaciones S_3 y S_4 .

	S_3	S_4
B	53,885	19,658
	35,775.2 _e	37,767.8 _e
V	70,818	111,991
	88,927.8 _e	93,881.2 _e

H_0 : La cantidad de semillas buenas y vanas son independientes de la generación.

H_a : La cantidad de semillas buenas y vanas depende de la generación.

Tabla de contingencia de doble entrada, donde se relaciona el tratamiento Vs. el número de semillas. Para las generaciones S_3 y S_4 .

	CF	SF
B	61,195	12,348
	34,299.7 _e	39,243.3 _e
V	58,365	124,444
	85,260.3 _e	97,584.7 _e

H_0 : La cantidad de semillas buenas y vanas son independientes del tratamiento.

H_a : La cantidad de semillas buenas y vanas dependen del tratamiento.

Tabla de contingencia de triple entrada para la prueba de X_2^2 , donde se relacionan los tres factores para las generaciones S_1 , S_2 , S_3 y S_4 .

		S_1		S_2		S_3		S_4	
		CF	SF	CF	SF	CF	SF	CF	SF
B	o	15,262	3,308	32,166	10,728	51,122	2,763	10,073	9,585
	e	10,844.6	4,904.3	56,063.4	25,354.8	12,671.3	5,730.6	13,378.2	6,050.3
V	o	62,272	25,871	400,635	108,168	20,973	49,845	37,392	74,599
	e	62,636.9	28,327.7	323,827.6	146,451.6	73,190.5	33,100.6	77,273	34,947.1

La hipótesis nula y alternativa, son las mismas que se propusieron en el mismo caso de las -- generaciones S_3 y S_4 .

Tabla de contingencia de doble entrada, donde se relaciona la generacion Vs. tratamiento, para las generaciones S_1 , S_2 , S_3 y S_4 .

		S_1	S_2	S_3	S_4
C F	o	77,534	432,801	72,095	47,465
	e	73,481.39	379,892.45	85,869.1	90,652.0
S F	o	29,179	118,896	52,608	84,184
	e	33,231.6	171,804.5	38,833.9	40,996.9

La hipótesis nula y alternativa son las mismas que se propusieron en el mismo caso de las generaciones S_3 y S_4 .

Tabla de contingencia de doble entrada, donde se relacionan --
generación Vs. número de semillas para las generaciones S_1 , S_2
 S_3 y S_4 .

	S_1	S_2	S_3	S_4
B	18,570	42,894	53,885	19,658
	15,749.5 _e	81,423.3 _e	18,404.5 _e	19,429.7 _e
V	88,143	508,803	70,818	111,991
	90,963.5	470,273.7	106,298.5	112,219.3

Las hipótesis nula
y alternativa son
las mismas que se
propusieron en el
mismo caso de las
generaciones S_3 y
 S_4 .

Tabla de contingencia de doble entrada, donde se relaciona el --
tratamiento Vs. el número de semillas. Para las generaciones --
 S_1 , S_2 , S_3 y S_4 .

	CF	SF
B	108,623	26,384
	92,964.3 _e	42,042.7 _e
V	521,272	258,483
	536,930.7	242,824.3

Las hipótesis nula
y alternativa son
las mismas que se
proposieron en el
mismo caso de las
generaciones S_3 y
 S_4 .

APENDICE C

Rejillas genéticas, probabilidades de aparición de los diferentes genotipos y porcentajes de descendencia viable.

MODELO I

Patrón de dominancia: $S_1 \longrightarrow S_2 \longrightarrow S_3$ ♀ y ♂

		♂						
		$S_1 \frac{1}{3} S_2$		$S_1 \frac{1}{3} S_3$		$S_2 \frac{1}{3} S_3$		
♀	$\frac{1}{3}$	S_1	—	—	—	—	$\frac{1}{36}$ $S_1 S_2$	$\frac{1}{36}$ $S_1 S_3$
		S_2	—	—	—	—	$\frac{1}{36}$ $S_2 S_2$	$\frac{1}{36}$ $S_2 S_3$
	$\frac{1}{3}$	S_1	—	—	—	—	$\frac{1}{36}$ $S_1 S_2$	$\frac{1}{36}$ $S_1 S_3$
		S_3	—	—	—	—	$\frac{1}{36}$ $S_2 S_3$	$\frac{1}{36}$ $S_3 S_3$
	$\frac{1}{3}$	S_2	$\frac{1}{36}$ $S_1 S_2$	$\frac{1}{36}$ $S_2 S_2$	$\frac{1}{36}$ $S_1 S_2$	$\frac{1}{36}$ $S_2 S_3$	—	—
		S_3	$\frac{1}{36}$ $S_1 S_3$	$\frac{1}{36}$ $S_2 S_3$	$\frac{1}{36}$ $S_1 S_3$	$\frac{1}{36}$ $S_3 S_3$	—	—

- incompatible

Generación S_1

$S_1 S_2$ 4/36 = 11.11%

$S_1 S_3$ 4/36 = 11.11%

$S_2 S_2$ 2/36 = 5.56%

$S_2 S_3$ 4/36 = 11.11%

$S_3 S_3$ 2/36 = 5.55%

Descendencia viable:

$\frac{16}{36} = 44.44\%$

		$\frac{2}{8} S_1 S_2$	$\frac{2}{8} S_1 S_3$	$\frac{1}{8} S_2 S_2$	$\frac{2}{8} S_2 S_3$	$\frac{1}{8} S_3 S_3$
$\frac{2}{8}$	S_1	—	—	$\frac{2}{16} S_1 S_2$ $\frac{2}{16} S_1 S_2$	$\frac{4}{16} S_1 S_2$ $\frac{4}{16} S_1 S_3$	$\frac{2}{16} S_1 S_3$ $\frac{2}{16} S_1 S_3$
	S_2	—	—	$\frac{2}{16} S_2 S_2$ $\frac{2}{16} S_2 S_2$	$\frac{4}{16} S_2 S_2$ $\frac{4}{16} S_2 S_3$	$\frac{2}{16} S_2 S_3$ $\frac{2}{16} S_2 S_3$
$\frac{2}{8}$	S_3	—	—	$\frac{2}{16} S_2 S_3$ $\frac{2}{16} S_2 S_3$	$\frac{4}{16} S_2 S_3$ $\frac{4}{16} S_3 S_3$	$\frac{2}{16} S_3 S_3$ $\frac{2}{16} S_3 S_3$
$\frac{1}{8}$	S_2	$\frac{2}{16} S_1 S_2$ $\frac{2}{16} S_2 S_2$	$\frac{2}{16} S_1 S_2$ $\frac{2}{16} S_2 S_3$	—	—	$\frac{1}{16} S_2 S_3$ $\frac{1}{16} S_2 S_3$
	S_2	$\frac{2}{16} S_1 S_2$ $\frac{2}{16} S_2 S_2$	$\frac{2}{16} S_1 S_2$ $\frac{2}{16} S_2 S_3$	—	—	$\frac{1}{16} S_2 S_3$ $\frac{1}{16} S_2 S_3$
$\frac{2}{8}$	S_3	$\frac{4}{16} S_1 S_2$ $\frac{4}{16} S_2 S_2$	$\frac{4}{16} S_1 S_2$ $\frac{4}{16} S_2 S_3$	—	—	$\frac{2}{16} S_2 S_3$ $\frac{2}{16} S_2 S_3$
	S_3	$\frac{4}{16} S_1 S_3$ $\frac{4}{16} S_2 S_3$	$\frac{4}{16} S_1 S_3$ $\frac{4}{16} S_3 S_3$	—	—	$\frac{2}{16} S_3 S_3$ $\frac{2}{16} S_3 S_3$
$\frac{1}{8}$	S_3	$\frac{2}{16} S_1 S_3$ $\frac{2}{16} S_2 S_3$	$\frac{2}{16} S_1 S_3$ $\frac{2}{16} S_3 S_3$	$\frac{1}{16} S_2 S_3$ $\frac{1}{16} S_2 S_3$	$\frac{2}{16} S_2 S_3$ $\frac{2}{16} S_3 S_3$	—
	S_3	$\frac{1}{16} S_1 S_3$ $\frac{1}{16} S_2 S_3$	$\frac{1}{16} S_1 S_3$ $\frac{1}{16} S_3 S_3$	$\frac{1}{16} S_2 S_3$ $\frac{1}{16} S_2 S_3$	$\frac{2}{16} S_2 S_3$ $\frac{2}{16} S_3 S_3$	—

Generación S_2

- $S_1 S_2$ $8/64 = 12.5\%$
- $S_1 S_3$ $8/64 = 12.5\%$
- $S_2 S_2$ $4/64 = 6.25\%$
- $S_2 S_3$ $12/64 = 18.75\%$
- $S_3 S_3$ $6/64 = 9.38\%$

Descendencia viable:

$$\frac{38}{64} = 59.37\%$$

Nota: Las rejillas de las generaciones S_3 a S_6 son similares a ésta. Solo varía cada generación la frecuencia de cada genotipo diploide.

Generación S₃

$$S_1S_2 \quad 40/361 = 11.08\%$$

$$S_1S_3 \quad 48/361 = 13.29\%$$

$$S_2S_2 \quad 20/361 = 5.54\%$$

$$S_2S_3 \quad 74/361 = 20.50\%$$

$$S_3S_3 \quad 42/361 = 11.63\%$$

Descendencia viable:

$$224/361 = 62.04\%$$

Generación S₄

$$S_1S_2 \quad 1254/12544 = 9.99\%$$

$$S_1S_3 \quad 1774/12544 = 14.14\%$$

$$S_2S_2 \quad 570/12544 = 4.54\%$$

$$S_2S_3 \quad 2671/12544 = 21.29\%$$

$$S_3S_3 \quad 1725/12544 = 13.75\%$$

Descendencia viable:

$$7994/12544 = 63.73\%$$

Generación S₅

$$S_1S_2 \quad 5769854/63904036$$

$$S_1S_3 \quad 9267194/63904036$$

$$S_2S_2 \quad 2389497/63904036$$

$$S_2S_3 \quad 13792199/63904036$$

$$S_3S_3 \quad 10036802/63904036$$

Descendencia viable:

$$41255546/63904036 = 64.56\%$$

Generación S₆

$$S_1S_2 \quad 8.20\%$$

$$S_1S_3 \quad 14.95\%$$

$$S_2S_2 \quad 3.14\%$$

$$S_2S_3 \quad 21.74\%$$

$$S_3S_3 \quad 17.35\%$$

Descendencia viable:

$$\frac{1.1133226 \times 10^5}{1.7020201 \times 10^5} = 65.41\%$$

Generación S₇

$$S_1S_2 \quad 7.59\%$$

$$S_1S_3 \quad 15.28\%$$

$$S_2S_2 \quad 2.69\%$$

$$S_2S_3 \quad 21.68\%$$

$$S_3S_3 \quad 18.69\%$$

Generación S₈

$$S_1S_2 \quad 7.12\%$$

$$S_1S_3 \quad 15.53\%$$

$$S_2S_2 \quad 2.36\%$$

$$S_2S_3 \quad 21.54\%$$

$$S_3S_3 \quad 19.70\%$$

Generación S₉

$$S_1S_2 \quad 6.77\%$$

$$S_1S_3 \quad 15.72\%$$

$$S_2S_2 \quad 2.13\%$$

$$S_2S_3 \quad 21.37\%$$

$$S_3S_3 \quad 20.45\%$$

Porcentaje de descendencia viable para las generaciones S_7 , S_8 y S_9 :

$$S_7 \frac{8.1728159 \times 10^{29}}{1.2394872 \times 10^{30}} = 65.95\%$$

$$S_8 \frac{4.4263134 \times 10^{59}}{6.6.94920 \times 10^{59}} = 66.45\%$$

$$S_9 \frac{1.3019884 \times 10^{119}}{7.8373000 \times 10^{119}} = 66.45\%$$

MODELO II

Patrón de dominancia: ♀ $S_1 \rightarrow S_2 \rightarrow S_3$ ♂ $S_2 \rightarrow S_1 \rightarrow S_3$

		1/3		1/3		♂		1/3	
		S_1	S_2	S_1	S_3	S_2	S_3	S_2	S_3
1/3	S_1	S_1S_1	S_1S_2	—	—	S_1S_2	S_1S_3		
	S_2	S_1S_2	S_2S_2	—	—	S_2S_2	S_2S_3		
♀	S_1	S_1S_1	S_1S_2	—	—	S_1S_2	S_1S_3		
	S_3	S_1S_3	S_2S_3	—	—	S_2S_3	S_3S_3		
1/3	S_2	—	—	S_1S_2	S_2S_3	—	—		
	S_3	—	—	S_1S_3	S_3S_3	—	—		

Generación S_1

$$S_1S_1 \quad 2/36 = 5.55\%$$

$$S_1S_2 \quad 6/36 = 16.67\%$$

$$S_1S_3 \quad 4/36 = 11.11\%$$

$$S_2S_2 \quad 2/36 = 5.55\%$$

$$S_2S_3 \quad 4/36 = 11.11\%$$

$$S_3S_3 \quad 2/36 = 5.55\%$$

Descendencia viable:

$$\frac{20}{36} \quad 55.55\%$$

- incompatible

	$\frac{1}{10} S_1$	$\frac{2}{10} S_1$	$\frac{3}{10} S_1$	$\frac{2}{10} S_2$	$\frac{1}{10} S_2$	$\frac{2}{10} S_3$	$\frac{1}{10} S_3$
$\frac{1}{10} S_1$	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{1}{10} S_2$	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{1}{10} S_3$	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{2}{10} S_1$	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{2}{10} S_2$	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{2}{10} S_3$	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{3}{10} S_1$	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{3}{10} S_2$	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{3}{10} S_3$	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{1}{10} S_1$	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{1}{10} S_2$	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{1}{10} S_3$	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{2}{10} S_1$	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{2}{10} S_2$	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{2}{10} S_3$	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{3}{10} S_1$	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{3}{10} S_2$	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{3}{10} S_3$	—	—	—	—	—	—	—

Generación S_2

- $S_1 S_1 = 21/400 = 5.25\%$
- $S_1 S_2 = 74/400 = 18.50\%$
- $S_1 S_3 = 56/400 = 14.00\%$
- $S_2 S_2 = 21/400 = 5.25\%$
- $S_2 S_3 = 56/400 = 14.00\%$
- $S_3 S_3 = 24/400 = 6.00\%$

Descendencia viable:

$$\frac{252}{400} = 63.00\%$$

NOTA: Las rejillas génicas de las generaciones S_3 a S_6 son similares, sólo varían los porcentajes de los genotipos diploides,

Generación S_3

S_1S_1 5.01%

S_1S_2 17.58%

S_1S_3 14.08%

S_2S_2 6.25%

S_2S_3 14.08

S_3S_3 6.70%

Descendencia viable:

$$\frac{161804}{254016} = 63.70\%$$

Generación S_4

4.51%

17.18%

14.12%

4.78%

14.95%

7.10%

Descendencia viable:

$$\frac{4.10067504 \times 10^9}{6.54513360 \times 10^9} = 62.65\%$$

Generación S_5

S_1S_1 4.42%

S_1S_2 16.21%

S_1S_3 14.88%

S_2S_2 4.56%

S_2S_3 15.13%

S_3S_3 7.94%

Descendencia viable:

$$\frac{4.2476376 \times 10^{19}}{6.7262142 \times 10^{19}} = 63.15\%$$

Generación S_6

4.06%

15.38%

15.50%

4.11%

15.64%

8.80%

Descendencia viable:

$$\frac{4.5826465 \times 10^{39}}{7.2169701 \times 10^{39}} = 63.50\%$$

MODELO III

Patrón de dominancia: $S_1 \text{---} S_2 \text{---} S_3$ ♀ y $S_1 \begin{matrix} \rightarrow S_2 \\ \searrow S_3 \end{matrix}$ ♂

donde \rightarrow dominancia y --- acción independiente.

		♂						
		$\frac{1}{3}$ S_1 S_2		$\frac{1}{3}$ S_1 S_3		$\frac{1}{3}$ S_2 S_3		
♀	$\frac{1}{3}$	S_1	-	-	-	-	-	$S_1 S_3$
		S_2	-	-	-	-	-	$S_2 S_3$
	$\frac{1}{3}$	S_1	-	-	-	-	$S_1 S_2$	-
		S_3	-	-	-	-	$S_2 S_3$	-
	$\frac{1}{3}$	S_2	$S_1 S_2$	$S_2 S_2$	$S_1 S_2$	$S_2 S_3$	-	-
		S_3	$S_1 S_3$	$S_2 S_3$	$S_1 S_3$	$S_3 S_3$	-	-

- incompatible

Generación S_1

$$S_1 S_2 \quad 4/36 = 11.11\%$$

$$S_1 S_3 \quad 4/36 = 11.11\%$$

$$S_2 S_2 \quad 1/36 = 2.78\%$$

$$S_2 S_3 \quad 6/36 = 16.67\%$$

$$S_3 S_3 \quad 1/36 = 2.78\%$$

Descendencia viable.

$$\frac{16}{36} = 44.44\%$$

		$\frac{4}{16}$		$\frac{4}{16}$		$\frac{1}{16}$		$\frac{6}{16}$		$\frac{1}{16}$	
		S_1	S_2	S_1	S_3	S_2	S_2	S_2	S_3	S_3	S_3
$\frac{4}{16}$	S_1	—	—	—	—	—	—	$\frac{24}{1024}$	$S_1 S_2$	$\frac{4}{1024}$	$\frac{4}{1024}$
	S_2	—	—	—	—	—	—	$\frac{24}{1024}$	$S_2 S_3$	$\frac{4}{1024}$	$\frac{4}{1024}$
$\frac{4}{16}$	S_1	—	—	—	—	$\frac{4}{1024}$	$\frac{4}{1024}$	$\frac{24}{1024}$	—	—	—
	S_1	—	—	—	—	$\frac{4}{1024}$	$\frac{4}{1024}$	$\frac{24}{1024}$	—	—	—
$\frac{1}{16}$	S_2	$\frac{4}{1024}$	$\frac{4}{1024}$	$\frac{4}{1024}$	$\frac{4}{1024}$	—	—	—	$\frac{6}{1024}$	$\frac{1}{1024}$	$\frac{1}{1024}$
	S_2	$\frac{4}{1024}$	$\frac{4}{1024}$	$\frac{4}{1024}$	$\frac{4}{1024}$	—	—	—	$\frac{6}{1024}$	$\frac{1}{1024}$	$\frac{1}{1024}$
$\frac{6}{16}$	S_2	$\frac{24}{1024}$	$\frac{24}{1024}$	$\frac{24}{1024}$	$\frac{24}{1024}$	—	—	—	—	—	—
	S_3	$\frac{24}{1024}$	$\frac{24}{1024}$	$\frac{24}{1024}$	$\frac{24}{1024}$	—	—	—	—	—	—
$\frac{1}{16}$	S_3	$\frac{4}{1024}$	$\frac{4}{1024}$	$\frac{4}{1024}$	$\frac{4}{1024}$	$\frac{1}{1024}$	$\frac{1}{1024}$	$\frac{6}{1024}$	$S_2 S_3$	—	—
	S_3	$\frac{4}{1024}$	$\frac{4}{1024}$	$\frac{4}{1024}$	$\frac{4}{1024}$	$\frac{1}{1024}$	$\frac{1}{1024}$	$\frac{6}{1024}$	$S_2 S_3$	—	—

Generación S_2

$$S_1 S_2 \quad \frac{120}{1024} = 11.72\%$$

$$S_1 S_3 \quad 120/1024 = 11.72\%$$

$$S_2 S_2 \quad 321/1024 = 3.13\%$$

$$S_2 S_3 \quad 232/1024 = 22.66\%$$

$$S_3 S_3 \quad 32/1024 = 3.13\%$$

Descendencia viable:

$$\frac{536}{1024} = 52.34\%$$

Nota: Las rejillas de las generaciones S_3 a S_7 son similares solo varían las proporciones de los genotipos diploides de cada generación.

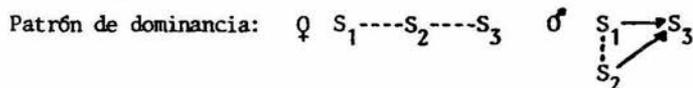
Generación S ₃		Generación S ₄		Generación S ₅	
S ₁ S ₂	11.69%		11.69%		11.69%
S ₁ S ₃	11.69%		11.69%		11.69%
S ₂ S ₂	3.09%		3.09%		3.09%
S ₂ S ₃	23.09%		23.04%		23.04%
S ₃ S ₃	3.09		3.09		3.09%

Descendencia viable: $\frac{4728}{8978} = 52.66\%$
 Descendencia viable: $\frac{23518755}{44707968} = 52.60\%$
 Descendencia viable: $\frac{1.16392 \times 10^{15}}{2.21253 \times 10^{15}} = 52.60\%$

Generación S ₆		Generación S ₇	
S ₁ S ₂	11.69%		11.69%
S ₁ S ₃	11.69%		11.69%
S ₂ S ₂	3.08%		3.08%
S ₂ S ₃	23.04%		23.04%
S ₃ S ₃	3.08%		3.08%

Descendencia viable: $\frac{2.85064 \times 10^{30}}{5.41881 \times 10^{30}} =$
 Descendencia viable: $\frac{1.7099564 \times 10^{61}}{3.2504662 \times 10^{61}} = 52.60\%$
 52.60%

MODELO IV.



		$\frac{1}{3}$		σ	$\frac{1}{3}$		$\frac{1}{3}$	
		s_1	s_2		s_1	s_3	s_2	s_3
\varnothing	$\frac{1}{3}$	s_1	—	—	—	—	—	—
		s_2	—	—	—	—	—	—
	$\frac{1}{3}$	s_1	—	$s_1 s_2$	—	—	$s_1 s_2$	$s_1 s_3$
		s_3	—	$s_2 s_3$	—	—	$s_2 s_3$	$s_3 s_3$
	$\frac{1}{3}$	s_2	$s_1 s_2$	—	$s_1 s_2$	$s_2 s_3$	—	—
		s_3	$s_1 s_3$	—	$s_1 s_3$	$s_3 s_3$	—	—

Generación S_1

$$S_1 S_2 \quad 6/36 = 16.66\%$$

$$S_1 S_3 \quad 4/36 = 11.11\%$$

$$S_2 S_3 \quad 4/36 = 11.11\%$$

$$S_3 S_3 \quad 2/36 = 5.55\%$$

Descendencia viable:

$$\frac{16}{36} = 44.44\%$$

- incompatible

		$\frac{3}{8}$		σ	$\frac{2}{8}$		$\frac{1}{8}$	
		s_1	s_2		s_1	s_3	s_2	s_3
\varnothing	$\frac{3}{8}$	s_1	—	—	—	—	$s_1 s_3$	$s_1 s_3$
		s_2	—	—	—	—	$s_2 s_3$	$s_2 s_3$
	$\frac{2}{8}$	s_1	—	$s_1 s_2$	—	—	$s_1 s_2$	$s_1 s_3$
		s_3	—	$s_2 s_3$	—	—	$s_2 s_3$	$s_3 s_3$
	$\frac{2}{8}$	s_2	$s_1 s_2$	—	$s_1 s_2$	$s_2 s_3$	—	—
		s_3	$s_1 s_3$	—	$s_1 s_3$	$s_3 s_3$	—	—
$\frac{1}{8}$	s_3	$s_1 s_3$	$s_2 s_3$	$s_1 s_3$	$s_3 s_3$	$s_2 s_3$	$s_3 s_3$	
	s_3	$s_1 s_3$	$s_2 s_3$	$s_1 s_3$	$s_3 s_3$	$s_2 s_3$	$s_3 s_3$	

Generación S_2

$$S_1 S_2 \quad 8/64 = 12.5\%$$

$$S_1 S_3 \quad 9/64 = 14.06\%$$

$$S_2 S_3 \quad 9/64 = 14.06\%$$

$$S_3 S_3 \quad 4/64 = 6.25\%$$

Descendencia viable:

$$\frac{30}{64} = 46.88\%$$

NOTA: Para las generaciones S_3 a S_{10} , la rejilla genética es ---
 igual, lo único que varía generación a generación son las -
 proporciones de los genotipos diploides.

Generación S_3		Generación S_4	Generación S_5
S_1S_2	12.50%	11.38%	11.07%
S_1S_3	14.05%	14.62%	14.56%
S_2S_3	14.05%	14.62%	14.56%
S_3S_3	8.50%	9.05%	9.69%
Descendencia viable:		Descendencia viable:	Descendencia viable:
$\frac{1768}{3600} = 49.11\%$		$\frac{776272}{1562912} = 49.67\%$	$\frac{7.51588 \times 10^{10}}{1.50649 \times 10^{10}} = 49.89\%$
Generación S_6		Generación S_7	Generación S_8
S_1S_2	10.74%	10.60%	10.49%
S_1S_3	14.65%	14.63%	14.64%
S_2S_3	14.65%	14.63%	14.64%
S_3S_3	9.93%	10.12%	10.21%
Descendencia viable:		Descendencia viable:	Descendencia viable:
$\frac{1.1289 \times 10^{22}}{2.2595 \times 10^{22}} = 49.96\%$		$\frac{2.54818 \times 10^{44}}{5.09770 \times 10^{44}} = 49.98\%$	$\frac{1.29853 \times 10^{89}}{2.59729 \times 10^{89}} = 49.99\%$
Generación S_9		Generación S_{10}	
S_1S_2	10.43%	10.40%	
S_1S_3	14.64%	14.46%	

Generación S_9

S_2S_3 14.64%

S_3S_3 10.28%

Generación S_{10}

14.46%

10.31%

Descendencia viable:

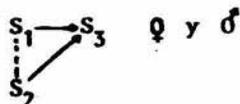
$$\frac{3.37227 \times 10^{178}}{6.74475 \times 10^{178}} = 49.99\%$$

Descendencia viable:

$$\frac{2.27442 \times 10^{357}}{4.54888 \times 10^{357}} = 49.99\%$$

MODELO V

Patrón de dominancia:



σ

		$\frac{1}{3}$		$\frac{1}{3}$		$\frac{1}{3}$	
		S_1	S_2	S_1	S_3	S_2	S_3
$\frac{1}{3}$	S_1	—	—	—	—	—	—
	S_2	—	—	—	—	—	—
	S_1	—	S_1S_2 $\frac{1}{18}$	—	—	S_1S_2 $\frac{1}{18}$	S_1S_3 $\frac{1}{18}$
		—	S_2S_3 $\frac{1}{18}$	—	—	S_2S_3 $\frac{1}{18}$	S_3S_3 $\frac{1}{18}$
	S_2	S_1S_2 $\frac{1}{18}$	—	S_1S_2 $\frac{1}{18}$	S_2S_3 $\frac{1}{18}$	—	—
		S_1S_3 $\frac{1}{18}$	—	S_1S_3 $\frac{1}{18}$	S_3S_3 $\frac{1}{18}$	—	—

- incompatible

Generación S_1

S_1S_2 3/18= 16.66%

S_1S_3 2/18= 11.11%

S_2S_3 2/18= 11.11%

S_3S_3 1/18= 5.56%

Descendencia viable:

$$\frac{8}{18} = 44.44\%$$

		$\frac{3}{8}$		$\frac{2}{8}$		$\frac{2}{8}$		$\frac{1}{8}$	
		S_1	S_2	S_1	S_3	S_2	S_3	S_3	S_3
$\frac{3}{8}$	S_1	—	—	—	—	—	—	$\frac{3/256}$	$\frac{3/256}$
	S_2	—	—	—	—	—	—	$\frac{3/256}$	$\frac{3/256}$
$\frac{2}{8}$	S_1	—	$\frac{6/128}$ $S_1 S_2$	—	—	$\frac{4/256}$ $S_1 S_2$	$\frac{4/256}$ $S_1 S_3$	$\frac{2/256}$ $S_1 S_3$	$\frac{2/256}$ $S_1 S_3$
	S_3	—	$\frac{6/128}$ $S_2 S_3$	—	—	$\frac{4/256}$ $S_2 S_3$	$\frac{4/256}$ $S_3 S_3$	$\frac{2/256}$ $S_3 S_3$	$\frac{2/256}$ $S_3 S_3$
$\frac{2}{8}$	S_2	$\frac{6/228}$ $S_1 S_2$	—	$\frac{4/256}$ $S_1 S_2$	$\frac{4/256}$ $S_2 S_3$	—	—	$\frac{2/256}$ $S_3 S_3$	$\frac{2/256}$ $S_3 S_3$
	S_3	$\frac{6/228}$ $S_1 S_3$	—	$\frac{4/256}$ $S_1 S_3$	$\frac{4/256}$ $S_3 S_3$	—	—	$\frac{2/256}$ $S_3 S_3$	$\frac{2/256}$ $S_3 S_3$
$\frac{1}{8}$	S_3	$\frac{3/256}$ $S_1 S_3$	$\frac{3/256}$ $S_2 S_3$	$\frac{2/256}$ $S_1 S_3$	$\frac{2/256}$ $S_3 S_3$	$\frac{2/256}$ $S_2 S_3$	$\frac{2/256}$ $S_3 S_3$	—	—
	S_3	$\frac{3/256}$ $S_1 S_3$	$\frac{3/256}$ $S_2 S_3$	$\frac{2/256}$ $S_1 S_3$	$\frac{2/256}$ $S_3 S_3$	$\frac{2/256}$ $S_2 S_3$	$\frac{2/256}$ $S_3 S_3$	—	—

- Incompatible

Generación S_2

$$S_1 S_2 \quad 4/32 = 12.5\%$$

$$S_1 S_3 \quad 5/32 = 15.62\%$$

$$S_2 S_3 \quad 5/32 = 15.62\%$$

$$S_3 S_3 \quad 3/32 = 9.38\%$$

Descendencia viable:

$$\frac{17}{32} = 53.12\%$$

Nota: Para las generaciones S_3 a S_{10} la rejilla genética es igual, lo único que varía generación a generación son las proporciones de cada cigoto. (genotipo diploide).

Generación S ₃	Generación S ₄	Generación S ₅
S ₁ S ₂ 11.24%	9.36%	8.28%
S ₁ S ₃ 17.13%	18.21%	18.36%
S ₂ S ₃ 17.13%	18.21%	18.36%
S ₃ S ₃ 14.71%	17.94%	20.17%
Descendencia viable:	Descendencia viable:	Descendencia viable:
$\frac{348}{578} = 60.2\%$	$\frac{154364}{242208} = 63.73\%$	$\frac{6.21306 \times 10^{10}}{9.53129 \times 10^{10}} = 65.18\%$
Generación S ₆	Generación S ₇	Generación S ₈
S ₁ S ₂ 7.55%	7.13%	6.88%
S ₁ S ₃ 18.41%	18.37%	18.33%
S ₂ S ₃ 18.41%	18.37%	18.33%
S ₃ S ₃ 21.41%	22.14%	22.54%
Descendencia viable:	Descendencia viable:	Descendencia viable:
$\frac{1.01562 \times 20^{22}}{1.54408 \times 10^{22}} = 65.77\%$	$\frac{2.72307 \times 10^{44}}{4.12592 \times 10^{44}} = 65.99\%$	$\frac{1.96004 \times 10^{89}}{2.96604 \times 10^{89}} = 66.08\%$
Generación S ₉	Generación S ₁₀	
S ₁ S ₂ 6.73%	6.65%	
S ₁ S ₃ 18.30%	18.28%	
S ₂ S ₃ 18.30%	18.28%	
S ₃ S ₃ 22.77%	22.90%	
Descendencia viable:	Descendencia viable:	
$\frac{1.016011 \times 10^{174}}{1.536712 \times 10^{174}} = 66.12\%$	$\frac{2.730557 \times 10^{358}}{4.129119 \times 10^{358}} = 66.13\%$	

FE DE ERRATAS

Pag. 3, 2º párrafo

Dice: "Robles y colaboradores en 1980, compraron en varios..."

Debe decir: "Robles y colaboradores en 1980, compararon en varios..."

Pag. 20, 1º renglon

Dice: "a la producida por los alelos A o por si solos"

Debe decir: "a la producida por los alelos A o a por si solos."

Pag. 22, 3º párrafo

Dice: "Para la expansión del girasol en México se ha recurrido a la importancia de híbridos..."

Debe decir: "Para la expansión del girasol en México se ha recurrido a la importación de híbridos..."