

COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN FITOSANIDAD

FITOPATOLOGÍA

**GANANCIA EN CICLOS DE SELECCIÓN
RECURRENTE DE FAMILIAS S₁ DEMAÍZ (*Zea
mays* L.) PARA RENDIMIENTO Y RESISTENCIA
AL CARBÓN DE LA ESPIGA (*Sporisorium
reilianum* f.sp. *zeae*)**

GELASINO DÍAZ RAMÍREZ

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

2020

La presente tesis titulada: **Ganancia en ciclos de selección recurrente de familias S₁ de maíz** (*Zea mays* L.) **para rendimiento y resistencia al carbón de la espiga** (*Sporisorium reilianum* f.sp. *zeae*), realizada por el alumno: **Gelasino Díaz Ramírez** bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
FITOSANIDAD FITOPATOLOGÍA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO

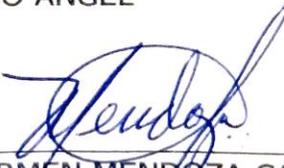


DR. CARLOS DE LEÓN GARCÍA DE ALBA

ASESOR

DR. DANIEL NIETO ÁNGEL

ASESORA



DRA. MA. DEL CARMEN MENDOZA CASTILLO

Montecillo, Texcoco, Estado de México, agosto de 2020

GANANCIA EN CICLOS DE SELECCIÓN RECURRENTE DE FAMILIAS S₁ DE MAÍZ (*Zea mays* L.) PARA RENDIMIENTO Y RESISTENCIA AL CARBÓN DE LA ESPIGA (*Sporisorium reilianum* f.sp. *zeae*)

Gelasino Díaz Ramírez, M. en C,

Colegio de postgraduados, 2020

RESUMEN

El carbón de la espiga, inducido por *Sporisorium reilianum* f.sp. *zeae*, es una enfermedad que causa importantes pérdidas en el cultivo de maíz en regiones propicias para el desarrollo de la enfermedad. El objetivo en este trabajo fue evaluar la respuesta a la selección de seis ciclos de selección recurrente de maíz de endospermo blanco y cinco ciclos de endospermo amarillo para rendimiento de grano, resistencia al carbón de la espiga y caracteres agronómicos deseables. Los diferentes ciclos en las dos poblaciones de maíz fueron obtenidos por el método de selección recurrente de familias S₁. Las poblaciones provenientes de los diferentes ciclos de selección se evaluaron en un ensayo para medir el rendimiento y los caracteres de interés. En otro ensayo las poblaciones fueron inoculadas para medir el progreso de la resistencia a la enfermedad y evaluar un nuevo método de inoculación. Se utilizó un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones para el ensayo de rendimiento y dos repeticiones para el ensayo inoculado. El híbrido BG1384W se utilizó como testigo. Los dos grupos de poblaciones mostraron un incremento en la resistencia de 0.94 y 1.2 % ciclo⁻¹; para rendimiento de grano se obtuvo una ganancia genética de 272.9 y 620 kg/ha ciclo⁻¹ para las poblaciones de endospermo blanco y amarillo, respectivamente. Se concluye que la selección recurrente de familias S₁ fue eficiente e incrementó el rendimiento de grano y la resistencia al carbón de la espiga en ambas poblaciones.

Palabras claves: Familias S₁, resistencia poligénica, resistencia genética.

**GAIN IN RECURRENT SELECTION CYCLES OF MAIZE S₁ FAMILIES
(*Zea mays* L.) FOR YIELD GRAIN AND RESISTANCE OF HEAD SMUT
(*Sporisorium reilianum* f.sp. *zeae*)**

Gelasino Díaz Ramírez, M. en C,

Colegio de postgraduados, 2020

ABSTRACT

Head smut induced by *Sporisorium reilianum* f.sp. *zeae*, is a disease that causes significant losses in the cultivation of maize in regions conducive to the development of the disease. The objective of this work was to evaluate the response to the selection of six cycles of recurrent selection of white endosperm corn and five cycles of yellow endosperm for grain yield, resistance to head smut and desirable agronomic traits. The different cycles in the two maize populations were obtained by the S₁ family recurrent selection method. Populations from different selection cycles were evaluated in one trial to measure performance and traits of interest; In another trial, populations were inoculated to measure the progress of disease resistance and to evaluate a new method of inoculation. A randomized complete block design with three replications for the performance assay and two replications for the inoculated assay was used. The BG1384W hybrid was used as a control. The two population groups showed an increase in resistance of 0.94 and 1.2 % cycle⁻¹; for grain yield, a genetic gain of 272.9 and 620 kg/ha cycle⁻¹ was obtained for the white and yellow endosperm populations, respectively. It is concluded that the recurrent selection of S₁ families was efficient and increased grain yield and the resistance of the head smut in both populations.

Key words: S₁ families, polygenic resistance, genetic resistance.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca número 926455 para realizar mis estudios de postgrado.

Al Colegio de Postgraduados por las facilidades y contribución en el proceso de formación académica, profesional y personal

Al Dr. Carlos De León por su amistad y apoyo en la dirección, planeación, ejecución y culminación de esta investigación.

A la Dra. Ma. Del Carmen Mendoza Castillo por su apoyo, acertadas aportaciones y sugerencias que enriquecieron este trabajo de investigación.

Al Dr. Daniel Nieto Ángel por la orientación y aportaciones a este trabajo de investigación.

Al Dr. Daniel Téliz Ortiz por su apoyo en la culminación de este trabajo.

A mis compañeros de generación por los momentos compartidos y que de alguna manera participaron en la realización de esta tesis.

Al personal del Postgrado de Fitopatología que hicieron de mi estancia en el Colegio de Postgraduados una agradable experiencia

CONTENIDO

RESUMEN	iii
ABSTRACT	iv
AGRADECIMIENTOS	v
LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE CUADROS	x
I. INTRODUCCIÓN	1
Objetivos.....	3
Objetivo general.....	3
Objetivos específicos	3
Hipótesis	3
II. REVISIÓN DE LITERATURA	4
Generalidades de las gramíneas	4
El maíz (<i>Zea mays</i> L.).....	4
Maíz de endospermo blanco y amarillo	5
Principales enfermedades del cultivo de maíz.....	5
Carbones	6
El carbón de la espiga del maíz (<i>Sporisorium reilianum</i> f. sp. <i>zeae</i>).....	7
Ciclo biológico del carbón de la espiga.....	8
Control del carbón de la espiga	10
Resistencia genética al carbón de la espiga.....	11
Mejoramiento genético en maíz.....	12
Selección recurrente	12
Selección recurrente de familias S ₁	13
III. MATERIALES Y MÉTODOS	14
Descripción del área de estudio.....	14
Germoplasma de maíz a evaluar.....	14
Prueba de viabilidad de semillas de ambas poblaciones.....	16
Siembra de los ensayos de evaluación.....	17
Inóculo	17

Germinación de semillas de maíz con diferentes concentraciones de pegamento blanco (Resistol®).....	17
Inoculación de semillas.....	18
Ensayos con inoculación artificial en las poblaciones blanca y amarilla.....	18
Variabes a estudiar.....	18
Cosecha.....	20
Análisis de datos.....	21
IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	22
Prueba de viabilidad de semillas en ambas poblaciones.....	22
Tratamiento de semillas de maíz con pegamento blanco (Resistol®).....	23
Inoculación artificial de semillas con teliosporas.....	24
Ganancias genéticas en los diferentes ciclos de mejoramiento en la población de endospermo blanco.....	26
Ensayo de rendimiento de la población blanca.....	26
Ensayo inoculado población blanca.....	33
Ganancias genéticas en los diferentes ciclos de mejoramiento en la población de endospermo amarillo.....	38
Ensayo de rendimiento población amarilla.....	38
Ensayo de la población amarilla inoculada.....	44
V. CONCLUSIONES.....	49
VI. LITERATURA CITADA.....	50

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Síntomas del carbón de la espiga (<i>S. reilianum</i>) en inflorescencias de maíz. 1A. Mazorca con masas de teliosporas. 1B. Espiguillas de la inflorescencia masculina invadida con carbón. 1C. Filodia en inflorescencia masculina (panoja). 1D. Filodia en inflorescencia femenina (mazorca).....	8
Figura 2. Ciclo de vida de <i>Sporisorium reilianum</i> f.sp. <i>zeae</i> en maíz. Tomado y modificado de Piepenbring (2009).....	9
Figura 3. 3A y 3B. Teliosporas. 3C, 3D, 3E y 3F. Germinación de teliosporas. 3G, 3H y 3I. Basidiosporas. 3J. Colonias en PDA obtenidas a partir del aislamiento de basidiosporas. Las fotografías fueron tomadas en el microscopio óptico a 40X.....	10
Figura 4. Pruebas de adhesión de teliosporas a semillas de maíz con 50 % de concentración de pegamento blanco (4D), 40 % (4C), 30 % (4B) y 20 % (4A).....	25
Figura 5. Comparación de adhesión de teliosporas en semillas de maíz con pegamento blanco 20 % (5A), carboxilmetilcelulosa de sodio (NaCMC) 1 % (5B) y grenetina 10 % (5C).....	25
Figura 6. Regresión lineal para los caracteres días a floración masculina (DFM), días a floración femenina (DFF), altura de planta (Alt Pta) y altura de mazorca (Alt Maz). Población de grano blanco.....	27
Figura 7. Regresión lineal para la variable índice de altura (Ind Alt) y ASI. Población de grano blanco.....	28
Figura 8. Regresión lineal para severidad de roya e incidencia del carbón de la espiga (<i>S. reilianum</i>) y rendimiento de grano ($t\ ha^{-1}$). Población de grano blanco.....	30
Figura 9. Regresión lineal para los caracteres días a floración masculina (DFM), días a floración femenina (DFF), altura de planta (Alt Pta) y altura de mazorca (Alt Maz). Población de grano blanco inoculada.....	34
Figura 10. Regresión lineal para índice de altura (Índ Alt) y ASI. Población de grano blanco inoculada.....	35
Figura 11. Regresión lineal para incidencia del carbón (Incid carbón) con infección natural e inoculación artificial (Incid carb-inoc) con rendimiento de grano ($t\ ha^{-1}$).....	36

Figura 12. Regresión lineal para los caracteres días a floración masculina (DFM), días a floración femenina (DFF), altura de planta (Alt Pta) y altura de mazorca (Alt Maz). Población de grano amarillo.....	40
Figura 13. Regresión lineal para índice de altura (Ind Alt) y ASI. Población de grano amarillo.....	41
Figura 14. Regresión lineal para severidad en roya, incidencia del carbón de la espiga (<i>S. reilianum</i>) y rendimiento de grano (t ha ⁻¹). Población de grano amarillo.....	42
Figura 15. Regresión lineal para los caracteres días a floración masculina (DFM), días a floración femenina (DFF), altura de planta (Alt Pta) y altura de mazorca (Alt Maz). Población de grano amarillo inoculada.....	46
Figura 16. Regresión lineal para índice de altura (Ind Alt) y ASI. Población de grano amarillo inoculada.....	47
Figura 17. Regresión lineal para incidencia del carbón con infección natural (Incid carbón) e inoculación artificial (Incid carbón-inoc) y rendimiento de grano (t ha ⁻¹).....	48

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Ciclos de selección y origen de germoplasma con endospermo blanco y amarillo.....	16
Cuadro 2. Porcentaje de germinación de las semillas de los diferentes ciclos en las dos poblaciones de maíz.....	23
Cuadro 3. Porcentaje de germinación de semillas de maíz tratadas con diferentes concentraciones de pegamento blanco (Resistol®).....	24
Cuadro 4. Comparación de medias de los caracteres agronómicos evaluados en campo en la población de endospermo blanco.....	32
Cuadro 5. Porcentaje de ganancias genéticas (ΔG) ciclo ⁻¹ , obtenidas mediante regresión lineal de los diferentes caracteres evaluados en la población de maíz de endospermo blanco.....	33
Cuadro 6. Comparación de medias de los caracteres agronómicos evaluados en campo en la población de grano blanco inoculada.....	37
Cuadro 7. Porcentaje de ganancias genéticas (ΔG) ciclo ⁻¹ obtenidas mediante regresión lineal de los diferentes caracteres evaluados en la población de endospermo blanco inoculada.....	37
Cuadro 8. Porcentaje de ganancias genéticas (ΔG) ciclo ⁻¹ obtenidas mediante regresión lineal en los diferentes caracteres evaluados de la población de endospermo amarillo.....	43
Cuadro 9. Comparación de medias de los caracteres agronómicos evaluados en campo en la población de maíz de grano amarillo.....	44
Cuadro 10. Comparación de medias de los caracteres agronómicos evaluados en campo en la población de grano amarillo inoculada.....	48
Cuadro 11. Porcentaje de ganancias genéticas (ΔG) ciclo ⁻¹ obtenidas mediante regresión lineal de los diferentes caracteres evaluados de la población de maíz de endospermo amarillo inoculada.....	49

I. INTRODUCCIÓN

El maíz es ampliamente cultivado en todo el mundo, superando en producción al trigo y al arroz (FAOSTAT, 2018), es el cereal con mayor demanda como producto alimenticio, para consumo humano y animal, así como materia prima para la industria (Eckhoff *et al.*, 2003; Kaul *et al.*, 2019). En 2018, se obtuvo una producción mundial de 1 147 millones de toneladas (Mt). De la producción total, 90 % es maíz de endospermo amarillo y solo 10 % corresponde a grano con endospermo blanco. Los principales países productores del cereal son: Estados Unidos, China, Brasil, la Unión Europea y Argentina. México ocupa el 7° lugar, aportando 2.4 % de la producción mundial (FAOSTAT, 2018; SIAP-SAGARPA, 2018).

En México, el maíz de endospermo blanco ocupa la mayor extensión sembrada, con 86 % de la producción total, el de grano amarillo ocupa 7 % y el resto pertenece a endospermo de otros colores (SIAP-SAGARPA, 2018). Este cultivo es trascendente, ya que el país es centro de origen de este grano (Matsuoka *et al.*, 2002). En 2018, se obtuvo una producción de 27 169 400 t con un rendimiento promedio de 3.9 t ha⁻¹, siendo los principales estados productores Sinaloa, Jalisco, Estado de México y Michoacán, aportando más de 50 % de la producción nacional (SIAP, 2018). Sin embargo, la producción se ve afectada por plagas y enfermedades. Una de las enfermedades fúngicas de importancia económica es el carbón de la espiga causado por el basidiomiceto *Sporisorium reilianum* f.sp. *zeae* que se encuentra distribuido en varias entidades productoras del cereal (Aquino *et al.*, 2011). El inóculo se encuentra en el suelo donde infecta a la planta durante la germinación, moviéndose en forma sistémica dentro de la plántula. Es un patógeno biotrófico, se desarrolla sistemáticamente por los haces vasculares, hasta llegar a los primordios florales, donde los síntomas se pueden observar en ambas inflorescencias, ya sea como una masa carbonosa pulverulenta o por filodia, causando la pérdida de rendimiento (Martínez *et al.*, 2002).

En nuestro país, durante la década de 1960-1970, la enfermedad ocasionó grandes pérdidas. En 2003, la enfermedad volvió a retomar importancia provocando daños severos en valles del altiplano incluyendo el valle del Mezquital, donde las condiciones

son favorables para el desarrollo de la enfermedad (Aquino *et al.*, 2011; Ramírez *et al.*, 2011). El manejo de la enfermedad ha sido complicado, por ser un patógeno que se encuentra infestando el suelo, por su mecanismo de infección y por presentar síntomas muy discretos durante el desarrollo vegetativo, con signos notorios hasta en la etapa de floración (Matyac y Kommedahl, 1985). Actualmente, el uso de cultivares resistentes es una solución viable y ecológica; aunque se ha trabajado poco en el desarrollo de variedades con resistencia genética a la enfermedad. Es por ello que, en 2006 y 2007, el Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Alimentaria (SENASICA), la Dirección General de Sanidad Vegetal (DGSV) y el Colegio de Postgraduados (CP) iniciaron los proyectos de mejoramiento genético PM0531 y PM0542, con el objetivo de mejorar poblaciones de grano blanco y amarillo y generar variedades sintéticas con resistencia genética a la enfermedad, cuya semilla compite en rendimiento con híbridos comerciales pero es más barata, puede sembrarse por varios ciclos y, además, presenta caracteres agronómicos deseables y resistencia al carbón de la espiga.

Para la formación de las poblaciones base, con endospermo blanco o amarillo, se colectaron diferentes materiales con características agronómicas deseables, en la región del altiplano de México. Para el mejoramiento de los diferentes ciclos de las poblaciones base y el desarrollo de variedades sintéticas se siguió el método de selección recurrente de familias S_1 (Hallauer *et al.*, 2010). En el presente trabajo se evaluaron seis ciclos (C_0 - C_5) de selección S_1 recurrente en la población de maíz de endospermo blanco y cinco ciclos (C_0 - C_4) en la población de endospermo amarillo con el objetivo de determinar sus ganancias genéticas para varios caracteres agronómicos deseables, incluyendo rendimiento de grano, altura de planta y mazorca, índice de altura, sincronía floral, materia seca, número de hojas y resistencia al carbón de la espiga.

Objetivos

Objetivo general

Evaluar la respuesta genética en seis ciclos de selección recurrente de familias S_1 de dos poblaciones de maíz (C_0 - C_5) para caracteres agronómicos deseables y resistencia al carbón de la espiga causado por *S. reilianum*.

Objetivos específicos

- 1) Evaluar la eficiencia del método de selección recurrente de familias S_1 para rendimiento de grano y caracteres agronómicos y de resistencia al carbón de la espiga.
- 2) Determinar la ganancia genética entre los diferentes ciclos de selección.

Hipótesis

- 1) Con el mejoramiento poblacional de selección recurrente S_1 se mantiene una población de amplia variabilidad genética, lo que permitirá continuar mejorando los caracteres agronómicos deseables y la resistencia al carbón de la espiga a través de nuevos ciclos de selección.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

Generalidades de las gramíneas

Varias gramíneas de importancia económica están incluidas en la familia Poaceae, con aproximadamente 800 géneros y 11 000 especies que crecen en todas las regiones climáticas, presentando características muy variables en su morfología, hábitat y ecología (GPWG, 2001; Peterson, 2013). Dentro de este grupo, se encuentran especies de importancia económica incluyendo: maíz (*Zea mays* L.), trigo (*Triticum aestivum* L.), arroz (*Oryza sativa* L.), avena (*Avena sativa* L.), sorgo (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) y caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.) (Grass Phylogeny Working Group II, 2012; Peterson, 2013).

El maíz (*Zea mays* L.)

El maíz es una gramínea de la familia Poaceae, subfamilia Panicoideae, tribu Andropogoneae (Acosta, 2009; Peterson, 2013). Es una monocotiledónea anual, de crecimiento determinado, de porte robusto, con tallo simple que puede alcanzar 4 m de altura. Es monoica, presenta inflorescencias masculina y femenina separadas en la misma planta. El cultivo tiene una amplia distribución y rango de adaptación ya que se encuentra en latitudes del Ecuador hasta 50° Norte y Sur, en altitudes desde el nivel del mar hasta 3 400 msnm, con necesidades hídricas de 700 a 1 300 mm, con temperatura óptima de crecimiento de 18 a 24 °C, se desarrolla en suelos franco-limosos, franco-arcillosos y franco-arcillosos-limosos y requerimiento de pH de 5.5-7.5 (SIAP-SAGARPA, 2018).

La diversidad genética que presenta el maíz en México, es el resultado de la cuidadosa selección que han realizado los agricultores por generaciones. En el país, se encuentran 64 de 220 razas que existen en el continente americano, representando 29 % de ese total (CONABIO, 2011). Este cultivo es parte importante en la vida de los mexicanos, a través de diferentes usos y productos como: nixtamal, masa, harina, bebidas, cereales, botanas, cosméticos, productos farmacéuticos, biocombustible, almidón, aceite comestible y alimentos balanceados, entre otros (Fernández *et al.*, 2013). La amplia gastronomía de bebidas y platillos que existen a lo largo de la República Mexicana es

propia de cada región, asociados a las diferentes culturas y costumbres (SIAP-SAGARPA, 2019).

Maíz de endospermo blanco y amarillo

La gran diversidad del maíz no solamente se puede apreciar por sus diferentes formas y tamaños de planta, sino también por el color de sus granos, incluyendo: blanco, amarillo, rojo, negro y azul; entre los que se pueden derivar aproximadamente 20 tonalidades diferentes, pero los de mayor producción corresponde a los dos primeros (SIAP-SAGARPA 2018).

De la producción total de granos de maíz en el mundo, el grano amarillo presenta el mayor porcentaje, tanto en superficie sembrada como en volumen de producción, con la excepción de nuestro país y otros pocos en el mundo, donde el maíz blanco ocupa el primer lugar en superficie sembrada, producción y consumo (SIAP-SAGARPA, 2018; Donnet *et al.*, 2012). A nivel nacional, el grano de endospermo amarillo se produce para uso pecuario (77.2 %), industrial (16.3 %) y para consumo humano (4.8 %). Es por ello que, en 2018, México importó 16 970 271 t para suplir su demanda, ya que la producción del país satisface solamente 24 % de los requerimientos nacionales. Los principales estados que producen maíz amarillo son Chihuahua, Jalisco y Tamaulipas, cubriendo 80 % del total de la producción nacional (SIAP-SAGARPA, 2018).

El grano blanco ocupa la mayor superficie sembrada a nivel nacional, cubre por completo la demanda nacional y su principal uso es el consumo humano, con 345.6 kg *per cápita* anual. Su importancia radica en la aportación de proteínas y carbohidratos esenciales para la nutrición y la seguridad alimentaria de nuestro país. Del total de producción de maíz blanco, 71.6 % es dirigido para el consumo humano, 18.9 % para uso pecuario y 4.8 % es para exportación. El 54.5 % del maíz blanco se produce en los estados de Sinaloa, Jalisco, México y Michoacán (SIAP-SAGARPA, 2018).

Principales enfermedades del cultivo de maíz

La presencia de enfermedades se ve favorecida principalmente por la susceptibilidad del hospedante y las condiciones ambientales. Por tanto, las pérdidas asociadas a los

fitopatógenos están determinadas por las regiones ecológicas, susceptibilidad del cultivo, la aparición de nuevas razas de patógenos y el manejo agronómico.

El cultivo del maíz, como la mayoría de las especies domesticadas, es susceptible a diversas plagas y enfermedades que afectan su desarrollo y disminuyen su rendimiento. Los hongos y oomicetos son los principales fitopatógenos que causan pérdidas en este cultivo que pueden presentarse durante todo el ciclo de la planta, siendo las más importantes la pudrición de raíces causado por *Pythium* sp., *Fusarium* sp., pudrición de la raíz y de la corona por *Rhizoctonia* sp.; enfermedades foliares inducidas por *Exserohilum* sp. (sin. *Helminthosporium* spp.), *Bipolaris* sp. (*Helminthosporium* spp.) y *Physoderma* sp., mildius causados por *Peronosclerospora* spp., *Sclerospora* sp. y *Sclerophthora* sp.; carbones causados por *Ustilago maydis* y *Sporisorium reilianum*; royas inducidas por *Puccinia* spp.; pudriciones del tallo por *Gibberella* sp., *Stenocarpella* spp. (sin. *Diplodia* spp.), *Fusarium* spp. y *Pythium* sp.; pudrición de grano y mazorca por *Aspergillus* spp., *Stenocarpella* spp. (sin. *Diplodia* spp.) y *Fusarium* spp. También los virus, bacterias, mollicutes y nemátodos son fitopatógenos que atacan al maíz, pero causan menores pérdidas (Munkvold and White, 2016).

Carbones

Los carbones son un grupo diverso que abarca 93 géneros y 1 650 especies, que infectan a cultivos de importancia económica, en su mayoría gramíneas. Pertenecen a la División Basidiomycota, Clase Ustilaginomycetes, con dos Ordenes, Urocystales y Ustilaginales, Familia Ustilagineaceae y dos Géneros, *Sporisorium* y *Ustilago* (Vanky, 2012). El nombre de carbón hace referencia a que las esporas son de color negro a café oscuro.

Este grupo comparte ciertas características, son patógenos no obligados, forman estructuras de resistencia conocidas como teliosporas y son enfermedades monocíclicas (Piepenbring, 2009). Las teliosporas germinan por medio de un basidio del que se originan basidiosporas haploides por gemación (Ingold, 1984). La hifa infectiva se produce solamente cuando se lleva a cabo el apareamiento de dos basidiosporas haploides de diferente tipo de compatibilidad, con el apareamiento regulado por dos loci, *a* y *b* (Bakkeren *et al.*, 2008).

Una vez dentro de la planta, el hongo crece de manera intracelular y produce pequeñas manchas cloróticas poco visibles en hojas de plantas infectadas (Martínez *et al.*, 2002). Los síntomas de la enfermedad se observan en los tejidos florales, donde se lleva a cabo la esporogénesis en donde las inflorescencias son reemplazadas por una masa pulverulenta de teliosporas de color negro a café oscuro, de donde deriva el término “carbón”, que es el aspecto que toman las inflorescencias. El género *Ustilago* sp. es la excepción, ya que puede atacar a cualquier parte de la planta y causar tumores (Brefort *et al.*, 2009).

El maíz es afectado por tres tipos de carbonos, incluyendo el carbón común (*Ustilago maydis*), el carbón de la espiga *Sporisorium reilianum* f.sp. *zeae* (sin. *Sphacelotheca reiliana*) y el falso carbón (*Ustilaginoidea virens*) (Munkvold and White, 2016).

El carbón de la espiga del maíz (*Sporisorium reilianum* f. sp. *zeae*)

El carbón de la espiga es una enfermedad inducida por el hongo *S. reilianum* f.sp. *zeae* Kühn) Langdon y Fullerton (Basidiomycota, Ustilaginaceae), (sin. *Sphacelotheca reiliana* Khün) Clinton, que se encuentra infestando el suelo, tiene crecimiento biotrófico e infecta solamente al maíz. En las primeras etapas de infección, la hifa infectiva penetra por la raíz de la plántula, invade los haces vasculares y crece de modo sistémico a través del floema (Kruger, 1962; Qi *et al.*, 2019). En la etapa reproductiva de la planta las inflorescencias son reemplazadas por una masa carbonosa compuesta por teliosporas (Martínez *et al.*, 2002; Qi *et al.*, 2019). Los síntomas son difíciles de observar en las primeras etapas de la infección; sin embargo, algunos autores han reportado manchas cloróticas en hojas (Matyac y Kommendhal, 1985; Martínez *et al.*, 2002; Quezada *et al.*, 2015).

También se ha reportado enanismo en las plantas infectadas (Stromberg *et al.*,1984; Halisky, 1963). Los síntomas y signos son visibles hasta la etapa de floración cuando la panoja, la espiga, o ambas, son reemplazadas de forma parcial o completa por una masa pulverulenta de color negro que contiene teliosporas, estructuras reproductivas del hongo (Matyac, 1985) (Figuras 1A y 1B). También se puede observar filodia en ambas inflorescencias (Figuras 1C y 1D).

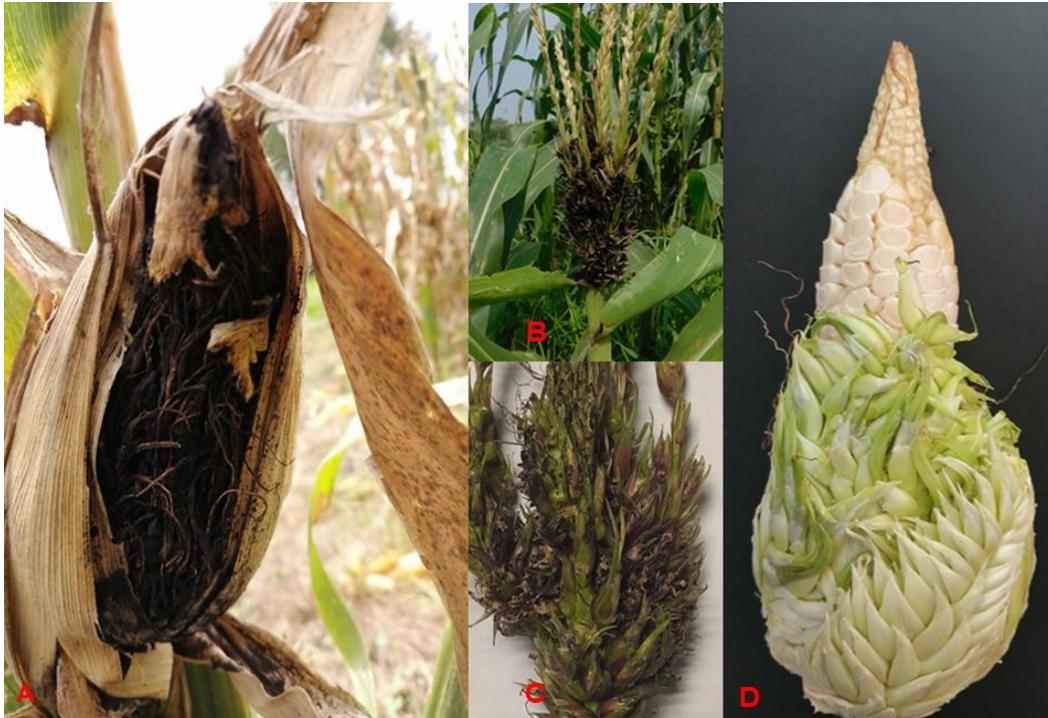


Figura 1. Síntomas desarrollados por *S. reilianum* en inflorescencias de maíz. 1A. Mazorca con masas de teliosporas. 1B. Espiguillas de la inflorescencia masculina invadida con carbón. 1C. Filodia en inflorescencia masculina (panoja). 1D. Filodia en inflorescencia femenina (mazorca).

Ciclo biológico del carbón de la espiga

Las teliosporas son estructuras de resistencia que pueden permanecer en estado latente en el suelo por varios años y que germinan cuando se presentan las condiciones favorables de temperatura y humedad formando un basidio, del que se originan las basidiosporas o esporidias haploides con diferentes tipos de compatibilidad.

Las esporidias compatibles se fusionan originando hifas infectivas dicarióticas que infectan a las plántulas de maíz a través del floema del mesocótilo, propagándose por

este tejido hasta alcanzar el meristemo apical (Figuras 2 y 3) (Martínez *et al.*, 2000, Martínez *et al.*, 2002). Las hifas infectivas del hongo crecen de manera intracelular, aunque se pueden observar en los espacios intercelulares del hospedante (Martínez *et al.*, 1999). La infección en etapas tempranas no provoca alteraciones, lo que si sucede hasta la floración cuando los síntomas del carbón son visibles (Figura 2) (Martínez *et al.*, 2002). La dispersión del inóculo se realiza principalmente por viento, agua, maquinaria, equipos de trabajo, insectos y semillas contaminadas, así como residuos de la cosecha anterior que permanecen infestando el suelo y convirtiéndose en la principal fuente del inóculo para el siguiente ciclo de siembra (CESAVEM, 2015).



Figura 2. Ciclo de vida de *Sporisorium reilianum* f.sp. *zae* en maíz. Tomado y modificado de Piepenbring (2009).

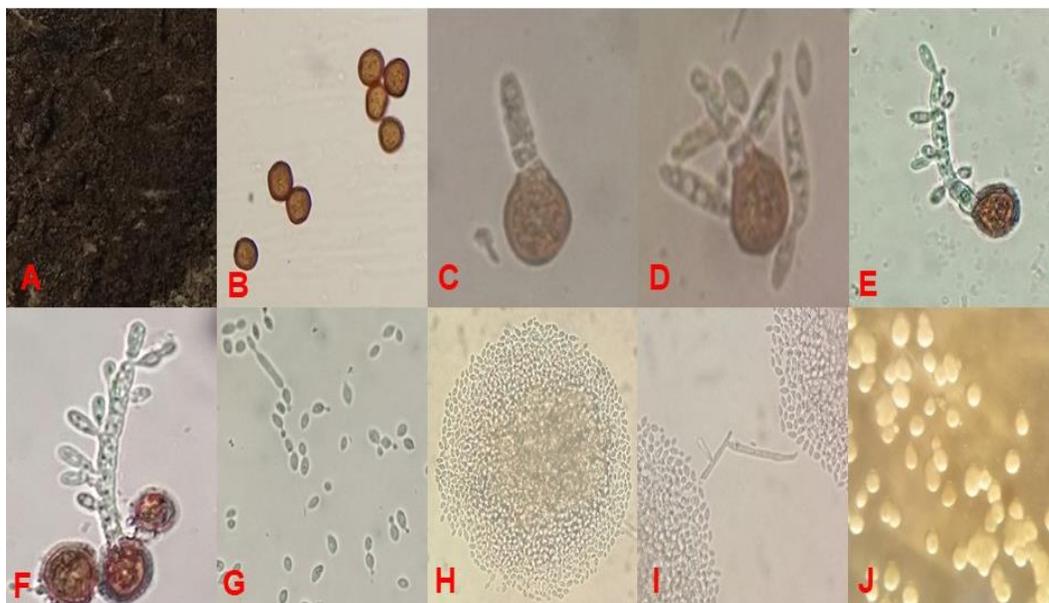


Figura 3. 3A y 3B. Teliosporas. 3C, 3D, 3E y 3F. Germinación de teliosporas. 3G, 3H y 3I. Basidiosporas. 3J. Colonias en PDA obtenidas a partir del aislamiento de basidiosporas. Las fotografías fueron tomadas en el microscopio óptico a 40X.

Control del carbón de la espiga

El control del patógeno ha sido complicado debido a que el inóculo se encuentra en el suelo e infecta al hospedante en etapas tempranas de germinación y desarrollo vegetativo. Los métodos de control recomendados que muestran cierta eficiencia son el control químico, cultural y genético. Este último consiste en desarrollar variedades con resistencia genética al carbón. En plantas adultas infectadas se recomienda cortar la parte afectada de la planta y enterrarla o incinerarla para evitar la diseminación del inóculo. También, se recomienda la rotación de cultivos con leguminosas; sin embargo, estos métodos son poco eficaces ya que las teliosporas pueden permanecer en el suelo por varios años. El uso de fungicidas como Captán (2.5 kg/ 100 kg de semilla), Propiconazole (0.5 L/ 40 kg de semilla) y Tebuconazole (1.5 L/ 100 kg de semilla) han mostrado eficiencia en disminuir la incidencia del carbón de la espiga (CESAVEM, 2015).

Resistencia genética al carbón de la espiga

Los organismos vivos, como parte de la evolución y como estrategia de sobrevivencia, reaccionan a diferentes estímulos internos o externos y desarrollan mecanismos de defensa como parte de una respuesta genética. Las plantas, a lo largo de la línea evolutiva, han desarrollado diferentes tipos de respuesta de defensa frente a patógenos que los atacan y éstos a su vez, han evolucionado en conjunto con las plantas para manipular estas respuestas.

En maíz, como en todas las plantas, se pueden encontrar dos tipos de respuesta de resistencia genética. Resistencia cualitativa, vertical o monogénica, la cual está controlada por uno o pocos genes. Estos caracteres pueden ser fácilmente transferidos de un genotipo a otro, pero la durabilidad de la resistencia puede verse comprometida por la virulencia de los patógenos y la aparición de nuevas razas fisiológicas (Zhang *et al.*, 2013). Otro tipo de resistencia es la resistencia cuantitativa, parcial, resistencia de campo, resistencia de planta adulta o resistencia poligénica, que está basada en genes múltiples y ha mostrado mayor durabilidad. Los fitomejoradores reconocen la importancia de este tipo de resistencia para utilizarlo en el mejoramiento genético de cultivos de importancia económica (Nicks *et al.*, 2015).

S. reilianum agente causal del carbón de la espiga del maíz, presenta una resistencia cuantitativa dada por el locus qHSR1, que porta el gen *zmWAK* localizada en la membrana plasmática y se expresa principalmente en el mesocótilo, y actúa en las primeras etapas del proceso de infección donde inhibe la dispersión de la hifa infectiva del hongo (Zuo *et al.*, 2014). Otros genes que participan en la inhibición de las hifas infectivas del hongo son *zmNL* y *GRMZM2G047152*. En líneas de maíz resistentes y susceptibles se pueden observar cambios en la expresión de estos genes en las primeras etapas del proceso de infección (Qi *et al.*, 2019).

En México, los programas de fitomejoramiento se han dirigido principalmente al mejoramiento de caracteres como rendimiento de grano y existen pocos reportes sobre la mejora en la resistencia genética a enfermedades en cultivos de importancia como el maíz. Un esquema de mejoramiento genético eficiente para la generación de cultivares resistentes a plagas y enfermedades es la selección recurrente de familias S_1 que

presenta ventajas mostrando gran efectividad en la recombinación de genes favorables que dependen de la variabilidad genética en la población por mejorar (Hallauer *et al.*, 2010).

Mejoramiento genético en maíz

El objetivo de los programas de mejoramiento genético en cultivos de interés, como el maíz, es la mejora continua de poblaciones de amplia base genética a través de la selección de los mejores individuos, en donde se identifican genotipos con características deseables que servirán como progenitores de la siguiente generación (Márquez, 1985). La metodología a emplear para mejorar una población va a depender del criterio del mejorador, el objetivo del proyecto, de los recursos disponibles, así como de la región donde se llevará a cabo el proyecto. Actualmente, existen diversos métodos de mejoramiento que han presentado cambios a través del tiempo, desde la selección masal simple hasta el mejoramiento inter e intra poblacional. En la mayoría de los casos han sido muy eficientes para el carácter de interés en estudio, algunos son más usados y en otros faltan estudios para determinar su eficiencia (Hallauer *et al.*, 2010).

Selección recurrente

El término de selección recurrente fue propuesto por Jenkins (1940), como un método de mejoramiento intrapoblacional que posteriormente fue redefinido por Lonquist (1952). El mejoramiento genético a través de la selección recurrente puede ser interpoblacional o intrapoblacional, esta última incluye modificaciones y adaptaciones como la selección recurrente de hermanos completos, de medios hermanos y de familias autofecundadas (S_1 o S_2) (Márquez, 1985). Estos métodos se caracterizan por ser cíclicos y repetitivos hasta n ciclos, en donde normalmente el último ciclo obtenido deberá ser mejor que los anteriores. El uso de esta técnica comprende tres etapas:

1. Desarrollo de progenies a partir de una población de amplia base genética,
2. Evaluación de las progenies, y
3. Recombinación de las mejores progenies.

La eficiencia de un método u otro va a depender de la población a mejorar, del ambiente y del cultivo.

Selección recurrente de familias S₁

La eficiencia de la selección recurrente de familias S₁ es reconocida porque incrementa la frecuencia de alelos favorables de uno o más caracteres agronómicos que se heredan de manera cuantitativa y porque elimina rápidamente 50 % de alelos indeseables, después de cada autofecundación, permitiendo fijar caracteres de interés que se heredan de forma aditiva (Márquez, 1985; Hallauer *et al.*, 2010). Este método es recomendado para caracteres de baja heredabilidad ya que mejora la media poblacional y mantiene la variabilidad genética de la población, lo que permite continuar la selección a través de los años. Para obtener un ciclo de familias S₁ se llevan a cabo los siguientes pasos:

1. Selección de una población de amplia base genética, se autofecundan los mejores individuos (S₀),
2. Evaluación de las familias S₁ en diferentes ambientes,
3. Recombinación de las mejores familias S₁ con características superiores o de interés para el mejorador (Márquez, 1985; Hallauer *et al.*, 2010).

También existe la posibilidad de que en un mismo ciclo se lleve a cabo la evaluación y recombinación de las familias S₁, reduciendo costo y tiempo; sin embargo, se debe considerar si el carácter de interés se expresa antes de la floración (Dhillon y Khehra, 1989). Este método de selección recurrente de familias S₁ es uno de los más utilizados en el mejoramiento de resistencia a plagas y enfermedades (Hallauer *et al.*, 2010).

III. MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área de estudio

La siembra y evaluación de la ganancia de todos los ciclos de selección se llevó a cabo con las facilidades del Centro de Innovación y Desarrollo Tecnológico de Cinta Larga, Mixquiahuala, Hgo. (20° 11' N, 99° 14' W, 2100 msnm). La siembra se realizó manualmente el 28 de marzo en el ciclo agrícola primavera-verano 2019, en condiciones de temporal. Solamente la siembra y evaluación agronómica en el campo se realizó en el estado de Hidalgo, las otras actividades realizadas y descritas en este trabajo se hicieron en las instalaciones del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo.

En el terreno utilizado se han llevado a cabo las inoculaciones artificiales para la obtención de los diferentes ciclos de mejoramiento, en el que el inóculo permanece en los residuos del ciclo anterior, por lo que es de esperar que en el suelo se encuentran altas concentraciones de inóculo. Para la evaluación de ganancias en resistencia a la enfermedad se establecieron dos tipos de pruebas: Ensayo de rendimiento de las poblaciones sin inoculación y ensayo con inoculación artificial, con dos propósitos: a) de asegurar la presencia del inóculo en las semillas para inducir la infección y b) probar una técnica de inoculación usando adhesivo blanco comercial como adherente.

Germoplasma de maíz a evaluar

Los materiales genéticos evaluados en esta investigación fueron seis ciclos de mejoramiento (C₀ a C₅) de la población con endospermo blanco y cinco ciclos (C₀ a C₄) de la población con endospermo amarillo (Cuadro 1), generados en los proyectos de mejoramiento genético PM0531 y PM0542, iniciados en 2006 y 2007 por el interés del Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Alimentaria (SENASICA), la Dirección General de Sanidad Vegetal (DGSV) y el Colegio de Postgraduados (CP). En estos proyectos, se propuso la mejora genética de dos poblaciones de maíz para rendimiento de grano con resistencia al carbón de la espiga (*S. reilianum*) y otros caracteres agronómicos de interés. Los diferentes ciclos se obtuvieron con el método de selección recurrente de familias S₁.

Las poblaciones base de endospermo blanco y amarillo fueron 37 y 45 colectas de diverso germoplasma incluyendo híbridos comerciales, variedades mejoradas y poblaciones nativas, respectivamente, colectadas en la región del altiplano de México (Cuadro 1). La discontinuidad de los ciclos evaluados se debió a que en la región no es común la siembra de maíz amarillo, por lo que se canceló el seguimiento del programa, retomando actividades un año más tarde, retrasándose un ciclo con la población amarillo.

Los diferentes componentes que entraron en la formación de las poblaciones base se recombinaron por dos ciclos en lotes aislados en el Ejido Santa Teresa Tiloxtoc, en Valle de Bravo, estado de México (19° 13' N, 100° 107' W, 1740 msnm), sembrando en un lote aislado dos surcos de 10 m de largo de cada uno de los componentes colectados que se usaron como hembras, alternando con un surco de macho que estuvo constituido por una mezcla mecánica balanceada de los materiales usados como hembra. Después de los dos ciclos de recombinación en aislamiento, se inició el programa de selección recurrente intrapoblacional de familias S_1 en ambas poblaciones, simultáneamente. Cada ciclo se completó en dos años, incluyendo la autofecundación de las mejores plantas (año 1), la evaluación y recombinación (año 2). En el año 1: En cada una de las poblaciones de grano blanco y amarillo se autofecundaron 400 plantas con buenos caracteres agronómicos para obtener las familias S_1 de cada población. Durante el ciclo del cultivo y hasta la cosecha se eliminaron plantas con características indeseables.

En el año 2: En esta etapa se desarrollaron dos actividades en forma simultánea: a) Semillas de las familias S_1 obtenidas se sembraron mazorca por surco con semilla inoculada con teliosporas del carbón de la espiga (*S. reilianum*) (Quezada *et al.*, 2013). Del total de familias S_1 en evaluación se aplicó una presión de selección de 33 %. Como resultado de la primera generación de autofecundación, en esta etapa se expresa 50 % de genes deletéreos y permite seleccionar caracteres de interés. Así, se seleccionaron las 60 - 70 mejores familias S_1 de cada población. Las mejores plantas de cada familia seleccionada, con características deseables, sanas, libres de síntomas de carbón de la espiga y de roya (*Puccinia* sp.), se recombinaron con mezcla de polen. Una mezcla mecánica balanceada de semilla de las 60 - 70 familias recombinadas formaron el

siguiente ciclo (C₁). Estos pasos se repitieron para obtener los 6 ciclos de la población blanca y los 5 ciclos de la población amarilla, evaluados en este trabajo.

b) En forma adicional, en cada ciclo de mejoramiento se generaron variedades sintéticas experimentales utilizando semilla remanente de las mejores 8 - 10 familias S₁ obtenidas en cada ciclo, seleccionadas por caracteres específicos incluyendo precocidad, altura de planta o rendimiento, entre otros. Plantas obtenidas en cada grupo de familias seleccionadas se recombinaron en dialelo para obtener la F₁ de una nueva variedad sintética. Un año más tarde, la semilla F₁ se avanzó a F₂ para incluir en ensayos de rendimiento.

Cuadro 1. Ciclos de selección y origen de germoplasma con endospermo blanco y amarillo.

Ciclos de selección endospermo blanco	Origen	Ciclos de selección endospermo amarillo	Origen
C ₀	VBR-06A	C ₀	VBR-06A
C ₁	VBR-12A	C ₁	VBR-12A
C ₂	VBR-08A	C ₂	VBR-14A
C ₃	VBR-14A	C ₃	CL-16-2
C ₄	CL-16-1	C ₄	CL-18-2
C ₅	CL-18-1		
Testigo	BG1384W	Testigo	BG1384W

VBR-06A= Valle de Bravo; 06A es el año en que se llevaban los ciclos; CL-16= Cinta Larga y año. En los primeros años, la recombinación, formación de las poblaciones base y generación de las S₁ se hicieron en Valle de Bravo, Mex. mientras que la evaluación y recombinación de las familias S₁ se hizo en Cinta Larga Edo. Hgo. logrando dos siembras en un año.

Prueba de viabilidad de semillas de ambas poblaciones

Aun cuando la semilla de los diferentes ciclos se mantuvo almacenada a 5 °C, se realizaron pruebas de viabilidad de la semilla. Para esta prueba de viabilidad, 20 semillas de cada ciclo se sembraron en charolas de aluminio de 25 x 50 cm con sustrato estéril y

se colocaron en invernadero con una temperatura de 30 ± 2 °C. Los datos de germinación se registraron 15 días después de la siembra.

Siembra de los ensayos de evaluación

Los ensayos de evaluación de los diferentes ciclos de selección se sembraron en parcelas en diseño bloques completos al azar, con 3 repeticiones, en surcos de 3 m de largo, 80 cm de distancia entre surcos, 16 cm entre plantas y 44 plantas por surco para ajustar a 22 y tener una densidad de 80 000 plantas ha⁻¹. La semilla utilizada no se inoculó con carbón de la espiga; sin embargo, se tomaron datos de incidencia de la enfermedad con infección natural.

La preparación del terreno y las labores de manejo del cultivo fueron realizadas por personal del Centro de Innovación y Desarrollo Tecnológico de Cinta Larga. Después de la siembra se realizó un riego y posteriormente uno o dos cada mes. El control de malezas se realizó con cuatro aplicaciones del herbicida comercial Marvel® (sal de potasio del ácido 3,6-dicloro-2-metoxibenzoico y 6-Cloro-N2-etil-N4-isopropil-1,3,5, triazina-2,4 diamina). No hubo necesidad de aplicar fertilizante ni realizar control de plagas y enfermedades.

Inóculo

El inóculo se colectó en septiembre de 2018, a partir de plantas infectadas de maíz del ciclo anterior en el campo de Cinta Larga, Municipio de Mixquiahuala, Hgo. Las plantas de donde se obtuvo el inóculo se secaron por 7 días en invernadero, recuperando las teliosporas con un tamiz de 117 μ y se almacenaron a 20 ± 2 °C hasta su uso posterior.

Germinación de semillas de maíz con diferentes concentraciones de pegamento blanco (Resistol®)

Con la finalidad de garantizar el proceso de infección en campo mediante la inoculación de la semilla y de asegurar la adherencia de las teliosporas en la semilla de maíz, se realizaron pruebas de germinación de semillas recubiertas con pegamento blanco (Resistol® = Acetato de polivinilo). En estas pruebas se evaluaron las concentraciones de 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 y 100 % del pegamento diluido con agua destilada estéril; el testigo fue solamente agua destilada estéril. Se usaron 50 semillas de maíz del

híbrido BG1384W que se trataron con las diferentes concentraciones de pegamento blanco expuestas a la solución por 10 min y se secaron por 2 h en invernadero a 30 ± 2 °C. Las semillas se sembraron en charolas de aluminio de 25 x 50 cm con sustrato estéril y se colocaron en invernadero con temperatura de 30 ± 2 °C. Los datos de germinación se registraron 15 días después de la siembra.

Inoculación de semillas

Después de determinar el efecto de las diferentes concentraciones del pegamento blanco en la germinación de las semillas de maíz, se realizaron pruebas de adherencia con las concentraciones que no mostraron inhibición en la germinación (20, 30, 40 y 50 %). Este tratamiento se comparó en su eficiencia con tratamientos utilizados con anterioridad, incluyendo grenetina 10 % (Márquez *et al.*, 2018) y carboximetilcelulosa de sodio (NaCMC) 1 % (Quezada *et al.*, 2013). Estos dos últimos métodos se utilizaron con anterioridad en las inoculaciones artificiales, pero presentaban el inconveniente de que las teliosporas no se adherían eficientemente a las semillas causando que el inóculo se desprendiera, disminuyendo la cantidad de inóculo en la semilla.

Para la evaluación de los ciclos de selección de ambas poblaciones, las semillas se trataron con una suspensión de 5 g mL^{-1} de teliosporas en pegamento blanco (Resistol®) diluido a 20 % con agua (v/v) secándolas en invernadero por 2 h a 35 ± 2 °C.

Ensayos con inoculación artificial en las poblaciones blanca y amarilla

Anexo a los ensayos de evaluación agronómica se incluyeron dos repeticiones con semilla inoculada con teliosporas de *S. reilianum*. La incidencia de carbón se evaluó en los seis ciclos de grano blanco y los cinco ciclos de grano amarillo. El propósito de este ensayo fue evaluar la incidencia del carbón de la espiga con inoculación artificial y evaluar la eficiencia del pegamento blanco como adherente de las teliosporas a las semillas. Se consideraron las mismas condiciones, diseño y manejo que para el ensayo de rendimiento. No se incluyó testigo sin tratar.

Variabes a estudiar

Para evaluar las diferencias y ganancias obtenidas entre los diferentes ciclos de mejoramiento, se determinaron las siguientes variables:

- 1) **Días a floración masculina (antesis).** Se determinó el número de días desde la fecha de siembra hasta que 50 % de las plantas en la parcela iniciaron la emisión de polen. **Días a floración femenina (emisión de estigmas).** Se tomó el número de días de la fecha de siembra hasta que 50 % de las plantas mostraban exposición de estigmas.

Con la diferencia de días a floración femenina y masculina se obtuvo el valor ASI (Anthesis-Silking Interval) o intervalo de floración (sincronía floral), importante cuando se presentan condiciones de sequía (Edmeades *et al.*,1997).

- 2) **Altura de planta y mazorca.** Se midió la altura desde la base del tallo hasta el nudo de inserción de la inflorescencia masculina. La altura de la mazorca se midió desde la base del tallo hasta la base de la mazorca principal.
- 3) **Aspecto de planta y mazorca.** Se usó una escala de 1 a 5 donde 1: correspondió a muy bueno (100 %), 2: bueno (90 %), 3: regular (80 %), 4: malo (60 - 70 %) y 5: muy malo (0 - 60 %). Para el aspecto de planta se consideró la altura de la planta, uniformidad en altura de mazorca y sincronía floral, información colectada antes de la cosecha. Para aspecto de mazorca se tomó en cuenta el tamaño de mazorca, uniformidad en la disposición de hileras de granos, tamaño de grano y sanidad.
- 4) **Número de plantas.** Número total de plantas en cada parcela.
- 5) **Número de mazorcas.** En la cosecha se contó el número de mazorcas por parcela.
- 6) **Peso de campo.** Se tomó el peso del total de mazorcas recién cosechadas de cada parcela.
- 7) **Humedad del grano:** Se determinó por parcela, tomando 500 g de semillas de la parte central de las mejores mazorcas. La humedad de grano se determinó con medidor de humedad Dickey John miniGAC plus. Para su análisis, la humedad se ajustó a 15 %.
- 8) **Incidencia del carbón de la espiga.** Se colectó información en todas las parcelas no inoculadas y en el ensayo inoculado. La respuesta a la infección se determinó unos días después de la emisión de ambas inflorescencias. La incidencia se

determinó en porcentaje (No. de plantas enfermas entre el número total de plantas de cada parcela multiplicado por 100).

- 9) **Incidencia pudrición de mazorca.** Se determinó durante la cosecha, considerando el número de mazorcas podridas y estimando el porcentaje de incidencia de la enfermedad.
- 10) **Roya.** Los datos se tomaron en la etapa de floración usando una escala de 1 a 5 en donde 1: No daño (tejido foliar 100 % sano), 2: pocas lesiones (90 % sano), 3: regular (80 % sano), 4: malo (60 - 70 % sano) y 5: muy malo (0 - 60 % sano).
- 11) **Número total de hojas.** Se contó el número de hojas a partir de la primera hoja ligulada hasta la hoja bandera.
- 12) **Materia seca.** Se colectaron 3 plantas de cada ciclo 25 días después de la siembra. Las muestras se colocaron en una estufa a 75 °C por 72 h y se pesaron en una balanza analítica (Torrey L-PCR).
- 13) **Rendimiento.** Para el cálculo de esta variable se utilizó la siguiente fórmula, ajustado a 22 plantas y a 15 % de humedad:

$$Rend = \text{Peso en campo (Kg)} \left[\left(\frac{100 - \% \text{ humedad}}{100} \right) \left(\frac{10\,000 \text{ m}^2}{0.85 * \text{sup. parcela}} \right) \right]$$

Donde:

% Humedad = Humedad de grano en campo.

0.85 = Constante para ajuste de humedad a 15 %.

Sup.parcela = número de plantas por la distancia entre planta y surco.

10 000 m² = valor de una hectárea.

Cosecha

La cosecha se realizó en forma manual el 28 de agosto de 2019, cuando el grano alcanzó la madurez fisiológica una vez se había formado la capa negra (zona de abscisión) en la base del grano.

Análisis de datos

Los datos se analizaron con el software estadístico SAS (Statistical Analysis System, versión 9.4) (SAS Institute Inc., 2013) y con el paquete de Office Excel, para la obtención de la regresión lineal. Se realizó un análisis de varianza y prueba de comparación de medias DMS con significancia al 5 %.

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el presente trabajo de investigación se evaluaron seis ciclos de selección en la población de endospermo blanco y cinco ciclos de selección de endospermo amarillo obtenidas mediante el método de selección recurrente intrapoblacional de familias S₁. Por problemas de baja germinación no se incluyó el ciclo 2 (C₂) de las dos poblaciones.

Para medir el progreso de la resistencia al carbón en ambas poblaciones se sembró un ensayo anexo al ensayo de rendimiento, en el que se inocularon las semillas y se indujo la infección.

Prueba de viabilidad de semillas en ambas poblaciones

Antes de realizar la siembra en campo, se evaluó la viabilidad de las semillas en invernadero. Para la población blanca, los ciclos C₀, C₂ y C₄ mostraron porcentajes bajos de germinación de 55, 35 y 65 %, respectivamente. Los ciclos C₁ y C₃ tuvieron porcentaje de germinación de 90 %. Para la población amarilla, los ciclos C₂ y C₃ presentaron porcentajes de 45 y 65 %, respectivamente. Los ciclos C₀, C₁ y C₃ tuvieron 70, 70 y 90 %, respectivamente. En ambas poblaciones, el C₂ presentó el menor porcentaje de germinación (Cuadro 2).

La variación en la germinación en los ciclos y en las poblaciones, posiblemente fue debido al mal acondicionamiento de la semilla, ya que el cuarto de almacenamiento presentaba problemas con el sistema de enfriamiento y la temperatura no fue estable. Con esta información, se consideró sembrar el doble de semillas en campo para asegurar tener el número de plantas requeridas para llevar a cabo el estudio. A pesar de esto, el ciclo 2 en campo presentó problemas de germinación y no se consideró en la evaluación.

No existe una correlación directa entre el porcentaje de germinación y la disminución en rendimiento; sin embargo, una mala germinación disminuye la densidad de población afectando el rendimiento (Tekrony *et al.*, 1989). Dungan and Koehler (1944) reportaron que semillas de 3 años mostraron 4.8 % en promedio menor rendimiento comparado con semillas de un año de almacenamiento.

Cuadro 2. Porcentaje de germinación de las semillas de los diferentes ciclos en las dos poblaciones de maíz.

Ciclos blancos	No. de semillas	Total germinadas	% de germinación
C ₀	20	11	55
C ₁	20	18	90
C ₂	20	7	35
C ₃	20	18	90
C ₄	20	13	65
Ciclos amarillos	No. de semillas	Total germinadas	% de germinación
C ₀	20	14	70
C ₁	20	14	70
C ₂	20	9	45
C ₃	20	18	90
C ₄	20	13	65

Tratamiento de semillas de maíz con pegamento blanco (Resistol®)

La inoculación artificial permite asegurar la infección en la planta y es de gran utilidad en los programas de mejoramiento genético para resistencia a enfermedades. En el caso de inocular semilla de maíz con teliosporas del patógeno, se presenta la dificultad en adherir el inóculo a la semilla, debido a que el pericarpio es liso y dificulta la adhesión del inóculo. Para resolver este problema, se han realizado diversos estudios empleando varios métodos de inoculación, que siguen siendo ineficientes (Quezada *et al.*, 2013; Márquez *et al.*, 2018).

En el presente estudio se encontró que concentraciones de 50, 40, 30 y 20 % de pegamento blanco no afectaron la germinación de las semillas de maíz. Mayores concentraciones del pegamento redujeron la germinación (Cuadro 3).

Cuadro 3. Porcentaje de germinación de semillas de maíz tratadas con diferentes concentraciones de pegamento blanco (Resistol®)

Tratamiento	Concentración v/v	No. de semillas	Total germinación	% germinación
Testigo	0	50	49	98
T1	10	50	49	98
T2	20	50	50	100
T3	30	50	50	100
T4	40	50	47	94
T5	50	50	31	62
T6	60	50	35	70
T7	70	50	14	28
T8	80	50	15	30
T9	90	50	6	12
T10	100	50	3	6

Inoculación artificial de semillas con teliosporas

En pruebas de adherencia de teliosporas se comparó la adhesión a semillas de maíz con diluciones acuosas de grenetina 10 %, carboximetilcelulosa de sodio (NaCMC) 1 % y pegamento blanco con 50, 40, 30 y 20 % de concentración. No se observaron diferencias significativas en la adherencia de las teliosporas con las diferentes concentraciones de pegamento blanco utilizado (Figura 4). En la comparación utilizando pegamento blanco 20 %, grenetina 10 % y NaCMC 1 % (Figura 5), se observó que el pegamento blanco al 20 % resultó en una mayor adhesión, comparado con la grenetina y NaCMC (Figura 5).



Figura 4. Pruebas de adhesión de teliosporas a semillas de maíz con 50 % de concentración de pegamento blanco (4D), 40 % (4C), 30 % (4B) y 20 % (4A)



Figura 5. Comparación de adhesión de teliosporas en semillas de maíz con pegamento blanco 20 % (5A), carboximetilcelulosa de sodio (NaCMC) 1 % (5B) y grenetina 10 % (5C).

Ganancias genéticas en los diferentes ciclos de mejoramiento en la población de endospermo blanco

Ensayo de rendimiento de la población blanca

El Cuadro 4 muestra las medias para los diferentes caracteres evaluados e indica que no hubo diferencias significativas de acuerdo con la prueba de medias DMS (0.05) en las variables altura de planta y mazorca, índice de altura, aspecto de planta y mazorca, materia seca, incidencia de roya, pudrición de mazorca y rendimiento de grano. Para los caracteres días a floración femenina y masculina, sincronía floral o ASI, hojas totales e incidencia de carbón se observaron diferencias significativas entre ciclos.

De las 14 variables evaluadas, solamente cinco mostraron una respuesta estadísticamente significativa. De los nueve componentes en los que no hubo diferencias significativas, los ciclos avanzados de selección si muestran mejora con respecto a los ciclos iniciales. Para una mejor apreciación del comportamiento de los caracteres evaluados de los seis ciclos de la población blanca, los datos se sometieron a un análisis de regresión lineal para realizar el cálculo correspondiente de ganancia promedio por ciclo (Cuadro 5).

Para el carácter de días a floración femenina y masculina hubo una disminución de 7.7 días durante el proceso de selección, indicando que la población mostró ser más precoz conforme se avanzó en los ciclos. Por ciclo se ha obtenido una disminución promedio de -1.7 % para ambas variables (Cuadro 5), en donde los ciclos C₁, C₃, C₄, C₅ fueron más precoces que la población original. El testigo mostró una respuesta similar a los ciclos C₁, C₃, C₄ y C₅ en ambos caracteres (Cuadro 4).

Para el carácter altura de planta se observó un incremento de 16 cm desde el ciclo inicial (C₀) hasta al ciclo más avanzado (C₅). Los ciclos C₁, C₃, C₄ y C₅ mostraron incremento en la altura de la planta con respecto al ciclo inicial C₀. El promedio de incremento por ciclo fue de 1.9 % (Cuadro 4 y Figura 6). El testigo mostró mayor altura. Para altura de mazorca hubo un incremento de 7 cm a partir del ciclo inicial al ciclo más avanzado, con un incremento promedio de 1.4 % ciclo⁻¹ (Figura 6). El testigo mostró menor altura de mazorca (Cuadro 4).

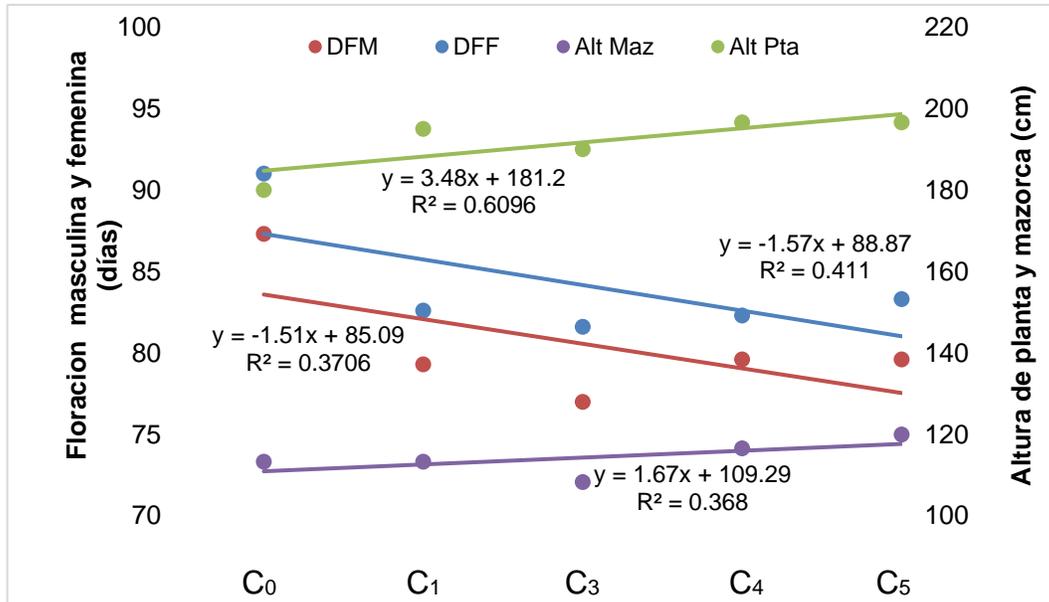


Figura 6. Regresión lineal para los caracteres días a floración masculina (DFM), días a floración femenina (DFF), altura de planta (Alt Pta) y altura de mazorca (Alt Maz). Población de grano blanco.

La variable índice de altura, es la relación entre la altura de mazorca y la altura de planta, con un valor esperado de 0.5, resultado de una planta bien balanceada que reduce el acame y permite la cosecha mecanizada. Los resultados muestran una respuesta favorable con una reducción promedio de $-0.6 \text{ \% ciclo}^{-1}$ (Cuadro 5 y Figura 7). El testigo mostró un valor de 0.5, menor comparado con los diferentes ciclos para esta variable (Cuadro 4).

Para la variable ASI se espera un valor ≥ 1 cuando las dos floraciones son sincronizadas. La ganancia genética promedio de disminución fue de $-1.9 \text{ \% ciclo}^{-1}$ (Cuadros 5 y Figura 7). Los valores promedio de los ciclos mostraron valores crecientes y decrecientes y no expresaron una respuesta lineal (Figura 7). Esta variable está asociada con la resistencia a sequía e influye de manera indirecta en el rendimiento (Edmeades *et al.*, 1997). El testigo presentó el valor promedio más bajo de 2.3, superando a los ciclos de selección para este carácter.

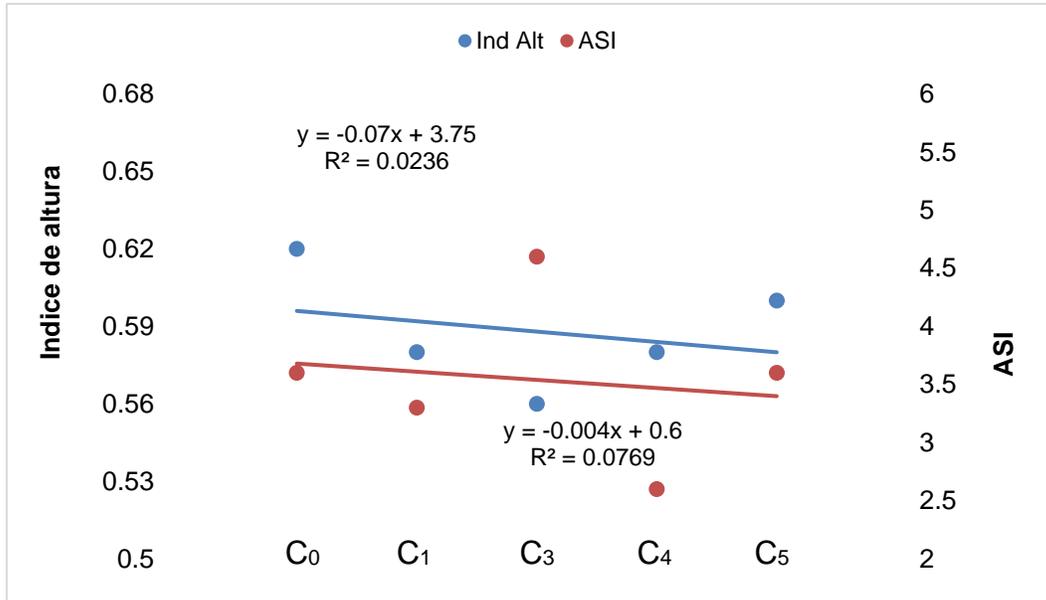


Figura 7. Regresión lineal para la variable índice de altura (Ind Alt) y ASI. Población de grano blanco.

Para el carácter aspecto de planta se obtuvo una disminución promedio de $-7\% \text{ ciclo}^{-1}$. Para obtener esta variable se asignaron valores de 1 a 5, donde 1 fue para plantas con excelentes características y 5 con características malas. El valor obtenido en el testigo (2.3) fue superado por el C₅ (1.6). Para aspecto de mazorca se observó un promedio de incremento de $10\% \text{ ciclo}^{-1}$. Para esta variable, también, se asignaron valores de 1 a 5, donde 1 fue para mazorcas con excelentes características y 5 con malas características. El valor del testigo (1.6) fue superado por el C₅ (1.5) (Cuadros 4 y 5).

Para número de hojas se observó una disminución de 2.7 hojas a través de los ciclos de selección. El promedio de disminución fue de $-2.7\% \text{ ciclo}^{-1}$ indicando que conforme se avanza en los ciclos el número de hojas ha disminuido. Para materia seca, se obtuvo un incremento promedio de $17\% \text{ ciclo}^{-1}$. En la acumulación de materia seca, el testigo (22 g) superó al C₅ (19.9 g).

Para severidad de roya se observó una disminución promedio de $-7.5\% \text{ ciclo}^{-1}$ (Cuadro 5). Para esta variable se asignaron valores de 1 a 5, donde 1 fue para las plantas libres de síntomas de roya y 5 para las que presentaban síntomas severos. El testigo fue superado por C₁, C₂ y C₄. Para la variable incidencia de carbón se encontró un promedio de disminución de $-1.4\% \text{ ciclo}^{-1}$ (Cuadro 5 y Figura 8). El testigo mostró menor incidencia

de la enfermedad (1.4 %) que los ciclos C₀, C₁, C₃ y C₅, con valores 8.1, 4.3, 2.4 y 2.8 %, respectivamente.

Para el carácter incidencia de pudrición de mazorcas se observó una disminución promedio de -0.15 % ciclo⁻¹ con el C₃ y C₄ mostrando los valores de pudrición de mazorca más altos 14.4 y 10.6 %, respectivamente. El C₅ tuvo la menor incidencia (6.7 %) y el C₀, C₁ y C₅ superaron al testigo que tuvo un promedio de 10.2 %.

En el carácter de rendimiento de grano se obtuvo un incremento de 1.3 t desde el C₀ al C₅ con una ganancia promedio de incremento de 2.4 % ciclo⁻¹ (Cuadro 5). Aunque los resultados obtenidos no muestran diferencias significativas, las tendencias de los valores muestran que la respuesta a la selección no ha sido uniforme ya que el C₄ presentó un promedio de rendimiento (11.7 t) inferior al C₃ (12.2 t) (Figura 8). El testigo (11.4 t) fue superado por el C₃, C₄ y C₅ que mostraron valores de 12.2, 11.7 y 12.4 t, respectivamente.

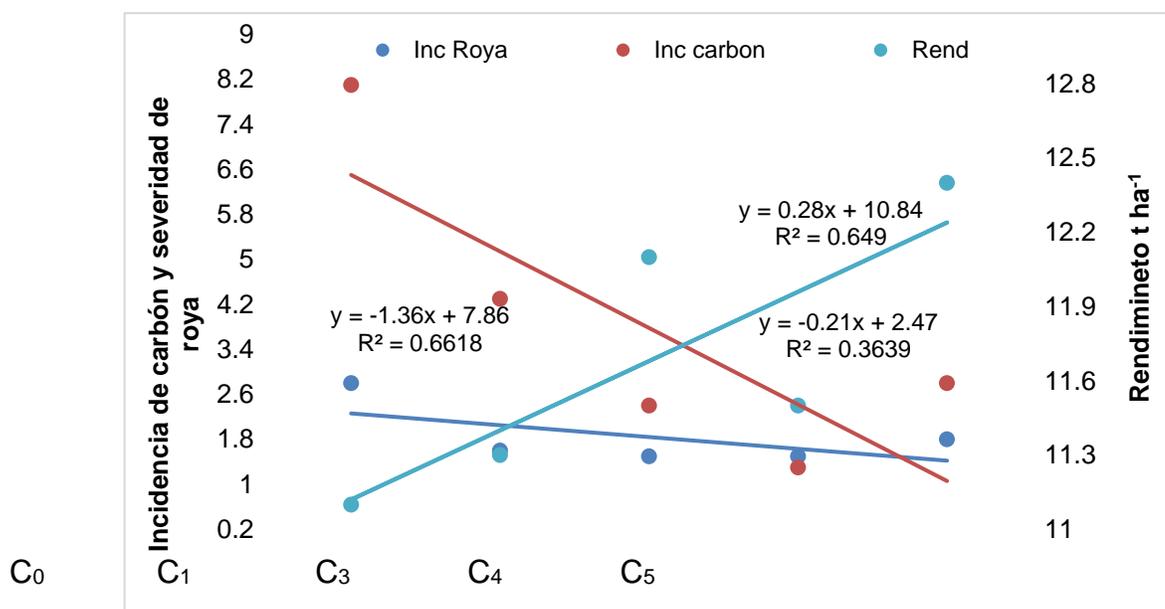


Figura 8. Regresión lineal para severidad de roya e incidencia del carbón de la espiga (*S. reilianum*) y rendimiento de grano (t ha⁻¹). Población de grano blanco.

La selección S_1 recurrente fue efectiva para la mayoría de los caracteres evaluados en la población blanca, principalmente para rendimiento de grano y resistencia al carbón de la espiga (*S. reilianum*). Resultados similares se han encontrado en otros trabajos usando la selección recurrente de familias S_1 . Rodríguez y Hallauer (1988) evaluaron 10 poblaciones usando diferentes métodos de selección, concluyeron que el método de familias S_1 fue mejor que los otros métodos evaluados. Ruiz de Galarreta y Álvarez (2007), evaluando 6 ciclos de selección en dos poblaciones, encontraron una respuesta favorable a la selección, excepto para días a floración que aumentó conforme avanzaban los ciclos. Tanner y Smith (1987) al evaluar dos métodos de selección, encontraron una mejor respuesta con familias S_1 con una ganancia de 2.8 % ciclo⁻¹, pero a la vez obtuvieron un incremento en el acame de tallo de 3.3 % ciclo⁻¹. Maya y Ramírez (2002) al evaluar tres poblaciones de maíz encontraron que la Pob 347 no mostró respuesta a la selección para rendimiento de grano y la población PABGI-PR tuvo un incremento de 9.3 % ciclo⁻¹ para rendimiento de grano y de forma correlacionada, la altura de mazorca aumentó 1.4 % ciclo⁻¹ y sólo la Pob 345 mostró una respuesta favorable a la selección usando la selección recurrente de progenies S_1 y S_2 .

También se ha reportado que el tamaño de la población base, la evaluación de las progenies y el método de recombinación empleado son variables que modifican la respuesta a la selección (Hallauer *et al.*, 2010). Kebede (2001), evaluó el efecto del número de familias a recombinar 5, 10, 20 y 30 familias, sugiriendo que se use 30 familias en caso de que se pretenda llevar a cabo cinco ciclos de selección o más, para evitar la deriva genética. Por otro lado, Weyhrich *et al.*, (1998) mencionan que la deriva genética es más fuerte cuando se usan menos de 10 familias en la recombinación. En este trabajo se seleccionaron entre 60 - 70 familias ciclo⁻¹ lo que asegura mantener la variabilidad genética. También, es importante realizar la prueba de progenies en diferentes ambientes ya que permite separar los efectos genéticos de los efectos ambientales (Hallauer *et al.*, 2010).

En el presente trabajo, la respuesta a la selección no ha sido uniforme y de manera lineal para algunos caracteres evaluados, se desconoce la causa de las respuestas obtenidas. Para la variable rendimiento de grano hubo un incremento conforme

avanzaron los ciclos de selección con $2.4 \% \text{ ciclo}^{-1}$ y una disminución para la incidencia del carbón de la espiga de $-1.4 \% \text{ ciclo}^{-1}$, caracteres de interés en este programa de mejora genética. También se encontró una respuesta positiva a la selección para las variables días a floración masculina, días a floración femenina, sincronía floral, índice de altura, aspecto de planta, materia seca, número de hojas, incidencia de roya y pudrición de mazorca; con excepción para los caracteres altura de planta, altura de mazorca y aspecto de mazorca que no mostraron una respuesta favorable a la selección, pero mostraron una respuesta similar al testigo. Es recomendable que en la obtención de los siguientes ciclos de selección aplicar una mayor presión de selección en estos caracteres para mantener a la población con menor altura y con buenas características de mazorcas.

Cuadro 4. Comparación de medias de los caracteres agronómicos evaluados en campo en la población de endospermo blanco.

Ciclos	Días a 50% floración		Altura				Aspecto		No. hojas	Mat sec	Roya	Carbón	Maz podr	Rend
	♂	♀	ASI	Pta	Maz	Ind Alt	Pta	Maz						
C ₀	87.3 a	91 a	3.6 ab	180 b	113.3 a	0.62 a	3 a	1.1 b	19.8 a	11.12 b	2.8 a	8.1 a	8.4 a	11.1 a
C ₁	79.3 b	82.6 b	3.3 bc	195 ab	113.3 a	0.58 ab	2.5 ab	1.3 ab	17.5 b	19.2 ab	1.6 b	4.3 b	8.9 a	11.4 a
C ₃	77 b	81.6 b	4.6 a	190 b	108.3 a	0.56 ab	2 ab	1.8 a	16.1 b	26 a	1.5 b	2.4 b	14.4 a	12.2 a
C ₄	79.6 b	82.3 b	2.6 bc	196.6 ab	116.6 a	0.58 ab	3 a	1.6 ab	17.5 b	20.7 ab	1.5 b	1.3 b	10.8 a	11.7 a
C ₅	79.6 b	83.3 b	3.6 ab	196.6 ab	120 a	0.6 a	1.6 b	1.5 ab	17.1 b	19.9 ab	1.8 ab	2.8 b	6.7 a	12.4 a
Test	79.3 b	81.6 b	2.3 c	210 a	110 a	0.5 b	2.3 ab	1.6 ab	16.8 b	22 ab	1.8 ab	1.4 b	10.2 a	11.4 a
DMS (0.05)	2.9	2.6	1.2	19.9	23	0.09	1.2	0.5	1.5	11.5	1	3.4	17.3	4.5
CV (%)	2	1.8	20	5.7	11	8.9	30	20	4.8	31	32	55	95	21.4

Valores con la misma letra en cada columna no presentan diferencias estadísticas al 5 % de acuerdo con la prueba de medias DMS. ♂= Floración masculina; ♀= Floración femenina; ASI; Altura Pta= Altura de planta; Altura Maz= Altura de mazorca; Ind Alt= Índice de altura; Aspecto Pta= Aspecto planta; Aspecto Maz= Aspecto de mazorca; Hojas Tot= Hojas totales; Mat sec= Materia seca; Maz Podr= Mazorcas podridas y Rend= Rendimiento.

Cuadro 5. Porcentaje de ganancias genéticas (ΔG) ciclo⁻¹, obtenidas mediante regresión lineal de los diferentes caracteres evaluados en la población de maíz de endospermo blanco.

Caracteres evaluados	ΔG ciclo ⁻¹ (%)
Días a floración masculina	-1.7
Días a floración femenina	-1.7
ASI	-1.9
Altura de planta	1.9
Altura de mazorca	1.4
Índice de altura	-0.6
Aspecto de planta	-7.0
Aspecto de mazorca	10.0
No. de hojas	-2.7
Materia seca	17.0
Severidad en roya	-7.5
Incidencia de carbón	-1.4
Incidencia de pudrición de mazorca	-0.15
Rendimiento	2.4

Ensayo inoculado población blanca

En el ensayo de semilla de los 6 ciclos (C₀-C₅) de endospermo blanco inoculadas con teliosporas usando pegamento blanco al 20 % de concentración diluido en agua destilada estéril, no se incluyó el ciclo 2 por problemas de germinación. El Cuadro 6 muestra las medias de los caracteres evaluados e indica que no hubo diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de medias DMS (0.05). Para obtener las ganancias por ciclo se realizó un análisis de los datos mediante regresión lineal. El Cuadro 7 muestra las ganancias genéticas obtenidas mediante regresión lineal.

Para el carácter días a floración masculina se obtuvo una reducción de 2.5 días del ciclo inicial C₀ al C₅ con un promedio de ganancia genética de -0.8 % ciclo⁻¹ y para la floración

femenina una disminución de 3 días con un promedio de reducción de -1% ciclo⁻¹ (Cuadro 7). Los ciclos C₁, C₃, C₄ y C₅ superaron al C₀ en ambos caracteres.

Para altura de planta no hubo respuesta a la selección (Figura 9). Para altura de mazorca se obtuvo una disminución de 15 cm del ciclo inicial C₀ al C₅ con una reducción promedio de -2.4% ciclo⁻¹ (Cuadro 7 y Figura 9). El C₀ fue superado por los ciclos C₁, C₃, C₄ y C₅.

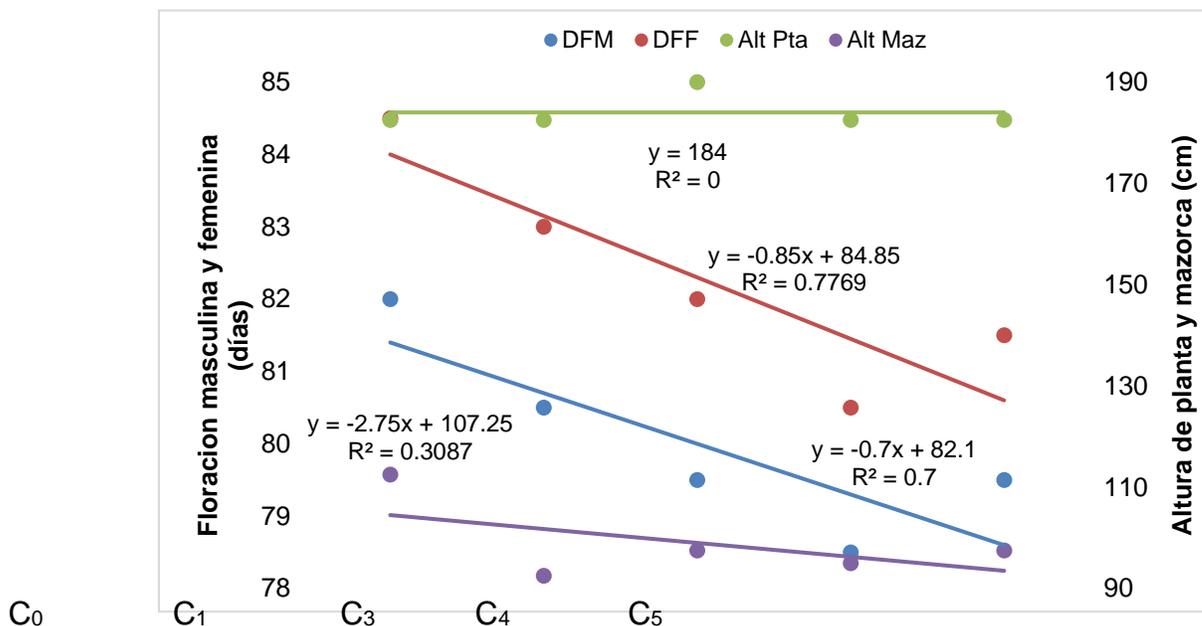


Figura 9. Regresión lineal para los caracteres días a floración masculina (DFM), días a floración femenina (DFF), altura de planta (Alt Pta) y altura de mazorca (Alt Maz). Población de grano blanco inoculada.

Para la variable ASI, el promedio de ganancia fue de -6% ciclo⁻¹ (Cuadro 7). Los ciclos avanzados C₄ y C₅ mostraron una disminución con respecto a los primeros ciclos (Cuadro 6 y Figura 10).

Para la variable índice de altura se obtuvo una reducción promedio de -2.4% ciclo⁻¹ (Cuadro 7). Los ciclos C₁, C₃, C₄ y C₅ mostraron valores inferiores al C₀, indicando que la población ha disminuido el índice de altura conforme el avance de los ciclos (Cuadro 6 y Figura 10).

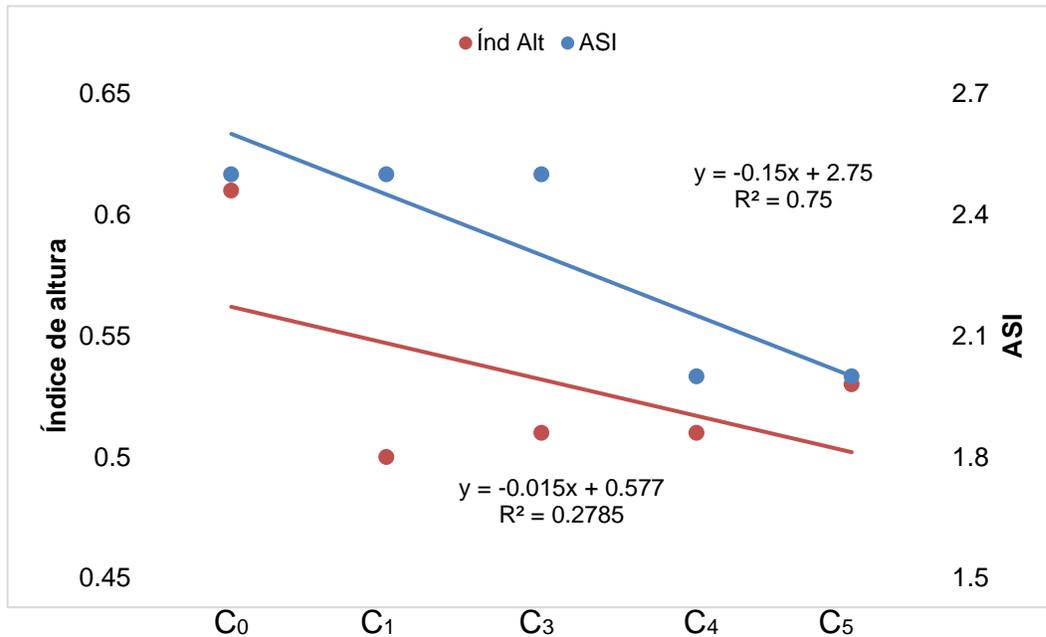


Figura 10. Regresión lineal para índice de altura (Índ Alt) y ASI. Población de grano blanco inoculada.

Para el carácter incidencia del carbón de la espiga se obtuvo una reducción promedio de $-0.94 \text{ \% ciclo}^{-1}$. Los ciclos C₁, C₃, C₄ y C₅ (10.7, 10.2, 8.5 y 9 %, respectivamente) mostraron valores inferiores al C₀ (12.6 %) probando que la población ha tenido menor incidencia de la enfermedad conforme se avanza en los ciclos de selección (Cuadro 6 y Figura 11).

En la Figura 11 se muestra la regresión lineal para incidencia de carbón obtenida por infección natural en campo y para el ensayo inoculado comparado con el rendimiento mostrando la eficiencia de la infección en el ensayo inoculado.

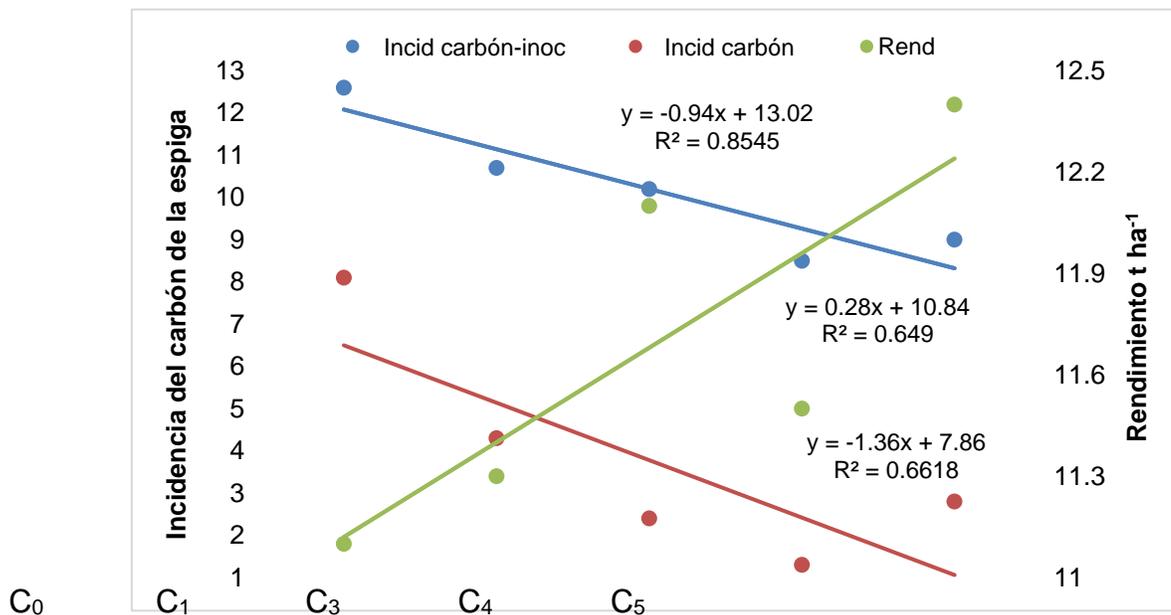


Figura 11. Regresión lineal para incidencia del carbón (Incid carbón) con infección natural e inoculación artificial (Incid carb-inoc) con rendimiento de grano ($t\ ha^{-1}$).

Cuadro 6. Comparación de medias de los caracteres agronómicos evaluados en campo en la población de grano blanco inoculada.

Ciclos	Días 50% floración		ASI	Altura			Incid carbón
	♂	♀		Pta	Maz	Ind Alt	
C ₀	82.0 a	84.5 a	2.5 a	182.5 a	112.5 a	0.61 a	12.6 a
C ₁	80.5 a	83.0 a	2.5 a	182.5 a	92.5 a	0.50 a	10.7 a
C ₃	79.5 a	82.0 a	2.5 a	190.0 a	97.5 a	0.51 a	10.2 a
C ₄	78.5 a	80.5 a	2.0 a	182.5 a	95.0 a	0.51 a	8.5 a
C ₅	79.5 a	81.5 a	2.0 a	182.5 a	97.5 a	0.53 a	9.0 a
DMS (0.05)	5.6	5.5	3.5	43	43	0.19	16.6
CV (%)	2.7	2.6	60	16	18.8	14.9	63

Cuadro 7. Porcentaje de ganancias genéticas (ΔG) ciclo⁻¹ obtenidas mediante regresión lineal de los diferentes caracteres evaluados en la población de endospermo blanco inoculada.

	ΔG ciclo ⁻¹ (%) población blanca
Días a floración masculina	-0.8
Días a floración femenina	-1.0
ASI	-6.0
Altura de planta	0.0
Altura de mazorca	-2.4
Índice de altura	-2.4
Incidencia del carbón	-0.94

Los caracteres evaluados en la población de grano blanco inoculada mostraron respuesta diferente en comparación con la población no inoculada. Se desconoce qué factores influyeron en la variabilidad de estos resultados; sin embargo, los valores de la incidencia del carbón indican que el inóculo en la semilla indujo una infección uniforme. Para el ensayo inoculado se obtuvo una incidencia de 12.6 % en el C₀ mientras que la incidencia en el no inoculado fue de 8.1 % para el mismo ciclo. Las ganancias genéticas promedio entre ciclos también mostraron cambios, ya que en el ensayo inoculado se obtuvo una respuesta de disminución de -0.94 % y de -1.4 % ciclo⁻¹ en el ensayo no inoculado lo que confirma la importancia de implementar inoculaciones artificiales para obtener una infección uniforme en campo.

Ganancias genéticas en los diferentes ciclos de mejoramiento en la población de endospermo amarillo

Ensayo de rendimiento población amarilla

El Cuadro 8 muestra las medias de los diferentes caracteres evaluados. Medias con las mismas letras no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de medias DMS (0.05) que corresponden a las variables ASI, altura de planta y mazorca, índice de altura, aspecto de planta y mazorca, número de hojas, materia seca, incidencia de carbón y pudrición de mazorca. Para los caracteres días a floración femenina y masculina, severidad de roya y rendimiento de grano se obtuvieron diferencias estadísticas significativas (0.05) entre ciclos.

Para las 14 variables evaluadas solamente 4 mostraron diferencias estadísticas significativas (0.05). Para una mejor interpretación de los datos se realizó un análisis de regresión lineal para determinar los avances a través de los ciclos.

Para el carácter días a floración femenina hubo una reducción de 5 días y de 6 días para la floración masculina, mostrando que la población fue más precoz conforme se avanzó en el programa de mejoramiento. Por ciclo, se obtuvo una disminución promedio de -2 % para los dos caracteres (Cuadro 8). Los ciclos iniciales C₁, C₃ y C₄ fueron más precoces que la población original (Cuadro 8 y Figura 12). El testigo mostró ser más precoz en ambas variables (Cuadro 9).

Para altura de planta se observó un incremento de 11 cm de la población original al ciclo más avanzado C₄. El promedio de incremento fue 2 % ciclo⁻¹ (Cuadro 8 y 9). El testigo fue más alto que C₄. La altura de mazorca incrementó 2 cm del C₀ al C₄ con un aumento promedio de 1.7 % ciclo⁻¹ (Cuadro 8 y Figura 12). El testigo mostró mayor altura de mazorca que C₄ (Cuadro 9). En el Cuadro 8 se muestra que, a pesar de que la población ha ganado altura de planta y mazorca, estos aumentos no son significativos y se mantienen más bajos que el testigo.

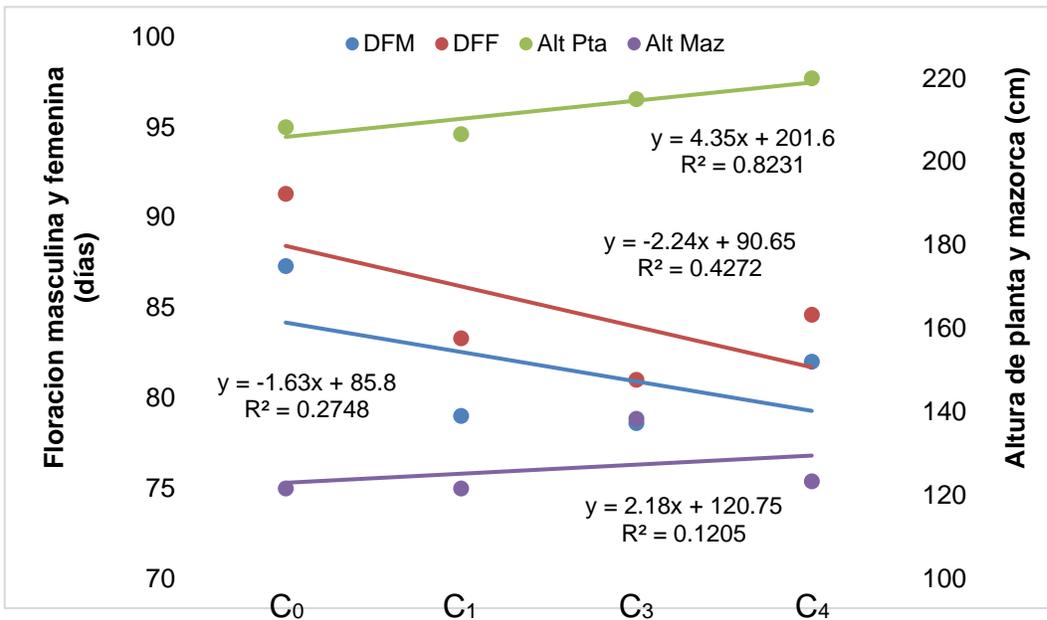


Figura 12. Regresión lineal para los caracteres días a floración masculina (DFM), días a floración femenina (DFF), altura de planta (Alt Pta) y altura de mazorca (Alt Maz). Población de grano amarillo.

Para la variable ASI, se obtuvo una reducción promedio de -16% ciclo⁻¹ (Cuadro 8). Esta variable es de interés para la tolerancia a sequía y está asociada de manera indirecta al rendimiento (Edmeades *et al.*, 1997). El testigo mostró el mismo valor que C₄ (Cuadro 9 y Figura 13).

Para la variable índice de altura se encontró un promedio de disminución de -0.6% ciclo⁻¹ (Cuadro 8). El valor de esta variable permite conocer la posición de la mazorca con respecto a la altura de la planta, el valor esperado es de 0.5 estableciendo un equilibrio en la planta y sus estructuras de manera que reduce el acame y permite la cosecha mecánica. El testigo fue superado por C₄ (Cuadro 9 y Figura 13).

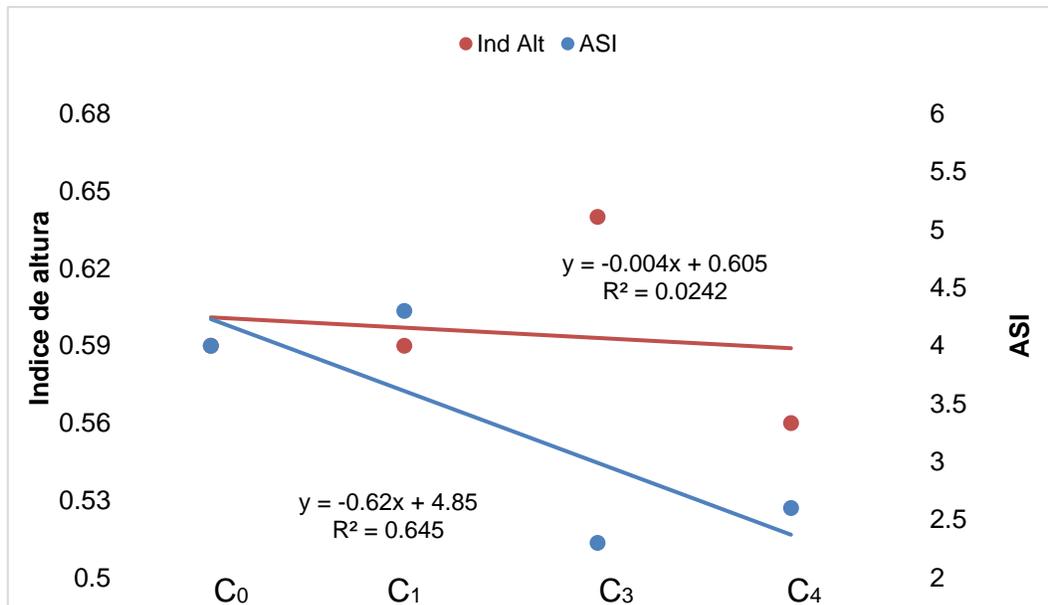


Figura 13. Regresión lineal para índice de altura (Ind Alt) y ASI. Población de grano amarillo.

Para el carácter aspecto de planta hubo una reducción promedio de $-0.6 \text{ \% ciclo}^{-1}$. El testigo mostró un valor promedio (3) mayor que C₄ (2.6) (Cuadros 8 y 9). Para aspecto de mazorca se obtuvo un incremento promedio de $1.8 \text{ \% ciclo}^{-1}$. El testigo mostró valor superior a los ciclos de selección.

Para la variable número de hojas hubo un incremento promedio de $0.6 \text{ \% ciclo}^{-1}$. El testigo mostró menor número de hojas que los ciclos de selección (Cuadros 8 y 9). Para la variable materia seca hubo un incremento promedio de 44 \% ciclo^{-1} . Se observa mayor incremento de acumulación de materia seca en los ciclos más avanzados con respecto a los ciclos iniciales, aun así, el testigo superó a C₄, acumulando más materia seca (Cuadros 8 y 9).

Para severidad de roya se observó una disminución promedio de $-18 \text{ \% ciclo}^{-1}$ (Cuadro 8). Para esta variable se asignaron valores de 1 a 5, donde 1 fue para las plantas libres de síntomas de roya y 5 para los que presentaban síntomas severos. Para esta variable

se obtuvo una buena respuesta a la selección (Figura 14). Sin embargo, el ciclo C₅ mostró (1.6) la misma respuesta que el testigo (1.6) (Cuadros 8 y 9). Para el carácter severidad de pudrición de mazorca éste mostró un promedio de disminución de -2.7 % ciclo⁻¹. El testigo presentó mayor severidad (15.4 %) que el ciclo C₄ (5.9)

Para la variable incidencia al carbón de la espiga se obtuvo un incremento conforme los ciclos avanzaron con un promedio de 0.92 % ciclo⁻¹ (Cuadro 8 y Figura 14). El testigo presentó menor incidencia (1.5 %) que todos los ciclos (Cuadros 8 y 9). Para el carácter de rendimiento de grano hubo un incremento de 2.3 t a partir de la población original C₀ al ciclo más avanzado C₄. La ganancia genética promedio fue de 5.1 % ciclo⁻¹ (Cuadro 9). El rendimiento del testigo fue menor que el de todos los ciclos de selección (Cuadro 9).

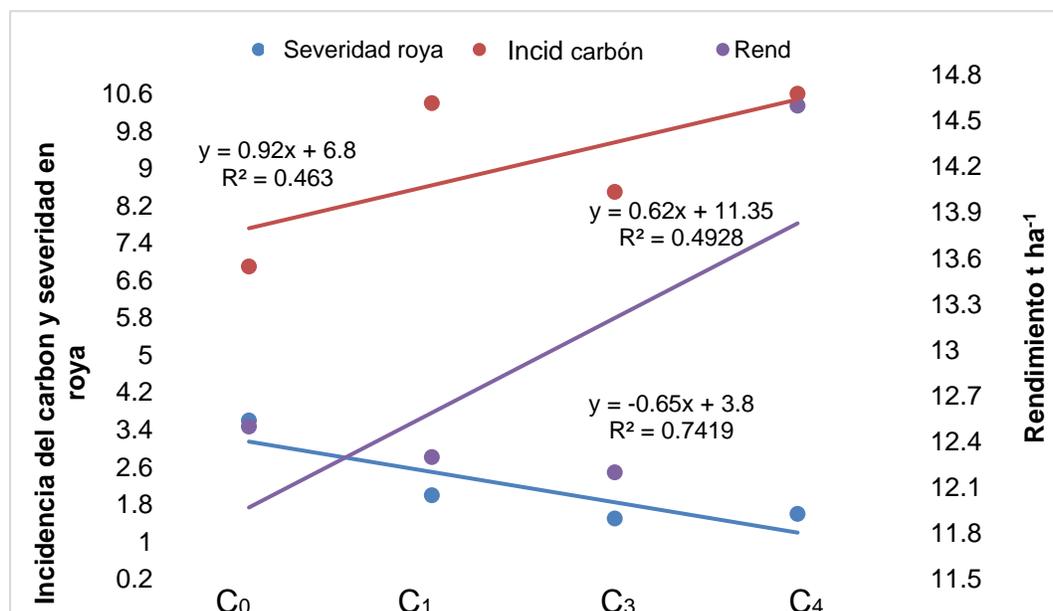


Figura 14. Regresión lineal para severidad en roya, incidencia del carbón de la espiga (*S. reilianum*) y rendimiento de grano (t ha⁻¹). Población de grano amarillo.

Cuadro 8. Porcentaje de ganancias genéticas (ΔG) ciclo⁻¹ obtenidas mediante regresión lineal en los diferentes caracteres evaluados de la población de endospermo amarillo.

Caracteres evaluados	ΔG ciclo ⁻¹ (%)
Días a floración masculina	-2.0
Días a floración femenina	-2.0
ASI	-16
Altura de planta	2.0
Altura de mazorca	1.7
Índice de altura	-0.6
Aspecto de planta	-0.6
Aspecto de mazorca	1.8
No. de hojas	0.6
Materia seca	44.7
Severidad en roya	-18.0
Incidencia de carbón	0.92
Incidencia de pudrición de mazorca	-2.7
Rendimiento	5.1

Cuadro 9. Comparación de medias de los caracteres agronómicos evaluados en campo en la población de maíz de grano amarillo.

Ciclos	Días 50% Floración		ASI	Altura			Aspecto		Hojas Tot	Mat sec	Roya	Carbón	Maz podr	Rend
	♂	♀		Pta	Maz	Ind Alt	Pta	Maz						
C ₀	87.3 a	91.3 a	4 a	208.3 a	121.6 b	0.59 ab	3 a	1.1 b	19.5 ab	11.2 b	3.6 a	6.9 ab	16.6 a	12.5 b
C ₁	79 bc	83.3 bc	4.3 a	206.6 a	121.6 b	0.59 ab	2 b	1.3 b	18.7 b	19.5 ab	2 b	10.4 a	20.4 a	12.4 b
C ₃	78.6 bc	81 bc	2.3 a	215 a	138.3 a	0.64 a	3 a	1.5 ab	19 ab	30.9 a	1.5 b	8.5 ab	24.9 a	12.2 b
C ₄	82 b	84.6 b	2.6 a	220 a	123.3 b	0.56 b	2.6 ab	1.1 b	19.8 a	24.1 ab	1.6 b	10.6 a	5.9 a	14.7 a
Test	77.3 c	80 c	2.6 a	233.4 a	133.3 ab	0.57 b	3 a	2 a	18.9 ab	25.2 ab	1.6 b	1.5 b	15.4 a	11.7 b

Valores con la misma letra en cada columna no presentan diferencias estadísticas significativas de acuerdo a la prueba de medias DMS. ♂= Floración masculina; ♀= Floración femenina; ASI; Altura Pta= Altura de planta; Altura Maz= Altura de mazorca; Ind Alt= Índice de altura; Aspecto Pta= Aspecto planta; Aspecto Maz= Aspecto de mazorca; Hojas Tot= Hojas totales; Mat sec= Materia seca; Maz Podr= Mazorcas podridas y Rend= Rendimiento.

La población de grano amarillo mostró una respuesta diferente a la población de grano blanco. Para la variable incidencia del carbón hubo un incremento ya que el ciclo inicial C_0 mostró una incidencia de 6.9 % con el valor más alto para el ciclo C_4 con 10.6 %. La regresión lineal mostró un incremento promedio de 0.92 % ciclo⁻¹, valores debidos a que la distribución del inóculo en campo no fue uniforme ya que en el ensayo con semilla inoculada se obtuvo una respuesta diferente debida a la mayor uniformidad en la distribución y disponibilidad del inóculo.

La selección S_1 recurrente fue efectiva para mejorar la mayoría de los caracteres evaluados. Para rendimiento de grano en la población de grano amarillo se obtuvo el doble de ganancia (5.1 %) en comparación con la de grano blanco que mostró una ganancia de 2.4 % ciclo⁻¹. A pesar de no mostrar una disminución en la incidencia del carbón de la espiga, el rendimiento no se vio afectado; con C_4 con mayor incidencia (10.6 %) pero mostrando una ganancia estadísticamente mayor en rendimiento de grano (14.7 t). Para las variables días a floración femenina, días a floración masculina, índice de altura, sincronía floral, materia seca, incidencia de roya y pudrición de mazorca, la respuesta a la selección fue favorable, con excepción de los caracteres altura de planta, altura de mazorca, aspecto de mazorca, número de hojas e incidencia del carbón de la espiga que no mostraron una respuesta favorable a la selección, obteniendo ligeros incrementos a través de los ciclos; sin embargo, los valores obtenidos fueron similares a los valores del testigo. Estos resultados son similares a los reportados por Maya y Ramírez (2002); Ruiz de Galarreta y Álvarez (2007) y Tanner y Smith (1987), quienes encontraron una respuesta positiva para rendimiento de grano correlacionado con el incremento en otras variables.

Ensayo de la población amarilla inoculada

Las semillas de los ciclos C_0 - C_4 de endospermo amarillo se inocularon con teliosporas usando pegamento blanco al 20 % diluido en agua destilada estéril. En el Cuadro 10 se muestran las medias de los caracteres evaluados. Solamente las medias de las variables días a floración masculina y femenina mostraron diferencias significativas (0.05). Para una mayor interpretación de los caracteres y de las ganancias entre ciclos se hizo un

análisis mediante regresión lineal. En el Cuadro 11 se muestran las ganancias genéticas obtenidas entre ciclos mediante regresión lineal.

Para días a floración femenina se encontró una disminución de 5 días y de 2.5 días para floración masculina del ciclo inicial C₀ a C₅ (Cuadro 10), con una media de disminución de -2 % ciclo⁻¹ para floración femenina y -1.1 % ciclo⁻¹ para floración masculina (Cuadro 11 y Figura 15).

Para altura de planta se obtuvo una disminución de 7.5 cm y de 10 cm para altura de mazorca (Cuadro 10). El promedio de disminución por ciclo fue de -0.7 % ciclo⁻¹ para altura de planta y -1.6 % ciclo⁻¹ para altura de mazorca (Cuadro 11 y Figura 15).

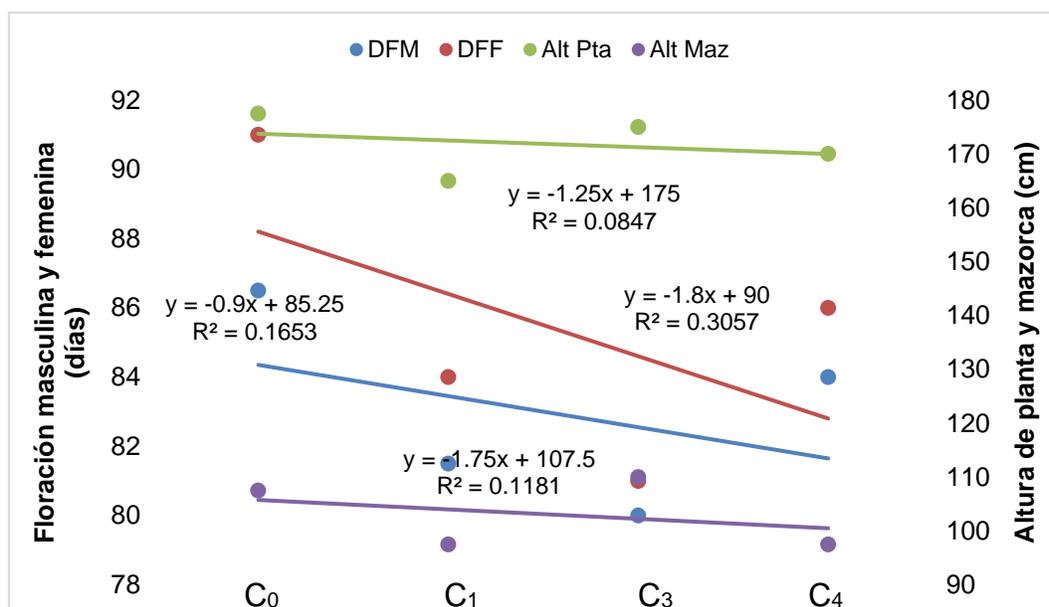


Figura 15. Regresión lineal para los caracteres días a floración masculina (DFM), días a floración femenina (DFF), altura de planta (Alt Pta) y altura de mazorca (Alt Maz). Población de grano amarillo inoculada

Para la variable ASI, se obtuvo una disminución promedio de -20 % ciclo⁻¹ (Cuadro 11 y Figura 16). Para índice de altura se observó en promedio una disminución de -0.8 % ciclo⁻¹ (Cuadro 11 y Figura 16).

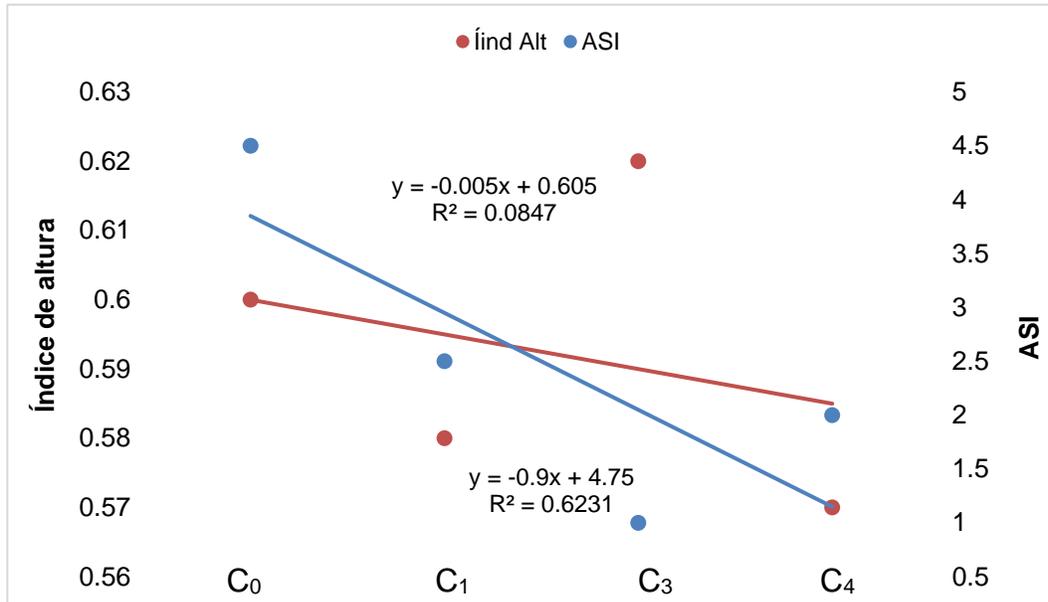


Figura 16. Regresión lineal para índice de altura (Índ Alt) y ASI. Población de grano amarillo inoculada

Para incidencia del carbón de la espiga se obtuvo un promedio de disminución de -1.2% ciclo⁻¹. La Figura 17 muestra el comportamiento de la incidencia del carbón utilizando infección natural e inoculación artificial asociada con el rendimiento de grano.

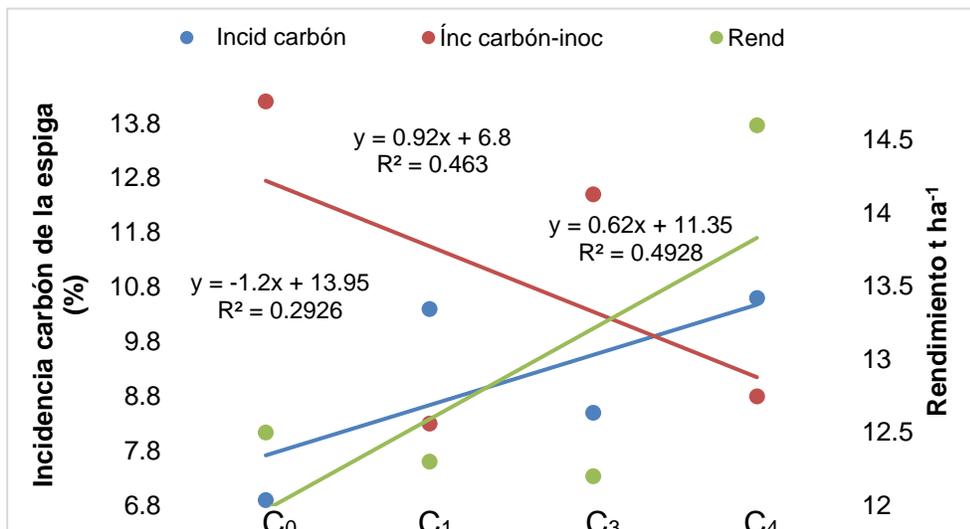


Figura 17. Regresión lineal para incidencia del carbón con infección natural (Incid carbón) e inoculación artificial (Ínc carbón-inoc) y rendimiento de grano (t ha⁻¹). Población amarillo inoculado

Cuadro 10. Comparación de medias de los caracteres agronómicos evaluados en campo en la población de grano amarillo inoculada.

Ciclos	Días 50% Floración		ASI	Altura		Ind Alt	Incid carbón
	♂	♀		Pta	Maz		
C ₀	86.5 a	91 a	4.5 a	177.5 a	107.5 a	0.6 a	14.2 a
C ₁	81.5 b	84 c	2.5 ab	165 a	97.5 a	0.58 a	8.3 a
C ₃	80.0 c	81 d	1.0 b	175 a	110 a	0.62 a	12.5 a
C ₄	84 ab	86 b	2 ab	170 a	97.5 a	0.57 a	8.8 a
DMS (0.05)	2.4	1.9	3.1	31.4	39	0.1	28
cv (%)	1	0.8	48	7	15	8.4	92

Cuadro 11. Porcentaje de ganancias genéticas (ΔG) ciclo⁻¹ obtenidas mediante regresión lineal de los diferentes caracteres evaluados de la población de maíz de endospermo amarillo inoculada.

Caracteres evaluados	ΔG ciclo ⁻¹ (%) población amarilla
Días a floración masculina	-1.1
Días a floración femenina	-2.0
ASI	-20
Altura de planta	-0.7
Altura de mazorca	-1.6
Índice de altura	-0.8
Incidencia del carbón	-1.2

Para la población amarilla inoculada los caracteres evaluados mostraron una respuesta diferente a la población no inoculada, pero las respuestas de las dos poblaciones inoculadas fueron similares. Para la incidencia de carbón, variable de interés para este programa de mejoramiento, se obtuvo que los valores fueron similares en las dos poblaciones inoculadas. Para los ciclos C_0 y C_5 de la población blanca se tuvo una incidencia de 12.6 y 9 %, respectivamente, mientras que en la población amarilla se tuvieron valores de 14.2 y 8.8 % para los ciclos C_0 y C_4 , respectivamente. Estos resultados demuestran la eficiencia de la inoculación artificial en campo con pegamento blanco 20 % diluido en agua, metodología que se propone para asegurar la presencia y distribución uniforme del inóculo en la evaluación de tratamientos en campo.

V. CONCLUSIONES

El método de selección S_1 recurrente aplicado a la población de maíz de endospermo blanco fue efectiva para incrementar el rendimiento de grano $2.4 \text{ \% ciclo}^{-1}$, disminuir la incidencia del carbón de la espiga en $-0.94 \text{ \% ciclo}^{-1}$, disminuir días a floración masculina y femenina en $-1.7 \text{ \% ciclo}^{-1}$, sincronía floral -1.9 ciclo^{-1} , índice de altura $-0.6 \text{ \% ciclo}^{-1}$, aspecto de planta -7 \% ciclo^{-1} , disminución en el número de hojas $-2.7 \text{ \% ciclo}^{-1}$, incremento en materia seca 17 \% ciclo^{-1} , disminución en la severidad de roya $-7.5 \text{ \% ciclo}^{-1}$, incidencia en la pudrición de mazorca $-0.15 \text{ \% ciclo}^{-1}$. No se manifestaron ganancias favorables a la selección para altura de planta, altura de mazorca y aspecto de mazorca.

Para la población de maíz de endospermo amarillo el método de selección S_1 recurrente también mostró eficiencia para rendimiento de grano con un incremento de $5.1 \text{ \% ciclo}^{-1}$, disminución de días a floración masculina y femenina en -2 \% ciclo^{-1} , sincronía floral $-16 \text{ \% ciclo}^{-1}$, índice de altura $-0.6 \text{ \% ciclo}^{-1}$, aspecto de planta $-06 \text{ \% ciclo}^{-1}$, materia seca $44.7 \text{ \% ciclo}^{-1}$, disminución de severidad en roya $-18 \text{ \% ciclo}^{-1}$, incidencia del carbón de la espiga $-1.2 \text{ \% ciclo}^{-1}$ y para severidad en pudrición de mazorca $-2.7 \text{ \% ciclo}^{-1}$. No se obtuvieron ganancias en las selecciones para altura de planta, altura de mazorca, aspecto de mazorca y número de hojas.

En ninguna de las dos poblaciones se obtuvieron ganancias en las selecciones para los caracteres altura de planta, altura de mazorca y aspecto de mazorca.

La infección natural fue irregular en las dos poblaciones, lo que confirma que la distribución del inóculo no es uniforme en campo.

La inoculación artificial usando pegamento blanco al 20 \% v/v como adherente fue eficiente para inducir una infección uniforme en campo.

VI. LITERATURA CITADA

- Acosta, R. 2009. El cultivo del maíz, su origen y clasificación. El maíz en Cuba. Cultivos Tropicales. 30 (2): 113-120.
- Aquino-Martínez, J. G., Sánchez-Flores, A., González-Huerta, A., y Sánchez-Pale, J. R. 2011. Resistencia de variedades e híbridos de maíz (*Zea mays* L.) a *Sporisorium reilianum* y su rendimiento de grano. Revista Mexicana de Fitopatología. 29: 39-49.
- Bakkeren, G., Kamper, J., and Schirawski, J. 2008. Sex in smut fungi: structure, function and evolution of mating-type complexes. Fungal Genetic Biological 45: S15-S21.
- Brefort, T., Doehlemann, G., Mendoza, M. A., Reissmann, S., Djamei, A., and Kahmann, R. 2009. *Ustilago maydis* as a pathogen. Annual Review Phytopathology. 47: 423– 445.
- CESAVEM (Comité Estatal de Sanidad Vegetal del Estado de México). 2015. Campaña manejo fitosanitario del maíz. Pags. 15.
- CONABIO, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (2011). Proyecto global de maíces nativos. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F. <https://www.biodiversidad.gob.mx/genes/proyectoMaices.html> (abril, 2020)
- Donnet, L., López, D., Arista, J., Carrión, F., Hernández, V., González, A. 2012. El potencial de mercado de semillas mejoradas de maíz en México. Socioeconomía documento de trabajo 8. CIMMYT
- Dhillon, B. S., and Khehra, A. S. 1989. Modified S₁ recurrent selection in maize improvement. Crop Science 29: 226–228.
- Dungan, G. H., and Koehler, B. 1944. Age of seed corn in relation to seed infection and yielding capacity. Agronomy Journal. 36: 436-443.
- Eckhoff, S. R., Paulsen, M. R., and Yang, S. C. 2003. Maize. pp 3647–3653. In: Caballero, B., Finglas, P., and Toldra F. Encyclopedia of Food Sciences and Nutrition. 2nd Edition. Academic Press. 6000p.
- Edmeades, G. O., Bolaños, J., Bänziger, M., Chapman, S. C., Ortega, A., Lafitte, H. R., Fischer, K. S., and Pandey, S. 1997. Recurrent selection under managed drought stress improves grain yields in tropical maize. pp 415–425. In: Edmeades, G. O., Bänziger, M., Mickelson, H. R., Peña-Valdivia, C. B. 1996. Developing drought- and low-N tolerant maize. Proceedings of a Symposium, March 25–29, CIMMYT, El Batán, Mexico, DF.
- FAOSTAT (Food and Agriculture Organization Corporate Statistical Database). 2018. Producción mundial de maíz. <http://www.fao.org/faostat/es/#data/QC>.

- Fernández, R., Morales L., y Gálvez, A. 2013. Importancia de los maíces nativos de México en la dieta nacional. Una revisión indispensable. *Revista Fitotecnia Mexicana*. 36: 275-283.
- GPWG (Grass Phylogeny Working Group). 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). *Annals Missouri Botanical Garden*. 88: 373-457.
- Grass Phylogeny Working Group II. 2012. New grass phylogeny resolves deep evolutionary relationships and discovers C4 origins. *New Phytologist*. 193: 304–312.
- Hallauer, A. R., Carena, M. J., and Miranda, J. B. 2010. *Quantitative Genetics in Maize Breeding, Handbook of Plant Breeding*. New York: Springer Science and Business Media. 663p.
- Halisky, P. M. 1963. Head smut of sorghum, sudan grass, and corn, caused by *Sphacelotheca reiliana* (Kühn) Clint. *Journal of Agricultural Science*. 34 (8): 287–304.
- Ingold, C. T. 1994. Products of teliospore germination in *Sporisorium* spp. *Mycologist Research*. 98:467-473.
- Jenkins, M. T. 1940. Segregation of genes affecting yield of grain in maize. *Journal American Society Agronomy*. 32: 55–63.
- Kaul, J., Jain, K., and Olakh, D. 2019. An Overview on Role of Yellow Maize in Food, Feed and Nutrition Security. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*. 8(2): 3037-3048.
- Kebede, P. M. 2001. Response to S₁ recurrent selection and estimation of genetic parameters in effective population sizes of the BS11 maize population. *Retrospective theses and dissertations*. 663p.
- Lonnquist, J. H. 1952. Recurrent selection. *Annual Corn Sorghum Research Conference Proceedings*. 7: 20–32.
- Marquez, L. G., Leyva-mir, S. G., De León, C., Hernández, V. M., Téliz, O. D., Kolarik, M., and Castillo, G. F. 2018. Artificial inoculation of maize seeds with *Sporisorium reilianum* f. sp. *zeae*. *Maydica*. 63: 1-8.
- Márquez, S.F. 1985. *Genotecnia vegetal: Métodos, teoría, resultados*. Tomo I. Mexico D.F., AGT Editor, S.A. 357p.
- Matsuoka, Y., Vigouroux, Y., Goodman, M. M., Sanchez, G. J., Buckler, E., Doebley, J. 2002. A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proceedings National Academy Sciences*. USA 99:6080–6084.
- Matyac, C. A., and Kommedahl, T. 1985. Factors affecting the development of head smut caused by *Sphacelotheca reiliana* on corn. *Phytopathology* 75: 577–581.

- Martinez, C., Roux, C., Dargent, R. 1999. Biotrophic Development of *Sporisorium reilianum* f sp. zea in vegetative shoot apex of maize. *Biochemical Cell Biololy*. 89: 247–53.
- Martinez, C., Jauneau, A., Roux, C., Savy, C., Dargent, R. 2000. Early infection of maize roots by *Sporisorium reilianum* f sp. zea. *Protoplasm*. 213: 83–92.
- Martinez, C., Roux, C., Jauneau, A., Dargent, R. 2002. The biological cycle of *Sporisorium reilianum* f.sp. zea: an overview using microscopy. *Mycologia* 94: 505–514.
- Maya-Lozano, J. B., y Ramírez-Díaz, J. L. 2002. Selección recurrente en tres poblaciones de maíz para el subtrópico de México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 25(2): 201-207.
- Munkvold, G. P., and White, D. G. 2016. Compendium of corn diseases. 4th ed. American Phytopathological Society, St. Paul, MN. 659p.
- Niks, R., Li, X., and Marcel, T. C. 2015. Quantitative Resistance to Biotrophic Filamentous Plant Pathogens: Concepts, Misconceptions, and Mechanisms. *Annual Review Phytopathology* 53: 445–470.
- Peterson, P. M. 2013. Poaceae (Gramineae). In: eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. p 1-4.
- Piepenbring, M. (2009). “Diversity, ecology and systematics of smut fungi,” in *Tropical Biology and Conservation Management*, eds K. Del Claro, P. Oliveira, and V. Rico-Gray (Paris: EOLSS Publications). 32p.
- Quezada, S. A., De León, G. C., Hernández, A. M., y Nava, D. C. 2013. Evaluación de métodos de inoculación de semillas de maíz con *Sporisorium reilianum* f. sp. zea (Kûhn) Langdon & Fullerton. *Revista Mexicana Fitopatología*. 31:80-90.
- Quezada, S. A., Moreno, V. M., De León, G. C., Nava, D. C., y Solano, B. A. R. 2017. Resistencia genética a *Sporisorium reilianum* f.sp. zea en líneas seleccionadas de maíz (*Zea mays* L.) con endospermo blanco y amarillo.
- Qi, F., Zhang, L., Dong, X., Di, H., Zhang, J., Yao, M., Dong, L., Zeng, X., Liu, X., Wang, Z., and Zhou, Y. 2019. Analysis of Cytology and Expression of Resistance Genes in Maize Infected with *Sporisorium reilianum*. *Plant Disease*. 103(8): 2100-2107.
- Ramírez, D. J. F., Sánchez, P. J. R., y De León, C. 2011. Estabilidad espacio temporal de la distribución del carbón de la espiga del maíz (*Sporisorium reilianum*) en el Estado de México. *Revista Mexicana de Fitopatología*. 29: 1-14.
- SIAP-SAGARPA (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera), Secretaria de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA).

2018. Publicaciones SIAP. Atlas Agroalimentario 2012-2018. Primera edición 2018. pp. 218.
https://nube.siap.gob.mx/gobmx_publicaciones_siap/pag/2018/Atlas-Agroalimentario-2018.
- SIAP (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera). 2018. Anuario Estadístico de la Producción Agrícola. http://nube.siap.gob.mx/cierre_agricola/. Consultado el 5 de enero del 2020.
- Stromberg, E. L., Stienstra, W. C., Kommedahl, T., Matyac, C. A., Windels, C. E., and Geadelmann, J. L. 1984. Smut expression and resistance of corn to *Sphacelotheca reiliana* in Minnesota. *Plant Disease*. 69: 880–884.
- Tanner, A. H., And Smith, O. S. 1987. Comparison of half-sib and S₁ recurrent selection in the Krug Yellow Dent maize populations. *Crop Science*. 27: 509-513.
- Vánky, K. 2012. Smut fungi of the world. American Phytopathological Society Press. 1458p.
- Weyhrich, R. A., Lamkey, K. R., and Hallauer, A. R. 1998. Effective population size and response to S₁ progeny in the BS11 maize population. *Crop Science*. 38: 1149-1158.
- Zhang, Y., Lubberstedt, T., and Xu, M. L. 2013. The genetic and molecular basis of plant resistance to pathogens. *Journal Genetic and Genomics*. 40: 23–35.
- Zhao, X., Yea, J., Weia, L., Zhanga, N., Xing, Y., Zuo, W., Chao, Q., Tanc, G., and Xua, M. 2015. Inhibition of the spread of endophytic *Sporisorium reilianum* renders maize resistance to head smut. *The Crop Journal*. 3: 87-95.
- Zuo, W., Chao, Q., Zhang, N., Ye, J., Tan, G., Li, B., Xing, Y., Zhang, B., Liu, H., Fengler, K., Zhao, J., Zhao, X., Chen, Y., Lai, J., Yan, J., and Xu, M. 2015. A maize wall-associated kinase confers quantitative resistance to head smut. *Natural Genetic*. 47: 151–57.