

POBLACIONES EXÓTICAS ORIGINALES Y ADAPTADAS DE MAÍZ. I: VARIEDADES LOCALES DE CLIMA TEMPLADO x VARIEDADES TROPICALES

ORIGINAL AND ADAPTED POPULATIONS OF MAIZE. I: LOCAL TEMPERATE VARIETIES x TROPICAL VARIETIES

Ana L. Gómez-Espejo¹, José D. Molina-Galán¹, J. Jesús García-Zavala^{1*},
Ma. del Carmen Mendoza-Castillo¹ y Alfredo de-la-Rosa-Loera²

¹Postgrado en Recursos Genéticos y Productividad-Genética, Colegio de Postgraduados, Km 36.5 Carr. México-Texcoco. 56230, Montecillo, Texcoco, México.

²Departamento de Fitomejoramiento, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. 25315, Buenavista, Saltillo, Coahuila.

*Autor por correspondencia (zavala@colpos.mx)

RESUMEN

En México son pocos los programas de mejoramiento genético de maíz (*Zea mays* L.) que han adaptado e incorporado germoplasma exótico para ampliar la base genética de sus materiales e incorporarles genes favorables. En este trabajo se consideró al rendimiento de grano de los materiales evaluados como indicador de su adaptación a Valles Altos Centrales de México, bajo el postulado de que los genes de adaptación aumentan su frecuencia por efecto de la selección y tienen dominancia sobre los genes de inadaptación. Se evaluaron ocho progenitores y 15 de sus 28 cruza F_1 . De esas cruza, 12 resultaron del apareamiento entre una variedad de la raza Chalqueño (en versión original y mejorada) con tres variedades exóticas originales y con tres seleccionadas (adaptadas) de las razas tropicales Tabloncillo, Tepecintle y Comiteco, y tres provinieron del apareamiento entre la versión original y la seleccionada (adaptada) de las razas exóticas. Así, las cruza fueron de los tipos: variedad local original por variedad exótica original y por adaptada, variedad local mejorada por variedad exótica original y por adaptada, y variedad exótica original por su versión adaptada. Se midió tres características: rendimiento de grano, altura de planta, y días a floración masculina. Las poblaciones exóticas adaptadas superaron en rendimiento a sus respectivas versiones originales y también fueron más precoces y más altas. La mayoría de los contrastes entre los promedios del rendimiento de las cruza resultaron significativos y presentaron valores en favor de las poblaciones exóticas adaptadas, lo que evidenció que en las cruza F_1 los genes favorables de los progenitores adaptados tuvieron una mayor frecuencia y dominaron sobre los genes de progenitores originales. Las cruza de la raza Chalqueño con Tepecintle manifestaron los valores más altos de heterosis, lo que muestra un nuevo patrón heterótico.

Palabras clave: *Zea mays*, adaptación, heterosis, razas exóticas, rendimiento, selección masal, variedad local.

SUMMARY

In México, few maize (*Zea mays* L.) breeding programs have adapted and incorporated exotic germplasm to increase the genetic base of their materials and to incorporate favorable genes. In this paper we considered grain yield as an indicator of genotypic adaptation to the central highlands of México, and it is proposed that genes for adaptation increase their frequencies by selection and are dominant over the genes that cause inability to adapt. Eight parents and 15 of their 28 F_1 crosses were evaluated. From these 15 crosses, 12 were generated from the mating among one variety of Chalqueño race (original and

improved versions) with three original exotic varieties and with three selected (adapted) exotic varieties of the tropical landraces Tabloncillo, Tepecintle and Comiteco; and three of the crosses resulted from the mating between the original and the selected (adapted) exotic landraces. Thus, the crosses evaluated were of three types: local original variety by original and adapted exotic varieties, improved local variety by original and adapted exotic varieties, and original exotic variety by its adapted version. Grain yield, plant height and days to male flowering were recorded. The adapted exotic populations generally surpassed their original versions in grain yield; and they also matured earlier and formed higher plants. Most contrasts for grain yield among the crosses were significant and had values in favor of the adapted exotic populations. These results support our assumption that F_1 crosses have a higher frequency of favorable genes from the adapted parent, and those genes dominate over the genes from the original parent. Crosses between varieties of Chalqueño with Tepecintle landraces showed the higher heterosis, thus showing a new heterotic pattern.

Index words: *Zea mays*, adaptation, exotic landraces, heterosis, local variety, mass selection.

INTRODUCCIÓN

En México existe una gran diversidad genética del maíz (*Zea mays* L.) y por tanto, constituye un amplio reservorio de genes importantes para la evolución, conservación y mejoramiento de la especie. La utilización de este reservorio en el mejoramiento genético de esta especie aún es reducida, debido quizá al rendimiento bajo que algunas variedades presentan, y a la alta inversión que implica mejorarlas. En consecuencia, los programas de mejoramiento genético comúnmente utilizan sólo una parte de la diversidad genética disponible, por lo que para formar nuevas variedades mejoradas y ampliar la base genética en una zona determinada, los fitomejoradores necesitan recurrir a la introducción y adaptación paulatina de germoplasma exótico.

El germoplasma exótico es todo genotipo disponible en otras regiones que se introduce a una zona determinada (De-la-Cruz *et al.*, 2003), y la adaptación de materiales exóticos a una nueva región es importante para garantizar

futuros avances genéticos. El germoplasma de maíz exótico se ha utilizado en el mejoramiento del maíz de climas templados en EE.UU. (Goodman, 1985; Beck *et al.*, 1991; Goodman y Carson, 2000). En estos casos, la siembra del maíz exótico *per se* en la nueva región inicialmente presenta síntomas de inadaptación, como susceptibilidad a enfermedades, modificación del ciclo vegetativo y bajo rendimiento (Navas y Cervantes, 1991).

La mejor opción para aumentar la frecuencia de los genes favorables del material exótico es aplicar una ligera presión de selección a largo plazo. La selección masal es un método eficaz para adaptar poblaciones exóticas a áreas específicas, mediante el mejoramiento de características como rendimiento de grano y sus componentes. Tal es el caso de la adaptación de poblaciones de maíz del trópico y subtropico húmedo de México adaptadas a condiciones de clima templado de Valles Altos por medio de la selección masal visual (Molina, 1983; Pérez *et al.*, 2007).

El germoplasma exótico constituye un recurso valioso, pues se han identificado patrones heteróticos para rendimiento de grano en cruzamientos entre germoplasma exótico y germoplasma local adaptado en áreas tropicales o subtropicales de México (De-la-Cruz *et al.*, 2003). Sin embargo, para regiones templadas existe poca información de la heterosis resultante en cruzas de maíz de origen templado por germoplasma tropical adaptado (Gaytán y Mayek, 2010), y de la manera de evaluar el grado de adaptación de materiales exóticos tropicales seleccionados por su buen rendimiento y otras características en Valles Altos.

Debido a que el rendimiento es una medida de la capacidad reproductiva (Hallauer *et al.*, 2010), se infiere que el grado de adaptación del maíz exótico está relacionado con su capacidad de producir una descendencia robusta en la zona donde se introdujo. Así, mediante la selección de plantas productivas se han obtenido con éxito variedades mexicanas tropicales y subtropicales de maíz adaptadas a clima templado de Valles Altos, las cuales adquirieron características agronómicas sobresalientes en rendimiento, aspecto de planta y mazorca, días a floración masculina y altura de la planta (Pérez *et al.*, 2000 y 2002).

El objetivo de la presente investigación fue evaluar cruzas de variedades exóticas originales de maíz de origen tropical y subtropical por sus versiones adaptadas y por variedades locales adaptadas a los Valles Altos Centrales de México, para medir el grado de adaptación de las poblaciones y cruzas al tipo de clima de esta región, con base en su rendimiento de grano y su comportamiento agronómico; adicionalmente se evaluó el comportamiento heterótico de las cruzas entre las poblaciones empleadas.

Se planteó la hipótesis de que los genes de inadaptación son recesivos, y que las variedades exóticas adaptadas por selección aumentaron la frecuencia de alelos favorables de tipo dominante, las que al cruzarse con un material contrastante desadaptado o local, transmitirán y expresarán de manera dominante esos genes de adaptabilidad en la F_1 .

MATERIALES Y MÉTODOS

Se evaluaron ocho variedades progenitoras representativas de cuatro razas de maíz de las 25 descritas por Wellhausen *et al.* (1951) y 15 de sus 28 cruzas simples posibles. Las variedades provinieron de tres regiones climáticas: trópico húmedo, subtropico, y templado (Cuadro 1).

La selección para adaptar las ocho variedades exóticas originales (VEO) se inició en el ciclo primavera-verano (P-V) de 1989 en Montecillo, Edo. de México (19° 29' N y 98° 53' O, a una altitud de 2240 m) cuyo clima es templado, con temperatura media anual de 15 °C y precipitación pluvial anual de 645 mm. En cada variedad se aplicó selección masal visual en parcelas de 15 surcos de 10 m separados a 80 cm, y 30 cm entre plantas, mediante cruzamientos fraternales entre las mejores plantas y selección basada en el aspecto de planta y mazorca. En cada ciclo se seleccionaron las mejores 200 mazorcas para formar un compuesto balanceado con igual número de semillas de cada mazorca. Este proceso se efectuó por varios años hasta obtener 17 ciclos de selección (C17) en cada variedad. A estos compuestos balanceados se les denominó variedades exóticas adaptadas (VEA).

El Compuesto Universal original (variedad local) fue formado por cinco compuestos de mestizos de las mejores líneas del Programa de Maíz para Valles Altos del Centro de Investigaciones Agrícolas de la Mesa Central (CIAMEC) del entonces Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA). Incluye también a los compuestos de 7°, 6°, 6°, y 3° ciclo de selección masal estratificada de las poblaciones México 208, Xolache, México Gpo. 10 e Hidalgo 8, respectivamente, todas de la raza Chalqueño. El Compuesto Universal SM12 se obtuvo mediante 12 ciclos de selección masal visual estratificada en Chapingo, Edo. de México.

En el ciclo primavera-verano (P-V) de 2010 en Montecillo, Edo. de México, se formaron tres tipos de cruzas: a) variedad local original por variedad exótica original y por adaptada; b) variedad local mejorada por variedad exótica original y por adaptada; y c) variedad exótica original por su versión adaptada (Cuadro 2).

Las 15 cruzas más las ocho variedades progenitoras se evaluaron en Montecillo, Edo. de México, durante los ciclos

Cuadro 1. Raza, altitud, región de origen y clave de las variedades de maíz progenitoras de las cruza simples evaluadas. Montecillo, Texcoco, Edo. de México.

Raza	Variedad	Altitud (m)	Región de origen	Clave
Chalqueño	C. Univ. (orig.)	2050	Templado	VLO
Chalqueño	C. Univ. (SM12)	2050	Templado	VLM
Tabloncillo	Jal.63 (orig.)	0-1500	Subtrópico	VEO-1
Tabloncillo	Jal.63 (C17)	0-1500	Subtrópico	VEA-1
Tepecintle	Chis. 76 (orig.)	100-600	Trópico húmedo	VEO-2
Tepecintle	Chis. 76 (C17)	100-600	Trópico húmedo	VEA-2
Comiteco	Chis. 39 (orig.)	1100-1500	Subtrópico	VEO-3
Comiteco	Chis. 39 (C17)	1100-1500	Subtrópico	VEA-3

VLO = variedad local original; VLM = variedad local mejorada; VEO = variedad exótica original; VEA = variedad exótica adaptada; C. Univ. = Compuesto Universal.

Cuadro 2. Genealogía y clave de las cruza simples F₁ obtenidas al cruzar las variedades de maíz progenitoras. Evaluación hecha en dos ambientes en Montecillo, Texcoco, Edo. de México.

Núm.	Genealogía de las cruza	Clave
1	C. Univ. (orig.) x Jal. 63 (orig.)	VLO x VEO-1
2	C. Univ. (orig.) x Jal. 63 (C17)	VLO x VEA-1
3	C. Univ. (orig.) x Chis. 76 (orig.)	VLO x VEO-2
4	C. Univ. (orig.) x Chis. 76 (C17)	VLO x VEA-2
5	C. Univ. (orig.) x Chis. 39 (orig.)	VLO x VEO-3
6	C. Univ. (orig.) x Chis. 39 (C17)	VLO x VEA-3
7	C. Univ. (SM12) x Jal. 63 (orig.)	VLM x VEO-1
8	C. Univ. (SM12) x Jal. 63 (C17)	VLM x VEA-1
9	C. Univ. (SM12) x Chis. 76 (orig.)	VLM x VEO-2
10	C. Univ. (SM12) x Chis. 76 (C17)	VLM x VEA-2
11	C. Univ. (SM12) x Chis. 39 (orig.)	VLM x VEO-3
12	C. Univ. (SM12) x Chis. 39 (C17)	VLM x VEA-3
13	Jal.63 (C17) x Jal. 63 (orig.)	VEA-1 x VEO-1
14	Chis. 76 (C17) x Chis. 76 (orig.)	VEA-2 x VEO-2
15	Chis. 39 (C17) x Chis. 39 (orig.)	VEA-3 x VEO-3

VLO = variedad local original; VLM = variedad local mejorada; VEO = variedad exótica original; VEA = variedad exótica adaptada.

agrícolas P-V 2011 y P-V 2012. La parcela experimental consistió de dos surcos de 6 m separados a 80 cm; en cada surco hubo 16 pares de plantas separadas a 40 cm. La siembra fue manual, al depositar tres semillas por sitio para posteriormente dejar dos plantas por mata. Se usó un diseño experimental de bloques completos al azar con tres repeticiones.

Se evaluaron las siguientes características: rendimiento de mazorca a humedad constante en toneladas por hectárea (RTO, t ha⁻¹), días a floración masculina (DFM), y altura de la planta (AP, cm). A los datos se les aplicó un análisis de varianza (ANOVA) combinando los dos ambientes mediante el paquete estadístico SAS® 9.1 (SAS Institute, 2003).

Los promedios se compararon con la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$). Las fuentes de variación fueron: Ambientes, Repeticiones/Ambientes, Poblaciones, Poblaciones x Ambientes, y Error.

La suma de cuadrados de poblaciones se partió en progenitores originales (PO), progenitores mejorados o adaptados (PM), cruza entre variedad local original por variedades exóticas (VLO x VE), cruza entre variedad local mejorada por variedades exóticas (VLM x VE), cruza de progenitores mejorados por progenitores originales (PM x PO), y grupos de poblaciones. La heterosis de las cruza interracial se estimó con respecto al progenitor medio

(H_{PM}) y al progenitor superior (H_{PS}). Finalmente, se efectuaron contrastes ortogonales entre grupos de cruza para evaluar las bondades del germoplasma exótico mejorado con respecto al mismo tipo de germoplasma original.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Ambientes

El ANOVA de las cruza de la variedad local (Compuesto Universal) con las variedades exóticas originales y exóticas adaptadas (Cuadro 3), indicó que hubo diferencias significativas ($P \leq 0.01$) entre ambientes para las tres variables evaluadas (Cuadro 3), lo que puede atribuirse a que las condiciones climáticas variaron de un ciclo a otro. En especial se presentaron heladas tempranas el 8 de septiembre de 2011 y el 4 de octubre de 2012, y sequías prolongadas de julio a agosto de 38 d en 2011 y de 27 d en 2012; hubo también escasas precipitaciones de mayo a septiembre, de 360 mm en 2011 y de 320 mm en 2012. Tales condiciones meteorológicas afectaron la expresión de los genotipos de un ciclo agrícola a otro.

Poblaciones

También se detectaron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) entre poblaciones para las tres variables (Cuadro 3), lo que evidencia que los materiales experimentales tuvieron diferente expresión genotípica y fenotípica. Esto se atribuye a que progenitores y cruza de diferentes orígenes geográficos y raciales con niveles desiguales de mejoramiento genético y de adaptación se analizaron en conjunto.

Así, la partición de esta fuente de variación confirmó diferencias significativas entre los tipos de poblaciones para diversas características agronómicas. Por ejemplo: hubo diferencias ($P \leq 0.01$) entre poblaciones originales en las tres variables; entre poblaciones mejoradas hubo diferencias sólo en AP; entre las cruza variedad local original x variedades exóticas las hubo para RTO y DFM; y para las cruza variedad local mejorada x variedades exóticas y progenitores mejorados x progenitores originales las hubo en AP y DFM. Estos resultados evidencian un comportamiento *per se* diferente entre poblaciones locales y exóticas, además de un efecto diferente de la selección para rendimiento de

Cuadro 3. Cuadrados medios del análisis de varianza combinado, del rendimiento de grano (RTO), altura de planta (AP), y número de días a floración masculina (DFM) de 23 poblaciones de maíz exótico adaptado a Valles Altos. Montecillo, México (años 2011 y 2012).

Fuente de variación	GL	RTO	AP	DFM
Ambientes	1	25**	19,208**	3460**
Repeticiones (ambientes)	4	75**	1074*	20
Poblaciones	22	210**	4483**	329**
PO	3	14**	9095**	534**
PM	3	8.36	4413**	113
VLO x VE	5	12**	401	153**
VLM x VE	5	20	497*	142**
PM x PO	2	14	6192**	945**
Grupos de poblaciones	4	25**	10,308**	481**
Poblaciones x Ambientes	22	121**	522*	27
PO x Ambientes	3	10**	1995**	4**
PM x Ambientes	3	5	61	59
(VLO x VE) x Ambientes	5	6	293	29
(VLM x VE) x Ambientes	5	9	115	8**
(PM x PO) x Ambientes	2	1	324	28**
Grupos de poblaciones x Ambientes	4	15**	656	41
Error experimental	88	125	311	22
Total	137			
CV (%)		21	6	5

*,** Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad. RTO ($t\ ha^{-1}$), AP (cm); DFM (días); PO = progenitores originales; PM = progenitores mejorados; VLO = variedad local original; VE = variedades exóticas; GL = grados de libertad.

grano (grado de adaptación) entre los genotipos exóticos originales y exóticos adaptados.

Poblaciones x ambientes

Esta interacción resultó significativa ($P \leq 0.01$) en RTO y AP, mientras que en la partición la interacción de progenitores originales x ambientes presentó significancia para las tres variables (Cuadro 3). La segunda y tercera particiones resultaron no significativas para las tres variables, mientras que la cuarta y quinta tuvieron significancia para DFM, y la sexta para RTO. Esto muestra que, en general, los materiales seleccionados interaccionaron poco con los ambientes, presuntamente debido a una mayor frecuencia de genes favorables para adaptación; el rendimiento resultó ser la variable más afectada por los efectos adversos del clima mencionados y por daños de plagas al inicio del cultivo (*Geraeus senilis*, *Nicentrites testaceipes*, *Spodoptera frugiperda* y *Phyllophaga* sp) y de enfermedades (*Fusarium* spp y *Puccinia sorghi*) poco antes de la floración, sobre todo en los materiales desadaptados.

Progenitores

Las variedades progenitoras con mayor rendimiento fueron: Compuesto Universal mejorado, Jalisco 63 adaptado y Compuesto Universal original (6.6, 6.3 y 5.9 t ha⁻¹, respectivamente). Las variedades locales fueron las que presentaron los promedios de AP superiores (301 cm) y aceptable precocidad (98 DFM) (Cuadro 4). La variedad Jalisco 63 adaptada fue la de más bajo porte (238 cm) y más precoz (91 d); por el contrario, las variedades más tardías fueron Chiapas 39 original y Jalisco 63 original (115 d, respectivamente), ambas de origen subtropical. Aun así, todas las variedades pueden considerarse de ciclo intermedio, de acuerdo con la clasificación descrita por Pérez *et al.* (2007).

Al comparar los progenitores exóticos originales vs. sus versiones adaptadas se observaron cambios favorables en estas últimas, ya que Tabloncillo, Tepecintle y Comiteco adaptadas rindieron 66, 81, y 22 % más, respectivamente, y fueron más precoces (Cuadro 4). En altura de planta, sólo la variedad Jalisco 63 adaptada disminuyó su porte, misma que podría considerarse como la de mayor capacidad de adaptación, por su alto rendimiento con respecto a la variedad original y a las demás variedades. Estos resultados concuerdan en parte con los de la evaluación de Pérez *et al.* (2007), quienes al comparar la variedad original (C_0) con la adaptada (C_9), Tabloncillo, Tepecintle y Comiteco seleccionadas detectaron que éstas rindieron más que las originales en 110, 85, y 44 %, respectivamente.

Estos resultados indican que la selección masal visual es un método efectivo para adaptar variedades exóticas, se-

gún los siguientes indicadores: aumento progresivo del rendimiento, mayor sanidad de planta, y reducción del ciclo vegetativo. Pérez *et al.* (2002) también consideraron que la selección masal visual es altamente efectiva para incrementar la frecuencia de alelos favorables en loci que favorecen el rendimiento. Por otro lado, entre la variedad local original y su versión mejorada sólo hubo diferencias en rendimiento, característica típica de programas de selección masal practicada en poblaciones adaptadas o mejoradas, donde las ganancias en el proceso de selección son relativamente bajas (Pérez *et al.*, 2002).

Cruzas

El rendimiento de las mejores cruzas (Cuadro 4) osciló entre 6.6 y 7.3 t ha⁻¹. El rendimiento de las cruzas Compuesto Universal original x Chiapas 39 adaptada, Compuesto Universal mejorado x Chiapas 39 adaptada, Chiapas 39 adaptada x Chiapas 39 original, Compuesto Universal mejorado x Chiapas 76 adaptada, y Compuesto Universal original x Jalisco 63 adaptada, no presentó diferencias significativas entre ellas, y es de destacar que en todas estas cruzas participaron las variedades exóticas adaptadas. De aquí se deduce que éstas contribuyeron con genes favorables de adaptación en alta frecuencia y además dominantes en las F_1 , más los posibles efectos epistáticos entre los alelos de progenitores genéticamente contrastantes.

En cuanto a las variables AP y DFM, las cruzas Jalisco 63 adaptada x Jalisco 63 original y Chiapas 76 adaptada x Chiapas 76 original, presentaron los portes de planta más bajos (252 cm en promedio), mientras que las más precoces fueron: Jalisco 63 adaptada x Jalisco 63 original, Compuesto Universal mejorado x Jalisco 63 adaptada, y Compuesto Universal original x Jalisco 63 adaptada, con un ciclo promedio de 88 d (Cuadro 4). Estos resultados indican que existieron interacciones positivas entre poblaciones exóticas y locales para algunas características agronómicas y fenológicas, las cuales podrían ser útiles en el mejoramiento genético del maíz, en la creación de cruzas agrónomicamente competitivas con híbridos comerciales (Holland, 2004).

Análisis por contrastes

Los progenitores mejorados (PM) superaron a los progenitores originales (PO) en rendimiento y en precocidad, aunque en altura de planta no hubo diferencias (Cuadro 5). Esto confirma que los materiales mejorados tuvieron alta frecuencia de genes favorables para rendimiento y precocidad, lo cual es un reflejo positivo de su adaptación lograda por la selección para rendimiento. Esto concuerda con lo señalado por Morales *et al.* (2007) en el sentido de que el rendimiento de grano y la precocidad son las variables más

Cuadro 4. Comparación de medias del rendimiento de grano (RTO), altura de planta (AP), y número de días a floración masculina (DFM) de ocho progenitores de maíz local y exótico y de 15 de sus cruzas posibles. Montecillo, México (años 2011 y 2012).

Tratamientos	RTO (t ha ⁻¹)	AP (cm)	DFM (días)
Progenitores			
Comp. Univ. original (Chalqueño)	5.9 abc	301 ab	98 cdef
Comp. Univ. mejorado (Chalqueño)	6.6 ab	301 ab	98 cdef
Jalisco 63 original (Tabloncillo)	3.8 cd	298 abc	115 a
Jalisco 63 adaptado (Tabloncillo)	6.3 abc	238 fg	91 efg
Chiapas 76 original (Tepecintle)	2.2 d	217 g	99 cde
Chiapas 76 adaptado (Tepecintle)	4.0 bcd	262 cdef	98 cdef
Chiapas 39 original (Comiteco)	4.0 bcd	274 bcdef	115 a
Chiapas 39 adaptado (Comiteco)	4.9 abc	283 abcde	101 bcd
Cruzas			
Chalqueño x Tabloncillo			
C. Univ. orig. x Jal.63 orig.	5.4 abc	298 abc	96 cdefg
C. Univ. mej. x Jal.63 adapt.	5.5 abc	302 ab	89 fg
C. Univ. mej. x Jal.63 orig.	5.5 abc	293 abcd	97 cdef
C. Univ. orig. x Jal.63 adapt.	6.6 a	297 abcd	89 efg
Chalqueño x Tepecintle			
C. Univ. orig. x Chis. 76 orig.	6.1 abc	297 abc	93 defg
C. Univ. mej. x Chis. 76 adapt.	7.0 a	311 ab	97 cdef
C. Univ. mej. x Chis. 76 orig.	5.4 abc	309 ab	96 cdefg
C. Univ. orig. x Chis. 76 adapt.	6.0 abc	304 ab	98 cdef
Chalqueño x Comiteco			
C. Univ. orig. x Chis. 39 orig.	6.4 ab	318 a	104 bc
C. Univ. mej. x Chis. 39 adapt.	7.1 a	315 a	99 cdef
C. Univ. mej. x Chis. 39 orig.	6.6 ab	318 a	104 bc
C. Univ. orig. x Chis. 39 adapt.	7.3 a	307 ab	99 cde
Exótica Adaptada x Exótica Original			
Jal.63 adapt. x Jal.63 orig.	6.6 ab	247 efg	87 g
Chis. 76 adapt. x Chis. 76 orig.	5.0 abc	259 def	94 cdefg
Chis. 39 adapt. x Chis. 39 orig.	7.1 a	308 ab	111 ab
Media	5.7	289	99

Medias con letras iguales dentro de cada variable no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).

importantes para definir la estructura de la variabilidad fenotípica entre materiales genéticos adaptados y exóticos.

En las demás comparaciones no hubo diferencias entre los promedios de la variedad local original (VLO) y la variedad local mejorada (VLM) (segundo contraste) para las tres variables, ni entre los promedios de las variedades exóticas originales (VEO) y el de las variedades exóticas mejoradas (VEA) (tercero y cuarto contrastes, Cuadro 5). No obstante, se observó una tendencia hacia mayor rendimiento y precocidad en las cruza donde intervinieron las variedades exóticas adaptadas (VEA), lo cual es un posible indicador del efecto favorable que tuvo la selección por rendimiento para la adaptación de las variedades exóticas.

Con el objeto de aportar más evidencias de que las variedades locales (originales y mejoradas) y las exóticas adaptadas contribuyeron con una alta frecuencia de alelos

dominantes favorables de adaptación en las cruza donde uno de los progenitores es una variedad exótica original, se hicieron contrastes ortogonales según el grado de mejoramiento genético de las poblaciones (Cuadros 6 y 7).

Al comparar las variedades local original (C.U. or.) y exótica original (Jal. 63 or.) con su cruza (C.U. or. x Jal. 63 or.), se observó que C.U. or. tuvo mayor rendimiento promedio que Jal. 63 or. (Cuadro 6, primero y segundo contrastes), lo que se atribuye a que en la cruza los genes de la variedad local original (variedad de origen templado, adaptada) fueron dominantes sobre los genes de la variedad exótica Jal. 63 or. (inadaptada).

En AP ambas variedades resultaron iguales, pero en DFM la variedad Jal. 63 or. fue más tardía (primero y segundo contrastes) por estar inadaptada. Al comparar C.U. or. y Jal. 63 adaptada con la cruza (C.U. or. x Jal. 63 ad.), el rendimiento

Cuadro 5. Comparación ortogonal de promedios del rendimiento de grano (RTO), altura de planta (AP), y días a floración masculina (DFM) de ocho progenitores de maíz local y exótico y de 15 de sus cruza posibles. Montecillo, México (años 2011 y 2012).

Contrastes	RTO (t ha ⁻¹)	AP (cm)	DFM (días)
Progenitores orig. vs. Progenitores mej.	-1.5**	1.4	9.7**
(VLO x VE) vs. (VLM x VE)	0.1	-4.8	-0.4
(VLO x VEO) vs. (VLO x VEA)	-2.1	5.0	6.0
(VLM x VEO) vs. (VLM x VEA)	-2.1	-7.3	12.3*

*,** Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad. VLO = variedad local original; VLM = variedad local mejorada; VE = variedades exóticas; VEO = variedad exótica original; VEA = variedad exótica adaptada.

Cuadro 6. Comparación ortogonal entre promedios del rendimiento de grano (RTO), altura de planta (AP), y días a floración masculina (DFM), de progenitores vs. cruza con la variedad local original, a través de ambientes, de ocho progenitores de maíz local y exótico y de 15 de sus cruza posibles. Montecillo, México (años 2011 y 2012).

Contrastes	RTO (t ha ⁻¹)	AP (cm)	DFM (días)
C.U. or. vs. (C.U. or. x Jal. 63 or.)	0.5	2.9	2.2
Jal. 63 or. vs. (C.U. or. x Jal. 63 or.)	-1.7*	-0.4	18.7**
C.U. or. vs. (C.U. or. x Jal. 63 ad.)	-0.7	4.4	9.0**
Jal. 63 ad. vs. (C.U. or. x Jal. 63 ad.)	-0.4	-58.6**	1.8
C.U. or. vs. (C.U. or. x Chis. 76 or.)	-0.2	3.7	5.2
Chis. 76 or. vs. (C.U. or. x Chis. 76 or.)	-3.9**	-80.4**	6.0*
C.U. or. vs. (C.U. or. x Chis. 76 ad.)	-0.1	-2.9	-0.3
Chis. 76 ad. vs. (C.U. or. x Chis. 76 ad.)	-2.0**	-42.1**	-0.3
C.U. or. vs. (C.U. or. x Chis. 39 or.)	-0.5	-16.7	-5.5*
Chis. 39 or. vs. (C.U. or. x Chis. 39 or.)	-2.3**	-43.9**	11.5**
C.U. or. vs. (C.U. or. x Chis. 39 ad.)	-1.4*	-6.5	-0.8
Chis. 39 ad. vs. (C.U. or. x Chis. 39 ad.)	-2.4**	-24.6*	2.3

*,** Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad.

Cuadro 7. Comparación ortogonal entre promedios del rendimiento de grano (RTO), altura de planta (AP), y días a floración masculina (DFM), de progenitores vs. cruzas con la variedad local mejorada, de ocho progenitores de maíz local y exótico y de 15 de sus cruzas posibles. Montecillo, México (años 2011 y 2012).

Contrastes	RTO (t ha ⁻¹)	AP (cm)	DFM (días)
C.U. mej. vs. (C.U. mej. x Jal. 63 or.)	1.0	7.5	0.2
Jal. 63 or. vs. (C.U. mej. x Jal. 63 or.)	-1.8*	4.3	17.2**
C.U. mej. vs. (C.U. mej. x Jal. 63 ad.)	1.1	-1.5	9.0**
Jal. 63 ad. vs. (C.U. mej. x Jal. 63 ad.)	0.8	-64.4**	2.3
C.U. mej. vs. (C.U. mej. x Chis. 76 or.)	1.2	-8.7	1.7
Chis. 76 or. vs. (C.U. mej. x Chis. 76 or.)	-3.1**	-92.8**	3.0
C.U. mej. vs. (C.U. mej. x Chis. 76 ad.)	-0.4	-9.9	0.2
Chis. 76 ad. vs. (C.U. mej. x Chis. 76 ad.)	-2.9**	-49.0**	0.7
C.U. mej. vs. (C.U. mej. x Chis. 39 or.)	0.0	-17.4	-6.0*
Chis. 39 or. vs. (C.U. mej. x Chis. 39 or.)	-2.5**	-44.5**	11.5**
C.U. mej. vs. (C.U. mej. x Chis. 39 ad.)	-0.6	-14.5	-1.0
Chis. 39 ad. vs. (C.U. mej. x Chis. 39 ad.)	-2.2**	32.5**	2.7

*, ** Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad.

de la cruza fue significativamente igual que ambos progenitores, y que tampoco resultó más precoz; solamente en AP Jal. 63 ad. fue menor que la cruza (tercero y cuarto contrastes). Estos resultados confirman que la variedad exótica adaptada contribuyó con una alta frecuencia de genes favorables dominantes en la F₁ de la cruza (C.U. or. x Jal. 63 ad.); resultados similares se obtuvieron en los demás contrastes del Cuadro 6.

Al comparar el rendimiento de las variedades local mejorada (C.U. mej.) y exótica original (Jal. 63 or.) con la cruza (C.U. mej. x Jal. 63 or.), la variedad C.U. mej. alcanzó mayor promedio que Jal. 63 or (Cuadro 7). Esto ratifica que los genes de la variedad local mejorada (adaptada) fueron dominantes sobre los genes de la variedad exótica Jal. 63 or. (inadaptada). En AP ambas variedades resultaron iguales, pero en DFM la variedad Jal. 63 or. fue más tardía (primero y segundo contrastes). Al comparar C.U. mej. y Jal. 63 ad. con su cruza (C.U. mej. x Jal. 63 ad.) se encontró que no hubo diferencias significativas en rendimiento, aunque la variedades fueron de porte más bajo en AP y más tardías (contrastos tercero y cuarto).

Estos resultados confirman que efectivamente la variedad exótica adaptada contribuyó con genes favorables dominantes en alta frecuencia en la F₁ de la cruza (C.U. mej. x Jal. 63 ad.), y que además de los efectos aditivos de los genes de cada progenitor, existe la posibilidad de que se presentaran interacciones positivas entre los alelos de loci diferentes, lo que daría como resultado las significancias de las diferencias entre los promedios de rendimiento para algunas

cruzas de C.U. mej. x variedad exótica adaptada. En el resto de contrastes (Cuadro 7) los resultados fueron similares a los anteriores.

Como evidencia adicional de que la frecuencia de los genes para rendimiento de las variedades exóticas adaptadas (VEA) se incrementó por la selección de plantas productivas y de que éstos fueron dominantes sobre los genes de inadaptación de las variedades exóticas originales (VEO), se comparó el promedio de cada tipo de variedad contra el promedio de su cruza (VEA x VEO) (Cuadro 8). Era de esperarse que el valor del contraste VEA vs. (VEA x VEO) fuera igual a cero o no significativo, y que el del contraste VEO vs. (VEA x VEO) fuera diferente de cero y significativo.

Esta predicción se cumplió para la variable RTO en todos los contrastes, excepto en la comparación de la raza Comiteco adaptado. Esta excepción pudo deberse a que la población Chis. 39 aún presenta problemas de inadaptación en comparación con el resto de las variedades (Cuadro 4), o a que en ella intervinieron efectos de variación ecológica (Molina, 1992). Por su parte, Pérez *et al.* (2002) consideran a la raza Comiteco como de adaptación moderada.

Heterosis de las cruzas

Se observaron valores positivos de la heterosis estimada del tipo progenitor medio (H_{PM}) y la heterosis estimada del tipo progenitor superior (H_{PS}) en algunas cruzas de la variedad local por variedades exóticas (Cuadro 9). Los valores

Cuadro 8. Comparación ortogonal entre promedios del rendimiento de grano (RTO), altura de planta (AP), y días a floración masculina (DFM) de progenitores exóticos vs. cruzas (VEA x VEO), de ocho progenitores de maíz local y exótico y de 15 de sus cruzas posibles. Montecillo, México (años 2011 y 2012).

Contrastes	RTO (t ha ⁻¹)	AP (m)	DFM (días)
Jal. 63 ad. vs. (Jal. 63 ad. x Jal. 63 or.)	-0.3	-9.2	4.3
Jal. 63 or. vs. (Jal. 63 ad. x Jal. 63 or.)	-2.8**	50.5**	28.0**
Chis. 76 ad. vs. (Chis. 76 ad. x Chis. 76 or.)	-1.0	3.2	4.0
Chis. 76 or. vs. (Chis. 76 ad. x Chis. 76 or.)	-2.8**	-41.8**	4.8
Chis. 39 ad. vs. (Chis. 39 ad. x Chis. 39 or.)	-2.2**	-24.9*	-9.8**
Chis. 39 or. vs. (Chis. 39 ad. x Chis. 39 or.)	-3.0**	-33.9**	4.0

*, ** Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad.

más altos de H_{PM} para rendimiento lo manifestaron las cruzas: Chis.76 ad. x Chis.76 or., Chis.39 ad. x Chis.39 or., C.U. or. x Chis.76 or., C.U. mej. x Chis.76 ad., y C.U. mej. x Chis. 76 or. (con valores de 126, 85.9, 57.8, 54.3 y 52.2 %, respectivamente). Estas heterosis son superiores a las encontrados por De-la-cruz *et al.* (2003).

Las primeras dos cruzas manifestaron la máxima expresión con respecto al promedio de ambos progenitores (126 y 85.9 %) y al progenitor superior (50.8 y 65.1 %, respectivamente). Estos resultados generan una controversia, pues en teoría los grados más altos de heterosis se han obtenido en cruzamientos entre progenitores con diferente origen genético y geográfico (Hallauer *et al.*, 2010; Peña *et al.*, 2012). No obstante, la alta heterosis entre progenitores del mismo origen genético podría atribuirse a que la selección para adaptación durante varios ciclos generó una variedad que diverge genéticamente de la población original, por lo que los progenitores divergen genéticamente y son diferentes en sus alelos y frecuencias, con dominancia de los alelos del progenitor exótico adaptado. Además, la variación genética de las poblaciones debida a orígenes geográficos diferentes no necesariamente implica que combinarán bien en grupos heteróticos (Coors y Pandey, 1999; Hallauer *et al.*, 2010).

El concepto de divergencia genética entre progenitores para una expresión máxima de heterosis tiene sus límites, pues la crusa de progenitores extremadamente divergentes aparentemente crea una situación donde se afecta el funcionamiento normal de los alelos, lo que altera la eficiencia de las funciones fisiológicas en las cruzas (Hallauer *et al.*, 2010).

Solo las cruzas Chalqueño por Tepecintle y por Comiteco cumplieron con la mayor divergencia genética y geográfica, con lo que se puede suponer que tienen un patrón heterótico con potencial para producir híbridos de alto rendimiento. De igual manera, las poblaciones Tepecintle adaptado y

Comiteco adaptado, por ser fuentes de genes favorables se pueden aprovechar en el mejoramiento genético del maíz de clima templado. Esto coincide con lo afirmado por Holland (2004), en el sentido de que las cruzas de poblaciones locales con exóticas exhiben alta heterosis y mediante ellas se producen nuevas poblaciones de mejoramiento que tienen una alta proporción de alelos exóticos únicos que amplían la base genética del maíz.

CONCLUSIONES

Las variedades exóticas adaptadas aumentaron su rendimiento por efecto de la selección previa de las mejores plantas y mazorcas. Se infiere que este proceso de selección aumentó la frecuencia de genes favorables al rendimiento y por ende también mejoró el grado de adaptación de las mismas.

El rendimiento *per se* de los progenitores exóticos adaptados fue mayor que el de los originales. Las variedades exóticas adaptadas manifestaron su expresión genética de manera dominante cuando se cruzaron con variedades exóticas originales o variedades locales sin mucho mejoramiento. Las cruzas Tepecintle adaptado por Tepecintle original, Comiteco adaptado por Comiteco original, y Chalqueño por Tepecintle y por Comiteco tuvieron la expresión más alta de heterosis, para así conformar un patrón heterótico con potencial para la formación de híbridos de alto rendimiento. Los resultados demuestran la importancia de utilizar germoplasma exótico tropical adaptado para formar nuevas cruzas de maíz con alelos de interés para la región de Valles Altos Centrales de México.

BIBLIOGRAFÍA

- Beck D. L., S. K. Vasal, and J. Crossa (1991) Heterosis and combining ability among subtropical and temperate intermediate maturity maize germplasm. *Crop Science* 31:68-73.
- De-la-Cruz L. L., J. Ron P., J. L. Ramírez D., J. J. Sánchez G., M. M.

Cuadro 9. Heterosis de cruzas intervarietales entre variedad local original y mejorada y variedades exóticas (originales y adaptadas) para tres variables, en dos ambientes de evaluación.

Cruzas	RTO		AP		DFM	
	% H _{PM}	% H _{PS}	% H _{PM}	% H _{PS}	% H _{PM}	% H _{PS}
Chalqueño x Tabloncillo						
C.U. or. x Jal. 63 or.	6.6	-22.4	-0.1	-0.3	-9.0	-15.3
C.U. mej. x Jal. 63 ad.	-10.8	-13.7	4.5	0.2	-6.6	-10.2
C.U. mej. x Jal. 63 or.	19.9	-8.7	-0.7	-0.8	-7.9	-14.1
C.U. or. x Jal. 63 ad.	3.3	0.9	3.7	-0.5	-5.8	-9.2
Chalqueño x Tepecintle						
C.U. or. x Chis. 76 or.	57.8	-11.0	5.7	-0.5	-5.5	-6.2
C.U. mej. x Chis. 76 ad.	54.3	24.7	3.7	1.2	-0.7	-0.7
C.U. mej. x Chis. 76 or.	52.2	-14.6	7.6	1.1	-2.7	-3.1
C.U. or. x Chis. 76 ad.	16.5	-10.8	2.9	0.4	0.6	0.3
Chalqueño x Comiteco						
C.U. or. x Chis. 39 or.	24.7	-4.1	3.7	1.9	-2.4	-9.4
C.U. mej. x Chis. 39 ad.	39.1	25.7	2.8	1.6	-1.1	-2.6
C.U. mej. x Chis. 39 or.	43.6	15.7	3.7	2.0	-2.6	-9.4
C.U. or. x Chis. 39 ad.	31.4	13.0	1.8	0.7	-0.5	-2.3
Exótica adaptada x Exótica original						
Jal. 63 ad. x Jal. 63 or.	40.6	5.9	-2.9	-6.3	-15.3	-23.7
Chis. 76 ad. x Chis. 76 or.	126.0	50.8	3.4	-0.5	-4.5	-5.0
Chis. 39 ad. x Chis. 39 or.	85.9	65.1	3.8	3.2	2.5	-3.2

H_{PM} = heterosis progenitor medio; H_{PS} = heterosis progenitor superior; RTO = rendimiento de grano; AP = altura de planta; DFM = número de días a floración masculina.

- Morales R., M. Chuela B., S. A. Hurtado-de-P. y S. Mena M. (2003) Heterosis y aptitud combinatoria entre híbridos comerciales y germoplasma exótico de Maíz en Jalisco, México. *Revista Fitotecnica Mexicana* 26:1-9.
- Coors J. G. and S. Pandey (1999) Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops. ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI. 524 p.
- Gaytán B. R. y N. Mayek P. (2010) Heterosis en híbridos de maíz producidos de cruzamientos entre progenitores de Valles Altos y Tropicales. *Investigación y Ciencia* 48:4-8.
- Goodman M. M. (1985) Exotic maize germplasm: Status, prospects and remedies. *Iowa State Journal of Research* 59:497-527.
- Goodman M. M. and M. Carson L. (2000) Reality vs. myth: Corn breeding, exotic, and genetic engineering. *Annual Corn and Sorghum Research Conference* 55:140-172.
- Hallauer A. R., M. J. Carena and F. J. B. Miranda (2010) Quantitative Genetics in Maize Breeding. Springer, New York, USA. 663 p.
- Holland J. B. (2004) Breeding: Incorporation of exotic germplasm. In: *Encyclopedia of Plant and Crop Science*. Marcel Dekker (eds). New York, USA. pp:222-224.
- Molina G. J. D. (1992) Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa. AGT Editor, México. 349 p.
- Molina G. J. D. (1983) Selección Masal Visual Estratificada en Maíz. Folleto Técnico. Centro de Genética. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 35 p.
- Morales R. M., J. Ron P., J. J. Sánchez G., J. L. Ramírez D., L. de-la-Cruz L., S. Mena M., S. Hurtado P. y M. Chuela B. (2007) Relaciones fenotípicas y heterosis entre híbridos comerciales y germoplasma exótico de Maíz en Jalisco, México. *Revista Fitotecnica Mexicana* 30:285-294.
- Navas A. A. A. y T. Cervantes S. (1991) Selección para rendimiento y adaptación a Valles Altos en cruza interraciales tropicales de maíz de México. *Agrociencia* 2:97-113.
- Pérez C. A. A., J. D. Molina G., A. Martínez G., P. García M. y D. Reyes L. (2007) Selección masal para la adaptación a clima templado de razas tropicales y sub-tropicales de maíz de México. *Bioagro* 19:133-141.
- Pérez C. A. A., J. D. Molina G. y A. Martínez G. (2002) Adaptación a clima templado de razas tropicales y subtropicales de maíz de México por selección masal visual. Rendimiento, altura de planta y precocidad. *Revista Fitotecnica Mexicana* 25:435-441.
- Pérez C. A. A., J. D. Molina G. y A. Martínez G. (2000) Adaptación a clima templado de una variedad de maíz tropical mediante selección masal visual estratificada. *Agrociencia* 34:533-542.
- Peña R. A., F. González C., G. Núñez H., M. R. Tovar G., V. A. Vidal M. y J. L. Ramírez D. (2012) Heterosis y aptitud combinatoria para la producción y calidad de forraje en seis poblaciones de Maíz. *Revista Mexicana Ciencia Pecuaria* 3:389-406.
- SAS Institute (2003) SAS/IML Software: Usage and Reference. Version 9.1. 1st. Ed. SAS Institute Inc., Cary, N.C.
- Wellhausen E. J., L. M. Roberts, E. Hernández X., en colaboración con P. C. Mangelsdorf (1951) Razas de Maíz en México. Su Origen, Características y Distribución. Folleto Técnico No. 5. Oficina de Estudios Especiales. Secretaría de Agricultura y Ganadería. México. 237 p.