

APTITUD COMBINATORIA Y HETEROSIS EN ETAPAS TEMPRANAS DEL DESARROLLO DEL MAÍZ

COMBINING ABILITY AND HETEROSIS IN EARLY DEVELOPMENTAL STAGES OF MAIZE

Gilberto Esquivel Esquivel^{1*}, Fernando Castillo González², Juan M. Hernández Casillas¹, Amalio Santacruz Varela², Gabino García de los Santos², Jorge A. Acosta Gallegos³ y Antonio Ramírez Hernández²

¹Campo Experimental Valle de México, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (INIFAP). Km 18.5 Carretera Los Reyes-Lechería. 56230, Chapingo, Edo. de México. ²Postgrado en Recursos Genéticos y Productividad, Colegio de Postgraduados. Km. 36.5 Carretera México- Texcoco. 56230, Montecillo, Texcoco, Edo. de México. ³Campo Experimental Bajío, INIFAP. Km. 6.5 Carretera Celaya-San Miguel de Allende. 38110, Celaya, Gto., México.

* Autor para correspondencia (esgil568@hotmail.com)

RESUMEN

El establecimiento inicial del maíz (*Zea mays* L.) en campo es importante para asegurar un buen rendimiento al final del ciclo, sobre todo en los Valles Altos de México donde se siembra profundo con el sistema de humedad residual de la estación previa. Para estimar la aptitud combinatoria general (ACG) y la heterosis en etapas tempranas del desarrollo de maíz, se evaluaron 15 poblaciones nativas progenitoras, 105 cruas generadas a partir de un arreglo dialélico diseño II de Griffing, y otros genotipos adicionales del área de distribución de la raza Chalqueño en los Valles Altos de México. La siembra se hizo en camas de arena a 15 cm de profundidad en condiciones de invernadero. El diseño experimental fue látice simple 12 x 12 con tres repeticiones. Se registró velocidad y porcentaje de emergencia, altura de planta, longitud de mesocotilo y biomasa total. Hubo diferencias ($P \leq 0.01$) entre grupos y entre poblaciones dentro de grupos para las cinco variables. Las poblaciones Dgo-189, Gto-208, Gto-142, Col-03-64, Col-6784, F_{HCH}-129F₁₀, Jal-335 y Tlax-151 presentaron los mayores valores de ACG en velocidad de emergencia y biomasa total. La heterosis más alta se obtuvo en las poblaciones F_{HCH}-129F₁₀, Col-03-64, Méx-633 y VS-22, en combinación con Gto-208, Dgo-189, Jal-335, Tlax-151 y Oax-814. También destacaron las cruas Jal-335 x Zac-66, Gto-142 x Zac-66 y Oax-814 x Gto-208. Las poblaciones y cruas sobresalientes provienen de sitios geográficos diversos, lo que indica que la divergencia genética estuvo asociada con la geográfica. El vigor inicial de los genotipos de maíz para los Valles Altos de México podría mejorarse si se incorporaran algunas de estas poblaciones y cruas sobresalientes a los programas de mejoramiento genético de maíz.

Palabras clave: *Zea mays*, vigor, dialelos, cruas, raza Chalqueño.

SUMMARY

An early establishment of maize (*Zea mays* L.) in the field is important to assure good yield at the end of the cycle, especially in the highlands of México where planting is performed using the soil moisture from the previous season. To estimate the general combining ability (GCA) and heterosis at early stages of maize development, 15 progenitor landraces, their 105 crosses generated

under a diallel array in conformity with a Griffing II design, and some additional native genotypes from the area of distribution of the Chalqueño race in the Mexican highlands, were evaluated. Planting was carried out under greenhouse conditions at a 15 cm depth using river sand as a substrate. The experimental design was a 12 X 12 square simple lattice with three replications. Traits recorded were speed and percentage of emergence, plant height, mesocotyl length and total biomass. There were differences ($P \leq 0.01$) among groups and among populations within groups in the five traits. The populations Dgo-189, Gto-208, Gto-142, Col-03-64, Col-6784, F_{HCH}-129F₁₀, Jal-335 and Tlax-151 presented the highest GCA values for emergence speed and total biomass. The highest heterosis was obtained with populations F_{HCH}-129F₁₀, Col-03-64, Méx-633 and VS-22, when combined with Gto-208, Dgo-189, Jal-335, Tlax-151 and Oax-814. Crosses Jal-335 x Zac-66, Gto-142 x Zac-66 and Oax-814 x Gto-208 were outstanding also. Prominent crosses and populations were associated with opposite geographic sites, thus indicating that genetic divergence was associated with geographic divergence. The early vigor of new maize genotypes for Mexican highlands could be improved by involving some of the outstanding populations and crosses into the maize breeding programs.

Index words: *Zea mays*, vigor, diallels, crosses, Chalqueño landrace.

INTRODUCCIÓN

La selección de germoplasma de maíz (*Zea mays* L.) que pueda servir a los programas de mejoramiento genético requiere del conocimiento de la diversidad genética y una idea clara del objetivo que se persigue. Según Sprague y Finlay (1976), la evaluación de una gran diversidad de germoplasma, aunque es un trabajo arduo, puede redituar importantes resultados, ya sea por la identificación de colecciones sobresalientes *per se*, la elección de combinaciones que permitan explotar la heterosis, o bien por la posibilidad de contar con genes que determinan caracteres cuantitativos deseables y que

mediante recombinación y selección paulatina puedan concentrarse para generar poblaciones superiores.

Sprague y Tatum (1942) definieron aptitud combinatoria general (ACG) como el comportamiento promedio de una línea en combinaciones híbridas, valorada a través de la prueba de cruzamientos con un conjunto de líneas diferentes, y a la aptitud combinatoria específica (ACE) como la desviación que presenta la progenie de una cruce específica con respecto al promedio (ACG) de sus progenitores. Moll *et al.* (1962) definieron heterosis como un fenómeno en el cual el híbrido resultante del cruzamiento de dos variedades es superior al promedio de sus progenitores, en crecimiento, tamaño, rendimiento y vigor en general; también establecieron que el nivel de heterosis está asociado con el grado de divergencia genética entre las poblaciones progenitoras.

Para un mejor aprovechamiento de las colecciones de maíz es necesario evaluar estrategias y metodologías que permitan conocer la variabilidad y diversidad. La elección de la mejor metodología dependerá del conocimiento de la estructura genética de la población, así como del entendimiento de la naturaleza de la acción génica de los caracteres cuantitativos (Gardner, 1963).

Al respecto, los diseños dialélicos se pueden utilizar para estimar varianzas genéticas, cuando los progenitores son líneas o individuos tomados en forma aleatoria de una población panmítica en equilibrio de ligamiento, así como para estimar los efectos de ACG y ACE de un grupo particular de líneas (Gardner y Eberhart, 1966). Los diseños dialélicos han sido utilizados extensivamente por los fitomejoradores de maíz, ya que la información que proveen es útil si se analiza e interpreta adecuadamente (Hallauer y Miranda, 1981).

De la diversidad genética del maíz en México, sólo una pequeña fracción se ha utilizado en programas formales de mejoramiento genético (Ortega *et al.*, 1991; Gámez *et al.*, 1996). Tales materiales pertenecen, en su mayoría, a cuatro razas: Cónico, Chalqueño, Tuxpeño y Celaya; otras pocas razas han tenido un uso limitado, como Bolita y Cónico Norteño (Márquez, 1994).

El mejoramiento genético de maíz para Valles Altos del país ha centrado su atención en la obtención de híbridos con líneas derivadas de poblaciones nativas sobresalientes o de variantes intermedias entre la raza Cónico y Chalqueño, entre las que se encuentran Mich-21, Qro-10, Tlax-151, Tlax-208, Méx-37, Méx-39, Hgo-4, Hgo-7, Pue-75 y Chapingo II (Gámez *et al.*, 1996), y han sido escasas las colectas nativas que se han agregado, a pesar de que algunas de ellas poseen características agronómicas

deseables y alto potencial de rendimiento (Ortega *et al.*, 1991; Balderrama *et al.*, 1997; Herrera *et al.*, 2004; Romero *et al.*, 2002).

La distribución geográfica del maíz Chalqueño, en sus dos sistemas de cultivo principales, humedad residual y punta de riego, en altitudes superiores a los 2000 m, se localiza desde el norte del país en los Estados de Zacatecas, Durango, Guanajuato, Michoacán, Querétaro, México, Puebla, Hidalgo, Tlaxcala y hasta el sur en la Mixteca Alta Oaxaqueña (Herrera *et al.*, 2004; Wellhausen *et al.*, 1951).

En gran parte de las regiones agrícolas que comprenden estos Valles Altos de México, prácticamente no se siembran variedades mejoradas, y sus condiciones climáticas y edáficas permiten el cultivo del maíz en el sistema de arroyo o conservación de humedad residual. En este peculiar sistema de siembra la semilla se deposita en el fondo del surco para que quede en contacto con la humedad guardada y se inicie el proceso de germinación y crecimiento de las plántulas, por lo que requiere semilla vigorosa. Este método de cultivo ha ejercido una fuerte presión de selección en las poblaciones locales de maíz en esta característica, por lo que el vigor de las semillas de estas regiones es mayor que en semillas de otras zonas.

La presente investigación tuvo como objetivo evaluar la capacidad de combinación y la heterosis en la etapa de crecimiento inicial, entre progenitores de maíz de Valles Altos relacionados con el área de distribución geográfica de la raza Chalqueño.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material genético

En el estudio se incluyeron poblaciones progenitoras que cubrieran los criterios siguientes: a) Que tuvieran antecedentes como material sobresaliente en estudios previos; b) Que su origen geográfico preferentemente estuviera limitado a los Valles Altos de México, más dos poblaciones contrastantes, una de Uruguay (Urg-II) y otra de Argentina (Arg-III), pertenecientes a la raza Cateto Sulino, con el propósito de explorar su respuesta heterótica; c) Que tuvieran bajo nivel de mejoramiento genético, aunque por falta de semilla de algunas poblaciones se incluyeron sus versiones con cierto grado de mejoramiento, como el caso de VS-22 (Mich-21) y F_{HC}H-129F₁₀; y d) Que preferentemente provinieran de diferentes puntos del área de distribución de la raza Chalqueño o que fueran variantes de ésta (Chalqueño-Celaya, Chalqueño-Cónico), así como una población de la raza Ancho que comparte área cultivada con Chalqueño

en el sureste del Estado de México. Así, el material genético estuvo constituido por 15 poblaciones de maíz y sus 105 cruza simples directas posibles, 14 cruza simples adicionales, cuatro poblaciones progenitoras adicionales y seis híbridos comerciales como testigos (Cuadro 1). El germoplasma adicional es material adaptado a los Valles Altos de México cuyos patrones heteróticos ya están establecidos (Cuadro 1). La semilla de las poblaciones fue proporcionada por el Banco de Germoplasma del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) y por un programa de mejoramiento genético de maíz del Colegio de Postgraduados.

Obtención y evaluación de la F₁

El cruzamiento entre progenitores se hizo en los ciclos agrícolas de Primavera–Verano 2005 y de Otoño–Invierno 2005–2006, en el Valle de México y en Iguala, Gro. La

evaluación de las cruza se hizo en los meses de junio a agosto de 2006 en condiciones de invernadero, en Texcoco, Edo. de México. Los genotipos se sembraron en camas de arena, con semilla de dos ciclos de cultivo subsecuentes, previa homogeneización del tamaño de ésta, dentro de lo posible. El diseño experimental utilizado fue látice simple 12 x 12 con tres repeticiones. Por la poca disponibilidad de espacio, las repeticiones se establecieron de manera escalonada en tres fechas de siembra: 27 de junio, 13 de julio y 10 de agosto de 2006, una por repetición. Se sembraron 25 semillas por unidad experimental, distribuidas en líneas de 1 m y separadas a 6.8 cm, al depositar una semilla cada 4 cm; posteriormente, se cubrieron con una capa de arena de 15 cm. Al término de la siembra se aplicó un riego hasta que el sustrato quedó saturado, y se cubrió con plástico. Se aplicaron riegos con la frecuencia necesaria para mantener la humedad del sustrato.

Cuadro 1. Poblaciones progenitoras, cruza adicionales e híbridos comerciales que formaron parte del estudio de heterosis en etapas tempranas en maíces con diferente grado de divergencia genética. Texcoco, Edo. de México. 2006.

Población	Edo/País	Municipio	Lat	Long	Alt	Raza	Referencias
Hgo-4	Hgo.					Chalqueño	Gámez <i>et al.</i> , 1996
Dgo-189	Dgo.	El Mezquital	23 ° 28'	104 ° 22'	1440	Chalqueño	LAMP, 1991
Gto-208	Gto.	León	21 ° 16'	101 ° 34'	2419	Chalq-Celaya	Romero <i>et al.</i> , 2002
Gto-142	Gto.	SM Allende	20 ° 55'	100 ° 45'	1990	Chalq-Celaya	Romero <i>et al.</i> , 2002
Méx-633	E. Méx.	T.del Aire	19 ° 09'	98 ° 01'	2410	Chalqueño	Romero <i>et al.</i> , 2002
Col-03-64	E. Méx.	Tepetlixpa	19 ° 16'	98 ° 49'	2393	Ancho	
Col-6784	E. Méx.	Chalco	19 ° 16'	98 ° 54'	2240	Chalqueño	Herrera <i>et al.</i> , 2004
F _{HC} H-129F ₁₀	E. Méx.	Texcoco	19 ° 29'	98 ° 53'	2250	Chalqueño	Romero <i>et al.</i> , 2002
Zac-66	Zac.	Jerez	22 ° 38'	102 ° 58'	1900	Chalq-Cónico	LAMP, 1991
Oax-814	Oax.					Chalq-Cónico	LAMP, 1991
Jal-335	Jal.	Lagos de M.	21 ° 22'	101 ° 55'	2130	Chalq-Celaya	
Tlax-151	Tlax.	Cuapixtla	19 ° 18'	97 ° 45'	2483	Chalq-Cónico	Gámez <i>et al.</i> , 1996
Urg-II	Uruguay						Castillo y Goodman, 1989
VS-22	Mich.	Zacapu	19 ° 31'	98 ° 53'	2353	Cateto Sulino	Romero <i>et al.</i> , 2002
Arg-III	Argentina					Chalq-Cónico	Castillo y Goodman, 1989
						Cateto Sulino	
Progenitores	Cruza Adicionales					Híbridos	
Qro-46 (1)	Qro-46 x Hgo-4		Méx-581 x Col-6784			H-28	
Méx-581	Dgo-189 x Qro-46		Zac-66 x Méx-581			H-33	
Pob-85 C4	Gto-142 x Qro-46		Pob-85 C4 x Zac-66			H-40	
Pob-800 C5	Méx-633 x Qro-46		VS-22 x Pob-85 C4			H-52	
	Qro-46 x Oax-814		Pob-800 C5 x Méx-581			H-64-E	
	Méx-581 x Dgo-189		Pob-800 C5 x Tlax-151			H-66-E	
	Méx-581 x Gto-208		Pob-800 C5 x Oax-708				

Lat = Latitud; Long = Longitud; Alt = Altitud (metros).

Variables evaluadas

Se determinó la velocidad de emergencia (VE) mediante conteos diarios a partir de la emergencia de la primera plántula y hasta la emergencia de la última; a estos datos se les aplicó la ecuación de Maguire (1962):

$$VE = \sum_{i=1} \frac{e_i}{i}$$

Donde e_i = Número de plantas emergidas en el i -ésimo día; i = Número de días después de la siembra.

Terminada la emergencia de plántulas, éstas se dejaron crecer 3 d más para extraerlas y registrar el número de plántulas normales y anormales, y con la suma de estas dos se determinó el número de semillas viables; además se estimó el porcentaje de emergencia (PE) de plántulas normales (Moreno, 1984; ISTA, 1995). En una muestra aleatoria de 10 plántulas se midió la altura de plántula (AP) desde el extremo superior del mesocotilo hasta la punta de la primera hoja desarrollada, y la longitud del mesocótilo (LM); las plántulas luego se secaron en una estufa con aire forzado a 70 °C durante 76 h hasta peso constante, para obtener su biomasa total (BT) (Moreno, 1984; Kharb *et al.*, 1994).

Análisis estadísticos

Con el paquete estadístico SAS (SAS Institute, 1988) se hicieron análisis de varianza y se calcularon los efectos de ACG y ACE (Griffing, 1956); la heterosis promedio se calculó como la diferencia expresada en porcentaje entre la craza y el promedio de los progenitores. La variación entre tratamientos se dividió en cinco grupos (dialélico, progenitores, cruza adicionales, progenitores adicionales e híbridos testigo), y en tratamientos dentro de grupo. Con la información de las cruza dialélicas (105) y de sus progenitores (15) se realizó el análisis dialélico con el método II de Griffing (1956), donde las cruza y sus progenitores se consideraron como efectos fijos. Los efectos de ACG y ACE se estimaron con base en el modelo estadístico siguiente:

$$Y_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij};$$

Donde: $i, j = 1, 2, \dots, p$ progenitor; Y_{ij} = Valor fenotípico de la ij -ésima craza; μ = Media de la población; g_i = Efecto de ACG, del i -ésimo progenitor; g_j = Efecto de ACG, del j -ésimo progenitor; s_{ij} = Efecto de ACE para la combinación del i -ésimo con el j -ésimo progenitores. La emergencia, calculada en porcentaje, se transformó mediante la función $\text{arc sen } \sqrt{y}$ (Steel y

Torrie, 1980) previo al análisis de varianza que se aplicó a las cinco variables evaluadas, las cuales fueron seleccionadas con base en un análisis de componentes principales.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis estadísticos

Hubo diferencias ($P \leq 0.01$) entre grupos y entre poblaciones dentro de grupos para las cinco variables consideradas (Cuadro 2). Al dividir la variación para valorar diferencias entre tratamientos dentro de cada grupo, se detectaron diferencias ($P \leq 0.01$) entre cruza dialélicas y entre sus progenitores, así como entre progenitores de las cruza adicionales, excepto para altura de planta en este último grupo. Entre los cruzamientos adicionales únicamente hubo diferencias ($P \leq 0.05$) para biomasa total, velocidad de emergencia y longitud del mesocótilo. Entre los híbridos comerciales hubo significancia ($P \leq 0.05$ y 0.01) para altura de planta, longitud del mesocótilo y biomasa total.

Así mismo, en el análisis de cruza dialélicas y los efectos de ACG y ACE se observaron diferencias ($P \leq 0.01$) para las cinco características consideradas, donde la variación entre efectos de ACG fue mayor que la de ACE (Cuadro 2). La significancia estadística de ACG y ACE indican que los efectos genéticos aditivos y no aditivos están involucrados en la determinación del vigor de semilla y plántula, como también observaron Cho y Scott (2000) en soya (*Glycine max* L.) y Antuna *et al.* (2003) en maíz. La superioridad de los efectos de ACG con respecto a los de ACE indica que los efectos aditivos son más importantes que los no aditivos (dominancia y epistasis); por tanto, es factible mejorar el vigor de semilla y de plántula a través de selección recurrente. La significancia detectada en la ACE indica que en los cruzamientos se presentan efectos de interacción relevantes y con ello la posibilidad de aprovechar la heterosis en el mejoramiento mediante hibridación.

Análisis por grupos

La media del grupo de los híbridos comerciales fue superior a cualquiera de los cinco grupos en la mayoría de características (Cuadro 3), excepto el grupo de cruza adicionales que fue estadísticamente igual en porcentaje de emergencia, altura de planta, longitud del mesocótilo y biomasa total, y el grupo de cruza dialélicas en longitud del mesocótilo. La superioridad mostrada de estos híbridos con respecto a los otros grupos se atribuye

al grado de mejoramiento genético, y posiblemente a la calidad y uniformidad de la semilla (De la Cruz *et al.*, 2003).

Al comparar el grupo de cruzas dialélicas con el de sus progenitores sólo hubo diferencias ($P \leq 0.05$) en longitud de mesocótilo, y fueron del orden de 6.8 % (Cuadro 3). En biomasa total la similitud entre progenitores y sus cruzas se atribuye a la limitación práctica de separar con precisión las raíces y la parte aérea.

Aptitud combinatoria general (ACG) y heterosis

En velocidad de emergencia, las poblaciones Gto-142, F_{HCH}-129F₁₀ y Tlax-151 fueron las de mayor expresión tanto en valores *per se* como en efectos de ACG; en cambio, la heterosis promedio de estas poblaciones fue de 3.3, 4.3 y 4.2 %, respectivamente, menor a la máxima que correspondió a las poblaciones Gto-208, Col-03-64 y Zac-66 con 12.2, 11.9 y 8.1 %, respectivamente (Cuadro 4). Estas últimas poblaciones generaron las mejores

combinaciones, sobre todo Gto-208 y Zac-66, aunque presentaron un bajo comportamiento *per se* debido a su alta heterosis.

Las poblaciones con porcentaje de emergencia *per se* mayor a 85 % fueron: Hgo-4, Gto-142, F_{HCH}-129F₁₀, Jal 335, Tlax-151, y VS-22 (Mich-21); de las cuales sólo Gto-142, F_{HCH}-129F₁₀ y Jal-335 tuvieron valores altos de ACG. La heterosis osciló de -6.3 a 9.0 %, y las poblaciones con mayor heterosis fueron Gto-208 (8.0 %) y Col-03-64 (9.0 %). La población Jal-335 fue donde mejor se conjugaron valores altos *per se*, ACG y heterosis. Por haber sembrado a 15 cm de profundidad, las plántulas requirieron mayor esfuerzo para emerger; en este sentido, las poblaciones Col-03-64 (Ancho), con origen en altitudes intermedias y de reciente introducción en el Altiplano, así como Urg-II y Arg-III, presentaron valores inferiores de emergencia *per se* que las otras poblaciones sujetas a siembras de humedad residual (Romero *et al.*, 2002).

Cuadro 2. Cuadros medios de cinco caracteres del vigor inicial en maíz. Texcoco, México. 2006.

Fuentes de variación	GL	VE	PE	AP	LM	BT
Repetición	2	19.5	3864.9	1827.4	10.0	118.1
Grupo	4	2.3**	1626.8**	68.5**	6.1**	13.0**
Tratamiento/grupo	139	0.5**	433.6**	15.7**	2.3**	5.6**
Cruzas Dialélicas	104	0.6**	468.3**	17.0**	1.9**	6.2**
Prog. cruzas dialélicas	14	0.4**	331.8**	21.9**	2.8**	5.3**
Cruzas Adicionales	13	0.3**	153.9	4.2	2.7**	1.3*
Prog. de cruzas Adic. Adicionales	3	2.2**	1569.8**	5.6	8.2**	6.1**
Híbridos testigo	5	0.1	42.0	9.3*	4.4**	3.0**
Tratamiento (Dial. II)	119	0.6**	449.3**	17.4**	2.1**	6.1**
ACG	14	1.3**	1037.0**	65.5**	9.7**	25.2**
ACE	105	0.5**	371.0**	11.0**	1.1**	3.5**
Error	286	0.1	92.1	3.9	0.6	0.6
Total	431					
CV (%)		12.7	11.9	7.8	8.5	13.4

GL = Grados de libertad; VE = Velocidad de emergencia; PE = Porcentaje de emergencia; AP = Altura de planta; LM = Longitud de mesocotilo; BT = Biomasa total; ACG = Efectos de aptitud combinatoria general; ACE = Efectos de aptitud combinatoria específica; CV = Coeficiente de variación; ** = Significancia a nivel de $P \leq 0.05$ y 0.01 respectivamente.

Cuadro 3. Medias por grupo para la evaluación de vigor entre poblaciones de maíz en etapas tempranas del desarrollo. Texcoco, México. 2006.

Genealogía	VE (pd ⁻¹)	PE (%)	AP (cm)	LM (cm)	BT (g)
Cruzas dialélicas	2.6 b	80.5 b	25.0 b	9.4 a	5.8 b
Prog. de cruzas dialélicas	2.5 b	78.8 b	25.0 b	8.8 b	5.9 b
Cruzas adicionales	2.7 b	85.8 a	27.2 a	9.0 a	6.4 b
Prog. de cruzas adicionales	2.0 c	66.0 c	24.8 b	8.7 b	4.7 c
Híbridos testigo	3.0 a	92.9 a	27.5 a	9.5 a	7.0 a
DSH(0.05)	0.3	7.2	1.5	0.6	0.6

Medias con la misma letra son estadísticamente iguales (Tukey, 0.05). VE = Velocidad de emergencia en plantas por día; PE = Porcentaje de emergencia; AP = Altura de planta; LM = Longitud de mesocotilo; BT = Biomasa total; DSH (0.05) = Diferencia significativa honesta, con $\alpha = 0.05$.

En altura de planta, las poblaciones Dgo-189, Gto-142 y F_{HCH}-129F₁₀ tuvieron los valores más altos *per se*, pero sólo Dgo-189 y F_{HCH}-129F₁₀ tuvieron ACG alta (Cuadro 4). Las poblaciones Gto-208 y Col-6784 tuvieron ACG alta, pero su altura fue 10.5 y 8.8% menor que F_{HCH}-129F₁₀. Los porcentajes de heterosis más altos correspondieron a las poblaciones Urg-II, Dgo-189, Gto-208, Col-03-64, Col-6784, con 8.1, 3.1, 2.6, 1.4 y 1.9 %, respectivamente. La heterosis de 8.1 % en Urg-II se atribuye a su baja expresión *per se*, que correspondió con la mínima ACG.

Con respecto a la longitud del mesocótilo, las poblaciones Gto-208, Méx-633, Col-03-64, Col-6784, Tlax-151 y VS-22 mostraron el mejor comportamiento *per se*, pero de ellas solamente Méx-633, Col-6784 y Tlax-151 tuvieron alta ACG (Cuadro 4). De estas últimas tres poblaciones Tlax-151 fue la que tuvo heterosis más alta (9.9 %). Los porcentajes de heterosis más altos en esta variable se registraron en Urg-II, Tlax-151, Zac-66, F_{HCH}-129F₁₀, Hgo-4 y Gto-142, los cuales oscilaron de 9.4 a 10.6 %. La longitud del mesocótilo es una característica relevante para determinar la capacidad de emergencia de un genotipo, ya que permitirá a la plántula emerger más rápido cuando la semilla se siembre a profundidades donde la humedad esté disponible. Sin embargo, en este estudio, las poblaciones Gto-208, Méx-633, Col-03-64 y Col-6784 a pesar de tener mesocótilo grande su emergencia fue inferior a 85 %, lo que parece

indicar que además de la longitud del mesocótilo existen otros factores de la semilla que influyen en la emergencia.

Las poblaciones con mesocótilo largo y delgado como Tlax-151 y VS-22, o largo y grueso como Col-6784 y Méx-633, corresponden a los tipos Chalqueño-cónico y Chalqueño típico, respectivamente.

La biomasa total es la suma del peso seco de todos los órganos de la plántula (raíz, mesocótilo, coleóptilo y hojas), crecimiento que dependió únicamente de la reserva de la semilla, debido a que éstas se sembraron en arena de río. Las poblaciones Dgo-189, Gto-208, Gto-142, Col-03-64, Col-6784 y Jal-335 tuvieron los valores más altos de biomasa total y ACG (Cuadro 4). La heterosis más alta se registró en Zac-66 (15.8 %) y en Dgo-189 (10.7 %). En Dgo-189 se conjugaron valores altos *per se*, ACG y heterosis.

A pesar de que las poblaciones de la raza Cateto Sulino (Urg-II y Arg-III) se han trabajado por más de 10 generaciones en el Altiplano de México mediante selección de los individuos con mejor comportamiento, todos los efectos de ACG en las variables estudiadas fueron negativos (Cuadro 4). Ello muestra que, en promedio, producirían cruzamientos con poco potencial productivo al combinarse con las poblaciones locales. Moll *et al.* (1965) encontraron que a medida que se incrementa la divergencia genética de los progenitores, aumenta también la heterosis.

Cuadro 4. Comportamiento *per se* (Ps), aptitud combinatoria general (ACG) y heterosis promedio (H) para vigor de plántula de poblaciones nativas del Altiplano de México. Texcoco, México. 2006

Población	VE (pd ⁻¹)			PE (%)			AP (cm)			LM (cm)			BT (g)		
	Ps	ACG	H	Ps	ACG	H	Ps	ACG	H	Ps	ACG	H	Ps	ACG	H
Hgo-4	2.9	0.01	-4.9	90.7	-0.07	-6.3	24.7	-1.31	-5.3	8.3	-0.07	9.7	5.6	-0.77	-14.5
Dgo-189	2.7	0.05	2.8	82.7	1.89	2.8	26.7	1.46 a	3.1	8.4	-0.32	5.6	6.5	0.88 a	10.7
Gto-208	2.4	0.13 b	12.2	78.7	3.38	8.0	25.7	0.86 b	2.6	9.7	0.12	2.3	6.8	0.64 b	3.2
Gto-142	3.0	0.25 a	3.3	93.3	7.54 a	2.7	27.3	0.65	-2.2	8.1	-0.19	9.4	6.8	0.61 b	1.3
Méx-633	2.3	-0.09	3.7	72.0	-3.44	2.4	24.1	-0.28	0.9	10.3	0.69 b	5.8	5.9	-0.03	-3.7
Col-03-64	1.9	-0.15	11.9	61.3	-4.69	9.0	25.7	0.61	1.4	9.5	-0.00	2.0	6.7	0.64 b	2.3
Col-6784	2.3	-0.15	0.9	73.3	-5.87	-2.8	26.1	0.94 b	1.9	10.4	0.81 a	6.7	8.1	0.59 b	-11.8
F _{HCH} -129F ₁₀	2.7	0.14 b	4.3	88.0	4.40 b	2.0	28.4	1.52 a	-0.6	7.8	-0.31	9.9	6.7	0.47	-0.5
Zac-66	2.5	0.08	8.1	78.7	0.56	3.3	25.1	0.13	0.6	7.9	-0.28	9.9	4.3	-0.03	15.8
Oax-814	2.3	-0.07	4.5	77.3	-1.32	1.4	25.6	0.07	-0.8	7.0	-0.79	8.9	5.3	-0.11	2.6
Jal-335	2.7	0.10	5.0	86.7	5.26 b	4.6	26.2	0.29	-1.1	8.6	-0.20	5.3	7.1	0.56 b	-2.2
Tlax-151	2.8	0.18 b	4.2	85.3	3.39	2.1	25.7	-0.58	-4.4	9.6	0.62 b	9.9	5.1	-0.66	-7.8
Urg-II	1.9	-0.27	7.1	64.0	-6.89	3.7	17.6	-2.29	8.1	8.3	-0.01	10.6	3.3	-1.28	-0.7
VS-22	2.8	0.03	-1.4	88.0	1.66	-1.8	26.2	-0.18	-3.1	9.3	0.23	6.8	6.3	-0.42	-13.5
Arg-III	1.8	-0.26	9.8	61.3	-5.79	7.0	20.5	-1.89	2.2	8.7	-0.29	3.6	3.8	-1.11	-3.5
DSH(0.05)	0.9	0.05		26.6	1.32		5.5	0.27		2.2	0.11		2.2	0.11	

VE = Velocidad de emergencia; PE = Porcentaje de emergencia; AP = Altura de planta; LM = Longitud del mesocótilo; BT = Biomasa total; Hp = Heterosis promedio (%); Ps = Valor *per se*; ACG = Aptitud combinatoria general; DSH (0.05) = Diferencia significativa honesta, con $\alpha = 0.05$.

Sin embargo, debido a la estructura de la ecuación con que se estima la heterosis, el valor tiende a ser grande cuando alguno de los progenitores presenta un comportamiento pobre, como se observó en Urg-II y Arg-III, por lo que en estos casos convendría más estimar la heterosis con base en el mejor progenitor.

Si se considera a VS-22 como referencia de Mich-21, población que ha servido como progenitor de híbridos comerciales de maíz de temporal para Valles Altos, como H-24, H-28, H-30, H-33, H-34, H-40 y H-137 (Gámez *et al.*, 1996), de los efectos de ACG se desprende que existen otras poblaciones que pueden aportar más en las características estudiadas y que hasta ahora se les ha prestado poca atención en el mejoramiento genético de maíz para los Valles Altos, como fuentes de germoplasma

para incrementar la base genética de los híbridos comerciales. Las poblaciones sobresalientes por su ACG en una o más de las variables evaluadas fueron Dgo-189, Gto-208, Gto-142, Col-6784, F_{HCH}-129F₁₀, Jal-335 y Tlax-151 (Cuadro 4).

Entre las 12 cruzas sobresalientes (Cuadro 5), algunas combinaciones presentaron valores de las cinco características que igualaron o superaron al patrón heterótico de referencia VS-22 x Pob-85 C-4 y al de los híbridos comerciales H-52 y H-64E; destacan así las poblaciones F_{HCH}-129F₁₀, Col-03-64, Méx-633 y VS-22 cruzadas con Gto-208, Dgo-189, Jal-335, Tlax-151 y Oax-814, lo cual podría atribuirse a divergencia genética por distinto origen geográfico entre poblaciones.

Cuadro 5. Medias y heterosis de las cruzas sobresalientes en la evaluación de vigor de semillas de maíz. Texcoco, México. 2006.

Cruzamientos	VE (pd ⁻¹)		PE (%)		AP (cm)		LM (cm)		BT (g)	
	Media	H	Media	H	Media	H	Media	H	Media	H
Cruzas dialélicas										
Jal-335 x Méx-633	2.9	14.9	89.3	12.6	28.2	12.3	9.5	0.2	9.4	44.2
Dgo-189 x Col-03-64	3.0	32.7	90.7	25.9	28.7	9.5	9.0	1.2	7.9	18.8
Gto-208 x Col-03-64	3.1	41.8	89.3	27.6	28.9	12.3	9.4	-2.1	7.6	12.8
Jal-335 x Zac-66	3.1	22.4	93.3	12.9	26.9	5.2	9.1	10.5	7.5	31.1
Méx-633 x Dgo-189	2.9	16.2	90.7	17.2	29.1	14.5	9.3	-0.8	7.4	19.4
F _{HCH} -129F ₁₀ x Gto-208	3.2	23.6	96.0	15.2	28.2	4.1	9.2	5.6	7.2	7.8
F _{HCH} -129F ₁₀ x Jal-335	3.0	9.4	93.3	6.9	28.2	3.3	9.1	11.1	7.2	3.9
Gto-142 x Zac-66	3.0	10.5	92.0	7.0	27.2	3.9	8.7	8.9	7.0	25.7
Oax-814 x Gto-208	3.1	30.5	92.0	17.9	28.1	9.6	8.8	5.3	6.7	10.9
Tlax-151 x F _{HCH} -129F ₁₀	3.2	13.9	96.0	10.8	27.0	-0.2	10.0	15.6	6.1	4.6
VS-22 x Tlax-151	3.0	6.0	90.7	4.6	27.1	4.4	10.0	6.6	6.4	11.7
Máximo	3.2	44.8	96.0	36.2	29.4	19.0	11.6	27.2	9.4	55.0
Mínimo	0.8	-61.2	24.0	-65.0	17.7	-23.4	7.3	-18.2	1.7	-69.7
Promedio	2.6	4.8	80.5	2.5	25.0	0.2	9.4	7.1	5.8	-1.5
DSH _(0.05)	1.2		35.3		7.3		2.9		2.8	
Cruzas adicionales										
VS-22 x Pob-85 C4	2.6	11.0	84.0	8.6	29.5	14.3	8.3	-0.4	6.9	35.8
Máximo	3.4	62.5	96.0	53.5	29.5	16.7	10.8	10.4	7.5	66.6
Mínimo	2.0	-14.1	66.7	-9.1	24.9	0.6	7.4	-8.3	4.9	-14.4
Promedio	2.7	20.0	85.3	19.3	27.2	7.8	9.1	1.4	6.4	23.3
DSH _(0.05)	1.0		27.0		4.4		2.2		2.5	
Híbridos comerciales										
H-52	3.3		98.7		24.6		11.2		5.8	
H-64-E	2.9		90.7		29.2		8.3		8.5	
Máximo	3.3		98.7		29.3		11.2		8.5	
Mínimo	2.9		89.3		24.6		8.0		5.8	
Promedio	3.0		92.9		27.5		9.5		7.0	
DSH _(0.05)	0.5		17.0		4.7		1.8		1.2	

VE = Velocidad de emergencia; PE = Porcentaje de emergencia; AP = Altura de planta; LM = Longitud del mesocótilo; BT = Biomasa total; Media = Promedio; H = Heterosis porcentual; DSH = Diferencia significativa honesta, con $\infty = 0.05$.

También sobresalieron los cruzamientos Jal-335 x Zac-66, Gto-142 x Zac-66 y Oax-814 x Gto-208, que indican el potencial de las poblaciones ubicadas en los extremos del área de distribución de la raza Chalqueño.

CONCLUSIONES

En los diversos caracteres medidos del vigor inicial de semilla de maíz, fue mayor el efecto de ACG que el de ACE, por lo que es probable mejorar estos atributos por selección recurrente. Los progenitores que sobresalieron por sus altos valores de ACG fueron: Dgo-189 y Gto-208 para altura de planta y biomasa total; F_{HC}H-129F₁₀ y Gto-142 para porcentaje de emergencia y altura de planta; Col-03-64 para biomasa total; Col-6784 para altura de planta y longitud del mesocótilo; Jal-335 para porcentaje de emergencia; y Tlax-151 para longitud del mesocótilo.

Hubo heterosis importante en cruzamientos entre progenitores de origen geográfico diferente, como Hgo-4, Gto-142, F_{HC}H-129F₁₀, Zac-66 y Tlax-151 para longitud del mesocótilo; Gto-208 y Col-03-64 para velocidad de emergencia; Dgo-189 y Zac-66 para biomasa total, lo que está asociado con su divergencia genética.

La incorporación de las poblaciones Dgo-189, Gto-208, F_{HC}H-129F₁₀, Gto-142, Col-03-64, Col-6784, Jal-335 y Tlax-151 a los programas de mejoramiento genético de esta región enriquecerá la diversidad genética y permitirá obtener híbridos con mejor capacidad de establecimiento inicial en el Altiplano de México.

BIBLIOGRAFÍA

- Antuna G O, F Rincón S, E Gutiérrez del R, N A Ruiz T, L Bustamante G (2003) Componentes genéticos de caracteres agronómicos y de calidad fisiológica de semillas en líneas de maíz. *Rev. Fitotec. Mex.* 26:11-17.
- Balderrama C S, A Mejía C, F Castillo G, A Carballo C (1997) Efectos de aptitud combinatoria en poblaciones de maíz nativas de Valles Altos de México. *Rev. Fitotec. Mex.* 20:137-147.
- Castillo G F, M M Goodman (1989) Agronomic evaluation of Latin American maize accessions. *Crop Sci.* 29:853-861.
- Cho Y, R A Scott (2000) Combining ability of seed vigor and seed yield in soybean. *Euphytica* 112:145-150.
- De la Cruz L L, J Roon P, J L Ramírez D, J J Sánchez G, M M Morales R, M Chuela B, S A Hurtado de la P, S Mena M (2003) Heterosis y aptitud combinatoria entre híbridos comerciales y germoplasma exótico de maíz en Jalisco, México. *Rev. Fitotec. Mex.* 26:1-10.
- Gámez V A J, M A Ávila P, H Angeles A, C Díaz H, H Ramírez V, A Alejo J, A Terrón I (1996) Híbridos y Variedades de Maíz Liberados por el INIFAP hasta 1996. Publicación Esp. No. 16, INIFAP, SAGAR. Toluca, Méx. 103 p.
- Gardner C O (1963) Estimates of genetic parameters in cross fertilizing plants and their implications in plant breeding. *In: Statistical Genetics and Plant Breeding.* W D Hanson, H F Robinson (eds). National Research Council. Publication 982. Washington D.C. pp:225-252.
- Gardner C O, S A Eberhart (1966) Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics* 22:439-452.
- Griffing B (1956) Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.* 9: 463-493.
- Hallauer A R, J B Miranda F (1981) Quantitative Genetics in Maize Breeding. Iowa State University Press. Ames, Iowa. pp:268-368.
- Herrera C B E, F Castillo G, J J Sánchez G, J M Hernández C, R Ortega P, M M Goodman (2004) Diversidad genética del maíz Chalqueño. *Agrociencia* 38:191-206.
- ISTA, International Seed Testing Association (1995) Rules. Seed of Vigor Test Methods. 2nd ed. Zurich, Switzerland. 117 p.
- Kharb R P S, B P S Lather, D P Deswal (1994) Prediction of field emergence through heritability and genetic advance of vigor parameters. *Seed Sci. Technol.* 22:461-466.
- LAMP (1991) Catálogo de Germoplasma de Maíz. Proyecto Latinoamericano de Maíz. Tomo II. pp:394-634.
- Maguire J D (1962) Speed of germination. Aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Sci.* 2:176-177.
- Márquez S F (1994) El Centro Nacional de Rescate y Mejoramiento de Maíces Criollos. *In: I Simposium Internacional de Etnobotánica en Mesoamérica "Efraín Hernández X".* J A Cuevas S, E Estrada L, E Cedillo P (eds). Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx. pp:131-136.
- Moll R H, W S Salhuana, H F Robinson (1962) Heterosis and genetic diversity in varieties of maize. *Crop Sci.* 2:197-198.
- Moll R H, J H Lonnquist, J Vélez F, E C Johnson (1965) The relationship of heterosis and divergence in maize. *Genetics* 52:139-144.
- Moreno M E (1984) Análisis Físico y Biológico de Semillas Agrícolas. Instituto de Biología. UNAM. México, D.F. 383 p.
- Ortega P R, J J Sánchez G, F Castillo G, J M Hernández C (1991) Estado actual de los estudios sobre maíces nativos de México. *In: Avances en el Estudio de los Recursos Fitogenéticos de México.* R Ortega P, G Palomino H, F Castillo G, V A González H, M Livera M (eds). Sociedad Mexicana de Fitogenética, A. C. Chapingo, Méx. pp:161-185.
- Romero P J, F Castillo G, R Ortega P (2002) Cruzas de poblaciones nativas de maíz de la raza Chalqueño: II. Grupos genéticos, divergencia genética y heterosis. *Rev. Fitotec. Mex.* 25: 107-115.
- SAS Institute Inc. (1988) Introductory Guide for Personal Computers, Release 6.03 Edition. Cary, NC. SAS. 111 p.
- Sprague G F, L A Tatum (1942) General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *J. Amer. Soc. Agron.* 34:923-932.
- Sprague G F, K W Finlay (1976) Estado actual de los recursos genéticos vegetales y su utilización. Trad. "Current status of plant resources and utilization". The World Food Conference. Iowa State University. Ames, Iowa. Serie Translations and Reprints No. 19. CIMMYT. México, D. F. 5 p.
- Steel R G D, J H Torrie (1980) Principles and Procedures of Statistics. Mc Graw-Hill Book Co. New York. 633 p.
- 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, D. F. 237 p.