

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

**CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS
BIOLOGICAS Y AGROPECUARIAS**

**POSGRADO INTERINSTITUCIONAL EN CIENCIAS
AGRICOLAS Y FORESTALES**



**HIBRIDOS ENTRE RETROCRUZAS DIVERGENTES EN MAIZ PARA
LA REGION NOROESTE DE MICHOACAN**

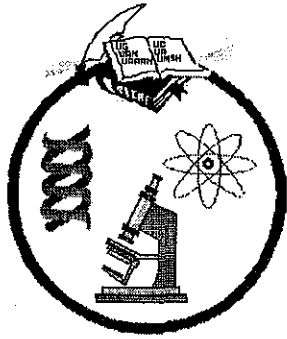
CARLOS ALBERTO RAMÍREZ MANDUJANO

TESIS

Presentada como requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS

Zapopan, Jalisco, diciembre del 2001



POSGRADO INTERINSTITUCIONAL
EN CIENCIAS AGRICOLAS Y
FORESTALES

PICAF

Esta tesis titulada "Híbridos entre retrocruzas divergentes en maíz para la región noroeste de Michoacán" fue realizada bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para la obtención del grado de:

DOCTORADO
EN CIENCIAS AGRÍCOLAS Y FORESTALES

CONSEJO PARTICULAR

TUTOR:

DR. FIDEL MARQUEZ SANCHEZ

ASESOR:

DR. SERGIO ALFREDO RODRIGUEZ HERRERA

ASESOR:

DR. JOSE RON PARRA

ASESOR:

DR. JOSÉ DE JESÚS SÁNCHEZ GONZÁLEZ

ASESOR:

DR. MARIO ABEL GARCIA VAZQUEZ



UAA



UAAAN



UdeC



UdeG



UMSNH



UAN

Las Agujas, Zapopan, Jal., diciembre del 2001

AGRADECIMIENTOS

Al Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad de Guadalajara, por mi formación académica.

Al Dr. Fidel Márquez Sánchez, mi principal formador y guía académico.

Al Dr. Sergio Rodríguez Herrera, por su continua y amable disponibilidad, orientación e invaluable apoyo.

Al Dr. José Ron Parra, por su muy valiosa orientación y contribución a mi formación.

A los Drs. José de Jesús Sánchez González y Mario Abel García Vázquez, por su orientación y disposición a colaborar en mi formación académica.

A mis compañeros y personal del Cucba, por su apoyo y amistad: M. C. Lino, De La Cruz, Ana María Sánchez, Dr. Francisco Casas, M. C. Miguel Padilla, Ing. Leonel Borja, M. C. Moisés Morales.

A mis colaboradores en el trabajo de campo: Ing. Marco Antonio Vargas, Ing. Joaquín Escamilla, Ing. Mario González.

A las autoridades de la Universidad Michoacana que me brindaron el apoyo necesario para la realización de mis estudios: M. C. Salvador Galvan Infante, M. C. Orlando Vallejo Figueroa, Dra. Ernestina Gutiérrez Vázquez, Dr. Egberto Bedolla Becerril, Dra. Eva Luz Soriano Bello, M. C. Octaviano Lemus León, Ing. Salvador Ochoa Ascencio, Lic. Marco Antonio Aguilar Cortés, Lic. Heliodoro Gil Corona.

DEDICATORIA

A la memoria de mi madre:

Emma, ejemplo de amor, aceptación y orientación.

A mi padre:

Alfredo, ejemplo de responsabilidad, trabajo y superación.

A mi esposa e hijas:

Lupita, Gaby y Miriam, mi vida y motivación.

A mis hermanos:

Guadalupe, Eduardo, Margarita, Ramón, Alejandro, Teresa,
Martha y Francisco, núcleo de fraternidad genuina.

INDICE

LISTA DE CUADROS Y GRAFICAS.....	i
RESUMEN.....	ii
I INTRODUCCION.....	1
1.1 Objetivos.....	3
1.2 Hipótesis.....	3
II REVISION DE LITERATURA.....	4
2.1 Heterosis o vigor híbrido.....	4
2.1.1 Causas de la heterosis.....	4
2.1.2 Otros factores que influyen en la heterosis.....	7
2.2 Retrocruza.....	9
2.2.1 Metodología del retrocruzamiento.....	9
2.2.2 Retrocruza bajo herencia simple y herencia cuantitativa.....	10
2.2.3 Aprovechamiento de recursos genéticos.....	11
2.2.4 Germoplasma de origen templado para los trópicos.....	14
2.2.5 Mejoramiento de materiales criollos por retrocruza.....	15
III MATERIALES Y METODOS.....	18
3.1 Descripción de las áreas de estudio.....	18
3.2 Desarrollo metodológico.....	19
3.3 Evaluación final.....	23
3.3.1 Toma de datos.....	23
3.4 Análisis de datos.....	25

IV RESULTADOS Y DISCUSION.....	28
4.1 Rendimiento comparativo entre progenitores, cruza y cruza entre retrocruzas.....	28
4.2 Resultados del análisis de varianza para rendimiento y sus componentes.....	31
4.3 Resultados del análisis de varianza para sanidad de mazorca y altura de planta y mazorca.....	38
V CONCLUSIONES.....	44
VI REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	45

LISTA DE CUADROS Y GRAFICAS

CUADROS

Cuadro 1. Tipos en que fueron clasificados los tratamientos para el análisis estadístico.....	26
Cuadro 2. Rendimientos medios por localidad para cruzas originales, cruzas entre retrocruzas y progenitores en kilogramos por hectárea.....	29
Cuadro 3. Resultados de análisis de varianza a través de localidades para rendimiento y componentes del mismo.....	32
Cuadro 4. Resultados del análisis de varianza por localidades para rendimiento y componentes del mismo.....	33
Cuadro 5. Prueba de Duncan de separación de medias para rendimiento a través de localidades a nivel 0.05 para tipos de tratamientos, desviación estándar y variación relativa, σ/μ	34
Cuadro 6. Prueba de Tukey de separación de medias para rendimiento en cada localidad a nivel 0.05 para tipos de tratamientos, desviación estándar y variación relativa, σ/μ	35
Cuadro 7. Resultados del análisis de varianza para sanidad de mazorca y altura de planta y mazorca a través de localidades.....	39
Cuadro 8. Resultados del análisis de varianza para sanidad de mazorca y altura de planta y mazorca en las dos localidades.....	40
Cuadro 9. Prueba de tukey de separación de medias a través de localidades para altura de mazorca por tipos de tratamientos, a nivel 0.05.....	42

GRAFICAS

Gráfica 1. Rendimientos máximos mínimos y medios de los materiales evaluados a través de localidades expresados en kg/ha.....	28
Gráfica 2. Altura de mazorca de los progenitores y de los dos tipos de combinaciones híbridas.....	43

RESUMEN

La retrocruza limitada ha sido utilizada para el mejoramiento de maíz en diversos casos. Cuando se trabaja con caracteres de herencia cuantitativa es prácticamente imposible evitar la pérdida parcial de genes del donador durante el proceso, razón por la cual se ha propuesto el aprovechamiento de las cruza entre retrocruzas divergentes hacia ambos progenitores, y ha sido analizada la media genética teórica de las mismas para el caso en que existe heterosis, concluyendo que mientras mayor sea el número de retrocruzas mayor será la media genética de la cruza entre ellas. Como dicha media genética debe tener una dispersión, se planteó el muestreo de la misma al nivel de la primera retrocruza, dada la posibilidad de fijar su extremo superior en combinaciones híbridas, extremo que pudiera acercarse a la media de la cruza original, evitando la necesidad de hacer varias retrocruzas. Trabajando con tres patrones heteróticos para rendimiento entre maíces criollos y mejorados en generación avanzada detectados en materiales colectados en el noroeste de Michoacán, se hizo una retrocruza hacia ambos padres, la cual fue llevada a F_2 para luego hacer cruzamientos entre los segregantes de menor altura de los dos grupos de retrocruzas, en pares tomados al azar. La evaluación de las cruza entre retrocruzas mostró una variación considerable, que en su extremo superior fue comparable a la cruza original y con menor altura de mazorca. Además, la media del conjunto de cruza entre retrocruzas, contrariamente a lo que se esperaba, fue ligeramente superior a la media de la cruza original para los tres pares de progenitores.

HIBRIDOS ENTRE RETROCRUZAS DIVERGENTES EN MAÍZ PARA LA REGION NOROESTE DE MICHOACAN

I INTRODUCCION

El maíz es uno de los tres cereales básicos en la alimentación humana a nivel mundial, y el mas importante en nuestro país, que además es el centro de origen del mismo.

A partir de los años 40 se inició en México la obtención de maíces híbridos, con la consecuente contribución al incremento en el rendimiento por unidad de superficie en las mejores áreas agrícolas, y acompañada por el desplazamiento gradual de los materiales nativos.

Dado que el continuo aumento de la población nacional y mundial demanda un volumen de cosecha cada vez mayor, y que la presión de las variedades mejoradas sobre las nativas y criollas está provocando la continua desaparición de estas dos últimas, efecto que contribuye a la erosión genética y disminución de la biodiversidad, el aprovechamiento de nuestro patrimonio genético dentro de programas de mejoramiento constituye una necesidad y a la vez una estrategia con el fin de evitar la total desaparición del mismo.

La retrocruza es y ha sido empleada ampliamente dentro de programas de mejoramiento de maíz en los Estados Unidos con el objeto de aprovechar recursos genéticos exóticos. La metodología general consiste en la colecta de materiales criollos principalmente en

América Latina, evaluación y selección de los mejores, cruza con materiales elite, retrocruza hacia dichos materiales mejorados, desarrollo de nuevas líneas y evaluación de las mismas en combinaciones híbridas.

Márquez *et al* (1994) hacen un planteamiento algo similar refiriéndose al mejoramiento de maíces criollos, cuyos principales problemas son la baja resistencia al acame y una considerable altura de planta y mazorca, utilizando como donantes a materiales mejorados que ya resolvieron dichos problemas. Así mismo un análisis de la media genética esperada al cruzar entre sí retrocruzas divergentes (hacia ambos progenitores) dentro de un patrón heterótico, concluye que a mayor número de retrocruzas, mayor será el valor de dicha media (Márquez, 1993).

Pensando en que la cruza entre retrocruzas puede conducirnos a la obtención de híbridos no convencionales, el resultado de dicho análisis implica que para recuperar la media genética de la cruza original será necesario realizar varias retrocruzas. Sin embargo, la media para cruza entre retrocruzas debe presentar variación por la razón de que los progenitores no son homocigóticos, variación que pudiera acercarse en su extremo superior a la media del cruzamiento original.

De ser así, se podría recuperar el comportamiento de dicha cruza original utilizando materiales con solo una o pocas retrocruzas, lo cual nos conduce a los siguientes objetivos e hipótesis.

1.1 Objetivos

- Determinar si la dispersión alrededor de la media para cruzas entre primeras retrocruzas puede ser comparable en su extremo superior a la heterosis original.
- Evaluar una metodología que permita generar un nuevo tipo de híbrido no convencional.
- Determinar el efecto del método sobre la altura de los materiales resultantes.

1.2 Hipótesis

- Es posible generar híbridos derivados de retrocruza divergente comparables a híbridos de alto rendimiento.

II REVISION DE LITERATURA

2.1 Heterosis o Vigor Híbrido

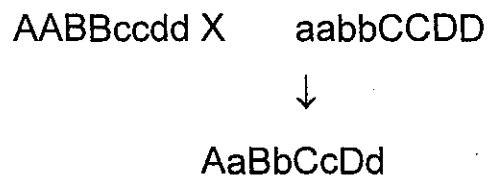
Se dice que la heterosis constituye una condición en la que el heterocigótico es superior a ambos homocigóticos, o simplemente, la superioridad de la F_1 de un cruzamiento sobre los padres expresada en porcentaje. El concepto de heterosis en maíz se le atribuye a Shull en 1914 (Hallauer y Miranda, 1995; Márquez, 1988). Aunque se sabe que este fenómeno fue observado en animales desde hace 1400 años y en plantas por Darwin en 1876.

Dentro del concepto de heterosis se habla de dos subconceptos: heterosis respecto al progenitor medio y heterosis respecto al mejor progenitor, lo cual se refiere al comportamiento relativo del híbrido respecto a la media de ambos padres y del mismo respecto al mejor de ellos.

2.1.1 Causas de la Heterosis

No hay todavía una explicación concluyente sobre las causas de este fenómeno, existiendo varias teorías, destacando dos de ellas, dominancia y sobredominancia.

La mas aceptada es la teoría de la dominancia, propuesta por Bruce (1910), de acuerdo a la cual, los alelos dominantes contribuyen al vigor, mientras que los recesivos tienden a ser neutrales, dañinos o deletereos. Dicho efecto puede representarse como $(AA \cong Aa) > aa$. Según esta teoría, la crusa de dos líneas homocigóticas manifestará heterosis por la complementación de alelos dominantes de ambos progenitores en la F_1 , de acuerdo al siguiente esquema.



En dicho esquema, los dos progenitores llevan diferentes alelos dominantes, dos cada uno, mientras que la F_1 los lleva a todos, uno en cada locus, de modo que tiene mayor vigor que cualquiera de los padres siempre que exista algún nivel de dominancia en al menos una parte importante de los pares de alelos involucrados.

La segunda es la teoría de la sobredominancia, propuesta por Shull (1908), que establece que la heterosis en sí se debe a la superioridad del heterocigótico sobre ambos homocigóticos.

La mayor aceptación a la primera teoría es debida a que los niveles de dominancia han sido ampliamente observados en caracteres de herencia cuantitativa, ocurriendo lo contrario con la expresión de sobredominancia (Hallauer y Miranda, 1995).

Varias objeciones han sido planteadas a la teoría de la dominancia, entre las cuales se pueden mencionar las siguientes:

Si AaBbCcDd tiene el mismo vigor que AABBCCDD, entonces debe ser posible obtener líneas endogámicas con este último genotipo, que igualen en vigor al primero, lo cual en la práctica no se ha obtenido. La respuesta a este planteamiento es de que la probabilidad de obtener una línea endogámica con el 100 por ciento de homocigocis dominante a partir de un heterocigótico es de $(1/2)^n$, donde n es el número de loci. Es claro que conforme aumenta el número de loci, la probabilidad de encontrar el genotipo mencionado va disminuyendo hasta niveles que para fines prácticos lo hacen imposible. Hay que considerar además que alguna cantidad de genes favorables (dominantes) deben estar ligados con genes recesivos, impidiendo la obtención del genotipo ideal con 100 por ciento de homocigocis dominante. Por otra parte, se ha podido aumentar el vigor de líneas endogámicas en versiones mejoradas de las mismas, al sustituir genes en algunos loci por el proceso de retrocruza (Bauman, 1977).

Otra objeción plantea que si está presente la dominancia, completa o parcial, la distribución de frecuencias de valores fenotípicos de una F₂ de la cruce entre homocigóticos debe tener una distribución sesgada hacia el lado de los dominantes, pero que en la práctica se observa una distribución que generalmente tiene un buen ajuste a la normal, lo cual es de esperarse cuando existe sobredominancia. En este caso, el argumento en contra de dicha

objeción es de que se ha podido demostrar que cuando el número de loci es grande es poco el sesgo que se puede esperar hacia el lado de los dominantes, debiendo además considerar que el efecto ambiental favorece también a la distribución normal (Allard, 1960).

A manera de conclusión para fines prácticos, Falconer (1970) y Hallauer y Miranda (1995) muestran un análisis que concluye que para que exista manifestación de heterosis es necesario que los progenitores tengan diferencia en sus frecuencias génicas y exista algún grado de dominancia.

2.1.2. Otros factores que influyen en la heterosis

Márquez (1988) presenta una discusión sobre otros factores adicionales que deben influir en la manifestación de heterosis: epistasis y ligamiento.

Epistasis se define como interacción interloci, es decir, entre genes no alélicos que actuando juntos dan una expresión fenotípica diferente a lo que se puede esperar sobre la base de su expresión individual en forma separada. Es interesante la forma gráfica en que se muestra el efecto epistático en la interacción de dos genes dominantes A y B. Si los progenitores tienen los genotipos AAbb y aaBB, la cruce de éstos tendrá el genotipo AaBb, cuya expresión fenotípica será diferente a lo que se puede esperar. Llama la atención el hecho de que este esquema es el mismo en que se plantea la teoría

de la dominancia; el genotipo con los dos genes dominantes es superior al que solo tiene uno. En este caso, el que tiene los dos genes dominantes es superior o al menos diferente de los que tienen uno solo. La diferencia entre el comportamiento esperado en un cruzamiento y el comportamiento real se presenta como evidencia de epistasis, y aunque este fenómeno es poco importante cuando se considera la variabilidad genética de una población, hay evidencias de que puede ser mas común en casos de heterosis entre pares específicos de líneas endogámicas.

Por su parte, el ligamiento entre genes dominantes y recesivos, o sea en fase de repulsión, resulta en un efecto de superioridad en la F_1 que se le ha llamado sobredominancia aparente, y que no ocurre cuando el ligamiento se da entre genes dominantes con otros dominantes por un lado y entre genes recesivos con otros recesivos por el otro. Gráficamente se ilustra de la siguiente manera: si tenemos dos líneas homocigóticas cuya cruce muestra heterosis, y la homocigocis se da en fase de repulsión



La cruce es superior a las líneas progenitoras por tener dos genes dominantes no alelos. Si tenemos ahora el ligamiento en dichas líneas en fase de acoplamiento



La cruce ya no es superior a la primera de las líneas progenitoras, y pudiera ser inferior a la misma si la dominancia no es completa. Es necesario señalar que la sobredominancia y epistasis aparentes sufren una disminución cuando se avanza a la F_2 y siguientes generaciones, por aproximación al equilibrio de ligamiento (Falconer, 1970; Molina, 1992).

2.2 Retrocruza

2.2.1 Metodología del retrocruzamiento

La retrocruza como método de mejoramiento se utiliza para incorporar una o algunas pocas características a un cultivar que carece de ellas, pero que en general tiene una buena calificación agronómica (Briggs y Allard, 1953). El donador de dicha o dichas características se cruza con el receptor, conocido comúnmente como progenitor recurrente, y posteriormente la F_1 de dicha cruce, o retrocruza cero F_1 , RC_0F_1 , se cruza con el mismo progenitor recurrente una o varias veces, para ir eliminando los genes del donador, teniendo cuidado de no perder aquel que se quiere incorporar, e ir recuperando el genotipo del progenitor recurrente, para finalmente obtener un material lo mas parecido posible al original, excepto en el carácter tomado del donador. Mientras más diferentes sean entre sí los progenitores, mayor puede ser el número de retrocruzas necesario y viceversa.

2.2.2 Retrocruza bajo herencia simple y herencia cuantitativa

Cuando se trata de incorporar caracteres de herencia simple, que involucran un solo locus, es fácil seguir el rastro del gen de interés para detectarlo en la F_1 de las retrocruzas, RC_nF_1 , donde $n \geq 1$, si se trata de un gen dominante, o entre los segregantes F_2 de cada retrocruza, RC_nF_2 , cuando se trata de un gen recesivo, para eliminar a las plantas que no lo contienen. Allard, (1960) muestra una descripción detallada al respecto. En México, se ha logrado obtener una disminución importante en la altura de la planta por la incorporación por retrocruza del gen recesivo braquítico 2 en la entonces Escuela Superior de Agricultura "Antonio Narro", en cuyo caso se invirtió trabajo adicional para lograr reducir solamente la longitud de entrenudos situados por debajo de la mazorca (Castro, 1973) y dentro del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (Márquez, información personal).

Sin embargo, cuando se trata de caracteres de herencia cuantitativa, controlados por un gran número de genes y cuya expresión fenotípica es afectada en algún grado por el medio ambiente, la selección de individuos portadores del carácter que se desea incorporar entre los segregantes RC_nF_2 es más difícil y puede requerir incluso de pruebas de progenie y de manejar poblaciones muy grandes, dependiendo del número de genes que intervengan en el control del carácter en cuestión y del grado de influencia ambiental, siendo adecuado utilizar donadores que expresen el carácter deseado con una intensidad superior a la que se desea (Fehr, 1987); a mayor

número de loci involucrados y mayor efecto ambiental, mayor dificultad para identificar los segregantes deseados. Para el caso de altura de planta en maíz, carácter poco afectado por el ambiente, Márquez (1995a) señala que en la F_2 de un cruzamiento entre criollos de gran altura con mejorados de porte bajo, un diez por ciento de los segregantes tienen altura similar a la de este último.

2.2.3 Aprovechamiento de recursos genéticos

Existen varios trabajos sobre la utilización de los recursos genéticos con que cuenta la zona tropical y subtropical para su aprovechamiento en la zona templada, entre los que se puede mencionar a los siguientes.

Albrecht y Dudley (1987a) evaluaron poblaciones con diferente contenido de germoplasma exótico, concluyendo que la F_2 de la primera retrocruza hacia el material local adaptado tiene la mayor respuesta a selección predicha para rendimiento y que la introgresión de germoplasma exótico proporcionó una contribución positiva en otras características.

Albrecht y Dudley (1987b) evaluaron el progreso por selección divergente para rendimiento y calidad de tallo en la F_2 de un cruzamiento entre una población local con una exótica, encontrando avance en rendimiento manteniendo calidad de tallo al aplicar un

índice de selección. Adicionalmente, una varianza genética significativa indicó posibilidades de progreso adicional posterior.

Crossa y Gardner (1987) encontraron que materiales 100% locales y 75% locales con 25% de genes exóticos rendían similarmente, y mencionan que los que incluyen germoplasma exótico tienen mayor variabilidad.

Eagles y Hardacre (1989) evaluaron poblaciones desarrolladas a partir de cruzamientos entre materiales de la faja maicera y materiales de tierras altas tropicales, concluyendo que la introgresión de material exótico puede ofrecer contribuciones positivas.

Los resultados obtenidos por Hameed *et al* (1994a) muestran que es posible mantener el potencial de rendimiento si el germoplasma exótico es utilizado para mejorar calidad. Concluyen que el germoplasma exótico debe ser utilizado no solamente para ampliar la base genética para incrementar el rendimiento, sino también para mejorar la calidad del grano.

También Hameed *et al* (1994b) encontraron que aunque en general la raza exótica Cateto no contribuye al rendimiento, en algunos casos específicos sí, es decir, el muestreo es útil.

Holland *et al* (1996) encontraron cruzamientos superiores que dan evidencia de que algunas colectas de maíz de Latinoamérica

contienen genes para rendimiento ausentes en los materiales de la faja maicera.

Tallury y Goodman (1999) encontraron que cruza que involucran germoplasma tropical compiten en rendimiento con los testigos locales, y recomiendan su uso para incrementar la diversidad genética de los híbridos comerciales.

Hay también reportes que hablan de problemas en la utilización de material exótico, pero también otros que dan una explicación a ellos.

Tracy (1990) evaluó la contribución potencial de materiales exóticos al mejoramiento de maíz dulce, concluyendo que es poco lo que pueden contribuir a resistencia al acame de raíz y de tallo.

Seling *et al* (1999) mencionan que en la introgresión de material exótico ha habido mas fracasos que éxitos, pero los atribuyen al uso de fuentes de germoplasma exótico no evaluadas, baja calificación agronómica de los mismos y carencia de información sobre la metodología a utilizar.

Al respecto Bridges y Gardner (1987) propusieron la cruza y la retrocruza limitada después de haber analizado diferentes alternativas respecto al uso de germoplasma exótico en los Estados Unidos, en este caso para reducir problemas de vulnerabilidad genética y desarrollar esquemas de selección.

Por su parte, Eberhart *et al* (1995), después de revisar la teoría y métodos de mejoramiento en cuanto al aprovechamiento de germoplasma exótico, recomiendan el empleo de patrones heteróticos comunes entre diferentes programas con el objeto de aprovechar mejor recursos que son limitados.

Los resultados obtenidos por Hameed *et al* (1994b) apoyan la utilización de la retrocruza hacia el mejor de los padres como método para utilizar germoplasma.

2.2.4 Germoplasma mejorado de origen templado para los trópicos

Así como se ha utilizado el germoplasma nativo para su introgresión en materiales mejorados de la zona templada, la introgresión en sentido contrario también ha ocurrido, aunque hasta ahora en mucho menor proporción.

Seling *et al* (1999) encontraron rendimientos comparables a los testigos entre híbridos brasileños formados con líneas desarrolladas a partir de materiales locales con una o dos retrocruzas hacia materiales de la faja maicera.

Hameed *et al* (1994b) concluyen que materiales superiores de la zona templada pueden ser evaluados en los trópicos con fines de introgresión.

Algo digno de tomarse en cuenta es que si se trabaja en la introgresión por retrocruza limitada de materiales mejorados adaptados a materiales criollos o nativos en los que se ha hecho poco o ningún trabajo de mejoramiento genético, no existen problemas derivados de falta de adaptabilidad y la contribución de los donadores puede ser siempre positiva.

2.2.5 Mejoramiento de materiales criollos por retrocruza

Márquez (1992), haciendo referencia a materiales criollos, propone el mejoramiento de poblaciones de maíz por retrocruza limitada, utilizando como donadores a materiales en los que ya han sido resueltos algunos problemas presentes en estos, derivados de caracteres de herencia cuantitativa. La razón para proponer que la retrocruza sea limitada (una sola retrocruza), obedece a factores tanto de tiempo como de conservar genes del donador, puesto que tratándose de herencia no mendeliana intervienen un gran número de genes en un carácter que se está incorporando.

El mismo Márquez (1993) considera que cuando se trabaja con caracteres de este tipo de herencia, existe mayor riesgo de que a lo largo del proceso de retrocruza se pierda parte de los genes que se deseaba incorporar, planteando la posibilidad de llevar a cabo retrocruza divergente hacia ambos progenitores, para luego cruzar

entre sí ambas retrocruzas. Así mismo, analizando la media genética de la F_1 de dichas cruza entre retrocruzas, concluye que ésta será mayor conforme aumente el número de retrocruzamientos divergentes.

De acuerdo a esta última conclusión, la menor media corresponde a la cruza entre las primeras retrocruzas, es decir, al caso en que se trabaja retrocruza limitada. Sin embargo, dicha media debe tener una dispersión cuyos valores mas altos pueden acercarse al de la cruza original, dispersión causada tanto por la variabilidad genética presente en los progenitores, como por la incorporación de nuevos genes (Goodman, 1965; Márquez, 1992). De acuerdo a lo anterior, si se hace un muestreo dentro de la F_1 de la cruza entre las primeras retrocruzas puede ser posible detectar y fijar la parte superior de la dispersión y acercarse a la heterosis de la cruza original. Una forma de llevar a cabo dicho muestreo es derivar líneas dentro de cada una de las retrocruzas divergentes, y hacer cruzamientos al azar entre ambas.

La anterior conclusión permite proponer una nueva metodología para generar híbridos no convencionales, haciendo retrocruza limitada divergente sobre todo si se puede fijar, no tanto a la media genética de la cruza, sino al extremo superior de su variabilidad propiciada por el empleo de progenitores no homocigóticos.

Por otra parte, Márquez *et al* (1994) hacen énfasis en la utilización de materiales criollos en los programas de mejoramiento después de señalar que en México prácticamente todas las variedades

mejoradas en uso se derivan de solo cuatro razas de maíz, desaprovechando la enorme diversidad genética con que se cuenta. Las principales desventajas de los criollos frente a los mejorados son la mayor altura de planta y mazorca, menor resistencia al acame, asociada con la anterior, y aunque no en todos los casos, un menor potencial de rendimiento. Todo esto puede modificarse por retrocruza limitada en un tiempo mucho menor que si se practica únicamente selección recurrente. Márquez *et al* (2000) muestran avances en el mejoramiento de razas nativas de maíz en México.

III MATERIALES Y METODOS

El presente trabajo comprendió la colecta de materiales criollos y mejorados en generación avanzada, el cruzamiento entre ambos grupos, la evaluación y avance de las cruzas a F_2 , la selección de las tres mejores, la retrocruza divergente (hacia ambos progenitores) utilizando segregantes de menor altura, el avance de la retrocruza a F_2 , el cruzamiento entre plantas individuales S_0 de ambas retrocruzas también con segregantes de menor altura, así como entre plantas de las colectas originales criolla y mejorada y la evaluación de las cruzas entre retrocruzas y cruzas entre progenitores originales.

Se aprovecharon dos estaciones de crecimiento, primavera - verano y otoño - invierno, la primera en diferentes localidades de la parte noroeste del estado de Michoacán, que constituye el área agrícola objeto del presente estudio y es continuación de El Bajío del estado de Guanajuato, y la segunda en la localidad de Zirimícuaro al suroeste de Uruapan.

3.1 Descripción de las áreas de estudio

El noroeste de Michoacán, que incluye el Valle Morelia - Queréndaro, Bajío Michoacano, Valle de Zamora y Ciénega de Chapala, se caracteriza por tener numerosas áreas planas con suelos de color negro, del tipo vertisol, que son fértiles y propios para la

agricultura. Está localizado entre los 100° 45' y 102° 50' de longitud Oeste y los 19° 40' y 20° 20' de latitud Norte. Su altitud varía de los 1,500 a los 1,900 metros sobre el nivel del mar y el clima es semi cálido subhúmedo con lluvias en verano. La precipitación media oscila alrededor de los 700 milímetros anuales. Es irrigada por el río Lerma y varios afluentes del mismo, lo cual en algunas zonas le brinda la posibilidad de practicar agricultura bajo riego.

La localidad de Zirimícuaro, utilizada como campo de invierno, está ubicada 15 kilómetros al suroeste de la ciudad de Uruapan con una altitud de 1,200 metros sobre el nivel del mar. Cuenta con varios nacimientos de agua y pozos que permiten la agricultura de regadío, lo que aunado a su clima subtropical le permite establecer siembras en cualquier época del año.

3.2 Desarrollo metodológico

A finales de 1995 se hicieron colectas de materiales criollos y generaciones avanzadas de híbridos en el área agrícola del extremo noroccidental estado de Michoacán. En todos los casos se consiguieron muestras de dos litros de semilla desgranada y tres mazorcas representativas para fotografiarlas. Dichas colectas fueron bautizadas por los nombres del lugar de origen en el caso de los criollos: Ixtlán M, El Capulín, La Angostura M, Los Quiotes, El Paracho M, Pajacuarán blanco, Pajacuarán amarillo M, Las Malvinas M, Cotijarán, Cotijarán prieto M, Emiliano Zapata, El Platanal, Josco M,

San Juan Palmira, Chavinda blanco M, Chavinda amarillo M, Chavinda pozolero M y Chavinda pinto M. La letra M indica que se siembran en áreas marginales, que corresponden a las laderas de montañas aledañas a las planicies. En el caso de las generaciones avanzadas de los híbridos solamente se numeraron progresivamente conforme se fueron colectando.

En el ciclo agrícola Otoño - Invierno 95/96, en la localidad de Zirimícuaro, se cruzaron las 18 colectas criollas con las ocho generaciones avanzadas de híbridos, utilizando a los primeros como hembras, las que recibieron mezcla de polen de un solo macho. El criterio para cruzamiento fue la coincidencia en floración. Se tomó mezcla de polen del total de plantas de cinco surcos con 22 de ellas y cuatro metros de largo, para polinizar a dos surcos hembra de 22 plantas cada uno. Se cosechó semilla RC_0F_1 .

En el ciclo Primavera - Verano 96, las dieciocho cruzas y sus 26 progenitores fueron evaluadas bajo el diseño bloques al azar con dos repeticiones, en parcelas de dos surcos de cuatro metros de longitud con 11 matas de dos plantas, separadas 40 cm, en las localidades de Morelia y Panindícuaro, la primera de ellas bajo temporal y la segunda con riego de auxilio, para detectar casos de heterosis para rendimiento respecto al progenitor medio, seleccionándose tres de ellas, El Platanal x CM1, Emiliano Zapata x CM2, y San Juan Palmira x CM3, cuyos progenitores criollos coincidentemente pertenecen al grupo conocido localmente como "Argentino", y que fueron colectados dentro de las mejores áreas agrícolas. Otros materiales criollos que también

mostraron heterosis, aunque en menor proporción fueron Pajacuarán amarillo M, Chavinda blanco M y Chavinda amarillo M. El criterio para seleccionar a las primeras tres fue que superaron en mayor porcentaje a la media de sus progenitores. Al mismo tiempo que se conducía la evaluación, en la segunda localidad las cruzas fueron avanzadas a RC_0F_2 , contándose para ello con cuatro surcos de cuatro metros de longitud y 22 plantas cada uno, tomando mezcla de polen de dos surcos para polinizar a los otros dos y viceversa. Las tres cruzas seleccionadas en la evaluación fueron separadas para formar tres compuestos balanceados y el resto se desecharon.

A partir del ciclo Otoño - Invierno 96/97 se estuvo trabajando con tres patrones heteróticos. En dicho ciclo en la localidad de Zirimícuaro, se hicieron las retrocruzas hacia ambos progenitores, utilizando como machos a individuos segregantes RC_0F_2 seleccionados por su menor altura, constituyendo aproximadamente el 20 por ciento del total de plantas en doce surcos con 22 de ellas para cada una de las tres poblaciones. Como hembra se trabajó con cinco surcos de 22 plantas, tanto para las colectas criollas como para las generaciones avanzadas de materiales mejorados, polinizándolas a todas y formando un compuesto balanceado a la cosecha.

La semilla cosechada correspondió a la generación RC_1F_1 , la cual fue avanzada a RC_1F_2 en el ciclo Primavera - Verano 97 en Panindícuaro, utilizando para ello cinco surcos de 22 plantas por cada uno de los seis materiales, tomando mezcla de polen de cada uno para aplicar al siguiente cerrando una cadena polinizando al primero

con polen del último.

Dado que se perdió la siembra del ciclo Otoño - Invierno 97/98, donde se habían hecho auto fecundaciones para formar líneas S_1 , en el ciclo Primavera - Verano 98, utilizando plantas segregantes de la generación RC_1F_2 seleccionadas por su menor altura, aproximadamente el 20 por ciento del total, se hicieron 119 cruzas, directa y recíproca entre plantas individuales, entre los tres pares de retrocruzas divergentes. Para ello se sembraron 18 surcos de 22 plantas por cada una de las seis poblaciones. De la misma forma se obtuvieron 81 cruzamientos entre los tres pares de progenitores originales, de los que se manejaron tres surcos de 22 plantas para cada uno sin hacer selección. Estas últimas cruzas fueron hechas con la finalidad de poder evaluar el procedimiento de muestreo de cruzas entre retrocruzas *versus* el muestreo dentro de la craza original. A la cosecha se mezcló la semilla de las dos mazorcas en igual cantidad, de acuerdo a la mazorca con menos granos. El número de cruzamientos cosechados por grupo heterótico fue el siguiente:

$\frac{3}{4}$ SJP x $\frac{1}{4}$ SJP	48	SJP x CM1	22
$\frac{3}{4}$ EP x $\frac{1}{4}$ EP	37	EP x CM2	41
$\frac{3}{4}$ EZ x $\frac{1}{4}$ EZ	37	EZ x CM3	20

Los grupos $\frac{3}{4}$ x $\frac{1}{4}$ corresponden a las cruzas entre retrocruzas y los otros tres a la craza original.

3.3 Evaluación final

En el ciclo primavera – verano 99 las cruzas originales, las cruzas entre retrocruzas, los progenitores y cuatro híbridos testigos, H 358, D 880, P 3066 y Jaguar, fueron evaluadas en las localidades de Jiquilpan y Panindícuaro, Michoacán, la primera bajo temporal y la segunda con riego de auxilio. Curiosamente, en Jiquilpan la precipitación estuvo por debajo de lo normal, siendo de 550 mm de acuerdo a una estación meteorológica local y en Panindícuaro muy por arriba, habiendo encharcamientos frecuentes durante los meses de julio y agosto, que provocaron la pérdida de algunos tratamientos. El diseño experimental fue de bloques al azar con tres repeticiones en Jiquilpan y dos en Panindícuaro, siendo la parcela experimental de un surco de 11 matas de dos plantas separadas 40 cm en un total de 4 metros de longitud más 1.5 metros de calle entre fajas y surcos separados 80 cm, que resultó en una densidad aproximada de 62,500 plantas por hectárea.

3.3.1 Toma de datos

En el campo se tomaron los siguientes datos en planta.

Altura de mazorca. Se midió en centímetros, desde el ras del suelo hasta el nudo donde se inserta la mazorca principal, en cinco plantas con competencia completa tomadas al azar dentro del surco.

Altura por arriba de la mazorca. Longitud en centímetros desde el nudo de inserción de la mazorca principal hasta la lígula de la hoja bandera, en las mismas cinco plantas en que se midió la altura de mazorca.

Número de plantas en competencia completa. El número de plantas sin faltantes a ambos lados dentro del surco y entre surcos adyacentes.

Número de mazorcas para plantas en competencia completa, El número de mazorcas en el total de plantas con competencia completa.

Acame de raíz. Número de plantas inclinadas en un ángulo de mas de 30° respecto a la vertical, dato que fue desechado por presentarse en proporción demasiado pequeña.

Rendimiento en mazorca. Se pesaron el total de mazorcas cosechadas de plantas con competencia completa dentro del surco, nueve en promedio, dato que fue ajustado a peso seco después de determinar el contenido de humedad con un determinador portátil de baterías marca Dickey John.

Sanidad de mazorca. Se califico de cero, completamente enferma, a diez, completamente sana, en una muestra de cinco mazorcas de tamaño medio dentro del total de mazorcas cosechadas en la unidad experimental. Los siguientes datos fueron tomados en las mismas mazorcas.

Longitud de mazorca. Se midió en milímetros desde la base hasta la parte de la punta donde había grano.

Diámetro de mazorca. Se midió también en milímetros, con vernier de plástico marca Scala, al centro de la mazorca.

Número de hileras de grano. Se contó el número de hileras por mazorca.

Granos por hilera. Se contó el número de granos en la longitud total de la mazorca en una de las hileras.

Longitud de grano. Se midió en milímetros, con el vernier de plástico, en una semilla tomada cercana a la base de la mazorca, donde el grano era ya plano.

3.4 Análisis de datos

El análisis de varianza incluyó la división de suma de cuadrados de tratamientos en 9 tipos: tres correspondientes a las cruzas originales, tres a las cruzas entre retrocruzas, uno correspondiente a los progenitores criollos, otro a los progenitores mejorados, y un último con los testigos comerciales (Cuadro 1). Para correr dicho análisis se utilizó el procecimiento GLM ("general linear models") del paquete estadístico SAS versión 6.10. Al carácter rendimiento se le aplicó la

prueba de separación de medias de Duncan y al carácter altura de mazorca la prueba de separación de medias de Tukey.

Cuadro 1. Tipos en que fueron clasificados los tratamientos para el análisis estadístico

Tipo	Descripción
1 ep x cm1	Cruza original, criollo El platanal
2 ez x cm2	Cruza original, criollo Emiliano Zapata
3 sjp x cm3	Cruza original, criollo San Juan Palmira
4 rc x rc ep	Cruzas entre retrocruzas, criollo El platanal
5 rc x rc ez	Cruzas entre retrocruzas, criollo Emiliano Zapata
6 rc x rc sjp	Cruzas entre retrocruzas, criollo San Juan Palmira
7 criollos	Las tres colectas criollas seleccionadas
8 mejorados	Las tres colectas mejoradas seleccionadas
9 testigos	Híbridos comerciales

El modelo estadístico empleado para el análisis a través de localidades es el siguiente.

$$Y_{ijkl} = \mu + \lambda_i + \rho_j + \gamma_k + \tau_l(\gamma_k) + \gamma_k * \lambda_i + \lambda_i * \tau_l(\gamma_k) + \varepsilon_{ijkl}$$

Donde Y_{ijkl} es la observación en la i -ésima localidad de la j -ésima repetición del k -ésimo tipo del l -ésimo tratamiento. μ es el efecto de la media general, λ_i es el efecto de la i -ésima localidad, ρ_j es el efecto de la j -ésima repetición, γ_k es el efecto del k -ésimo tipo, $\tau_l(\gamma_k)$ es el efecto del l -ésimo tratamiento anidado en el k -ésimo tipo $\gamma_k * \lambda_i$ es el efecto de la interacción entre el k -ésimo tipo y la i -ésima localidad, $\lambda_i * \tau_l(\gamma_k)$ es el efecto de la interacción entre el l -ésimo tratamiento anidado en el k -ésimo tipo por la i -ésima localidad, y ε_{ijkl} es el efecto del error experimental asociado a las observaciones, y ε se distribuye normal e independiente con media 0 y varianza σ^2 .

Para el análisis por localidad el modelo fue el siguiente.

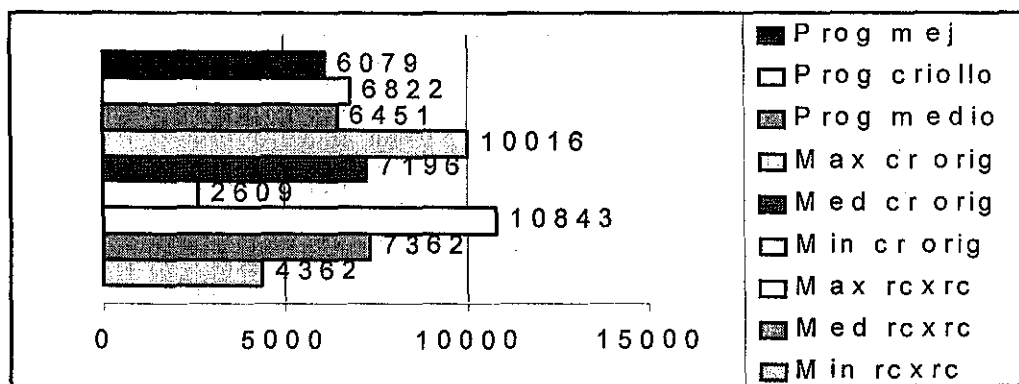
$$Y_{ijk} = \mu + \gamma_i + \rho_j + \tau_k(\gamma_i) + \varepsilon_{ijk}$$

Donde Y_{ijk} es la observación en el i -ésimo tipo, en la j -ésima repetición, del k -ésimo tratamiento. μ es el efecto de la media general, γ_i es el efecto del i -ésimo tipo, ρ_j es el efecto de la j -ésima repetición, $\tau_k(\gamma_i)$ es el efecto del k -ésimo tratamiento anidado en el i -ésimo tipo, y ε_{ijk} es el efecto del error experimental asociado a las observaciones, y ε se distribuye normal e independiente con media 0 y varianza σ^2 .

IV RESULTADOS Y DISCUSION

4.1 Rendimiento comparativo entre progenitores, cruza y cruza entre retrocruzas

Primeramente se muestra la Gráfica 1, en la que podemos observar los rendimientos comparativos máximo, mínimo y promedio a través de localidades, haciendo un agrupamiento de las cruza originales, cruza entre retrocruzas y los progenitores.



Gráfica 1. Rendimientos máximos, mínimos y medios a través de localidades de los materiales evaluados expresados en kg/ha.

Prog mej = progenitor mejorado; Prog criollo = progenitor criollo; Prog medio = media de los progenitores; cr orig = cruza originales; rc x rc = cruza entre retrocruzas.

En esta gráfica se aprecia el efecto heterótico al comparar la media de los progenitores con la media de las cruza originales, siendo esta última superior en un 11.5%, cifra que corresponde a la magnitud de la heterosis respecto al promedio de los progenitores. Respecto al mejor progenitor, el efecto disminuye a solamente 5.5%.

En la misma gráfica se muestran los valores extremos para las cruzas originales y para las cruzas entre retrocruzas. Los valores del extremo superior superan en mucho a la media de los mismos, confirmando que existe una dispersión alrededor de ésta que puede permitir fijar combinaciones específicas superiores con el muestreo de un patrón heterótico. Sin embargo, como un solo valor extremo no es suficiente, para elaborar conclusiones, más adelante se muestran los valores de la desviación estándar, que refuerzan esta afirmación.

Al revisar los datos en cada localidad encontramos que el rendimiento promedio general en Jiquilpan fue 22.3% superior al de Panindícuaro, y una diferencia importante es que en Jiquilpan los criollos estuvieron claramente por arriba de los mejorados e incluso de las cruzas, mientras que en Panindícuaro ocurrió lo contrario (Cuadro 2).

Cuadro 2. Rendimientos medios por localidad para cruzas originales, cruzas entre retrocruzas y progenitores en kilogramos por hectárea.

	Jiquilpan	Panindícuaro
Cruza original	7668	6439
Cruzas entre retrocruzas	7907	6422
Progenitor criollo	8477	4174
Progenitor mejorado	6088	6060
Media general	7784	6365

El mejor comportamiento de los criollos en Jiquilpan puede deberse a que éstos fueron colectados muy cerca de la localidad en que se condujo la evaluación y estén mejor adaptados a ella, incluso a la deficiencia de humedad que se presentó en el año en que se realizó la evaluación. Una observación importante es que entre los criollos de

El Platanal y Emiliano Zapata , así como en algunas de sus cruzas se observaron plantas que permanecían verdes al momento de la cosecha, después de cinco semanas de la última lluvia. Por otro lado, en el comportamiento inferior de los criollos en Panindícuaro pudo haber influencia del exceso de humedad que se presentó, condición a la cual no están acostumbrados dichos materiales.

En cuanto al efecto heterótico en cada una de las dos localidades, las cifras son las siguientes: en Panindícuaro la superioridad de la media de la craza original sobre la media de los progenitores es de 25.8%, pero respecto al mejor progenitor, que en esta localidad fue el mejorado, la craza original quedó 15.5% por debajo del mismo. En Jiquilpan la media de la craza original superó a la media de los progenitores en solamente 5.3%, pero también fue inferior al mejor progenitor, en este caso 9.5% por debajo del criollo.

Otro detalle, que también será discutido mas adelante, es que, contrariamente a lo esperado, la media del conjunto de cruzas entre retrocruzas fue ligeramente superior a la de las cruzas originales en Jiquilpan, pero no en Panindícuaro, resultado que pudiera estar relacionado con la mayor adaptabilidad de los criollos en la primera de ellas.

Si consideramos la superioridad de las mismas respecto al progenitor medio y al mejor progenitor a través de localidades, los valores son de 14.1% y 7.9% respectivamente. En cuanto a los valores

extremos, tanto la mejor como la peor cruza entre retrocruzas son superiores a las correspondientes dentro de las cruza originales.

4.2 Resultados del análisis de varianza para rendimiento y sus componentes

A continuación se muestran los resultados del análisis de varianza para rendimiento y sus componentes a través de localidades (Cuadro 3) y en cada localidad (Cuadro 4).

Comenzando con el rendimiento, podemos observar que para los tipos de tratamientos evaluados (progenitores criollos y mejorados, cruza originales, cruza entre retrocruzas y testigos), el nivel de significancia es de 0.0564, prácticamente el universalmente aceptado de 0.05 para rechazar la hipótesis de igualdad entre los tipos de tratamientos, lo cual significa que podemos afirmar que hay diferencias entre ellos. Al considerar a las localidades por separado, en ambas fueron muy claras las diferencias entre tipos, de acuerdo a la alta significancia obtenida. Algo similar sucede al comparar tratamientos anidados en sus tipos, aunque el nivel de significancia a través de localidades alcanza el 0.0636 y en Jiquilpan el 0.0730, lo consideramos suficiente para decir que para rendimiento existen diferencias entre los tratamientos que conforman a los diferentes tipos de ellos, es decir, algunas cruza del conjunto que conforma el muestreo dentro del tipo de la cruza original y también algunas cruza dentro del conjunto que conforma el tipo de las cruza entre

retrocruzas, son mejores que otras; es decir, existe variación detectada por el muestreo planteado dentro de ambos tipos de tratamientos evaluados, lo cual es parte de los objetivos del presente trabajo. Solamente en Panindícuaro las diferencias son menos evidentes con un nivel de significancia de 0.2357. Estos resultados pueden indicar también diferencias dentro de los tipos de progenitores criollos, progenitores mejorados y testigos.

Cuadro 3. Resultados de la prueba de F del análisis de varianza a través de localidades para rendimiento y componentes del mismo.

F de V	GL	Rend	Mpp	Lm	Dm	Hil	Gph	Lg
Localidades	1	0.0001**	0.0001**	0.0531*	0.0001**	0.2575	0.6601	0.0661
Repeticiones	2	0.0351*	0.0789	0.0002**	0.0010**	0.0001**	0.0001**	0.6314
Tipos	8	0.0564	0.0623	0.0003**	0.0001**	0.0001**	0.0161*	0.0001**
Trat/tipo	195	0.0636	0.1651	0.0001**	0.0001**	0.0001**	0.0001**	0.0007**
Tip * loc	8	0.0030**	0.0582*	0.1509	0.0663	0.8799	0.0377*	0.3660
Trat * loc/tipo	163	0.7990	0.7768	0.5201	0.1838	0.4949	0.3307	0.9733
C. V.		30.54	20.69	13.25	6.35	6.57	13.99	9.31

Rend = rendimiento; Mpp = mazorcas por planta; Lm = longitud de mazorca; Dm = diámetro de mazorca; Hil = hileras de grano; Gph = granos por hilera; Lg = longitud de grano.

En cuanto a localidades y a la interacción de éstas con los tipos, el nivel de significancia indica que el comportamiento de los tipos en los diferentes ambientes en que se condujo la evaluación fue claramente diferente. Esto puede atribuirse en parte a la diferencia ya mencionada en la cantidad de agua en el terreno que en Jiquilpan fue deficiente y en Panindícuaro excesiva. Solamente el muy bajo nivel de significancia de 0.799 obtenido para la interacción de tratamientos por localidades en tipos nos lleva a aceptar la hipótesis de no interacción del conjunto total de tratamientos con localidades, siendo

completamente opuesto a lo obtenido en la interacción tipos de tratamientos por localidades, indicando que dentro de tipos de tratamientos no hubo interacción apreciable entre tratamientos y localidades.

Cuadro 4. Resultados del análisis de varianza por localidades para rendimiento y componentes del mismo

F. de V.	G L	Rend	Mpp	Lm	Dm	Hil	Gph	Lg
Panindícuaro								
Rep	1	0.8378	0.0246*	0.0581	0.0423*	0.3142	0.0875	0.3459
Tipos	8	0.0072**	0.0015**	0.0328*	0.1404	0.0001**	0.0178*	0.0001**
Trat/tipos	166	0.2357	0.1989	0.2624	0.0644	0.0001**	0.2017	0.2636
C.V.		26.99	20.78	14.62	7.39	6.52	15.45	8.65
Jiquilpan								
Rep	2	0.0058**	0.2878	0.0010**	0.1111	0.0001**	0.0001**	0.6182
Tipos	8	0.0094**	0.3806	0.0076**	0.0001**	0.0001**	0.0816	0.0001**
Trat/tipos	192	0.073	0.5421	0.0085**	0.0063**	0.0001**	0.168*	0.0427*
C.V.		30.53	20.26	12.71	5.93	6.61	13.44	9.54

Rend = rendimiento; Mpp = mazorcas por planta; Lm = longitud de mazorca; Dm = diámetro de mazorca; Hil = hileras de grano; Gph = granos por hilera; Lg = longitud de grano.

El problema para la explicación de estos resultados está dado por el alto coeficiente de variación tanto a través de localidades como en cada localidad, que le resta confiabilidad a los resultados especialmente en la primera localidad, donde se perdió una parte de los tratamientos localizados en una fracción del terreno que se encharcaba con relativa facilidad. Esto forma parte de una problemática de la investigación "en fincas", donde a menudo las condiciones del terreno están lejos de ser las ideales y se llega a dar el caso de que para experimentación y con el riesgo de perder, los agricultores prefieren prestar la parte mala del terreno.

Revisando ahora la prueba de Duncan de separación de medias para rendimiento a través de localidades (Cuadro 5) aplicada a los tipos de tratamientos evaluados, tenemos lo siguiente.

Cuadro 5. Prueba de Duncan de separación de medias para rendimiento a través de localidades a nivel 0.05 para tipos de tratamientos, desviación estándar y variación relativa, σ/μ .

Niveles	Media	N	TIPO	Desv est	σ/μ
A	7807.7	109	5 rcxrc ez ¹	2797.75	0.358
B	7397.1	73	2 ezxcm2 ²	2016.50	0.273
B	7220.7	128	4 rcxrc ep ¹	2374.35	0.329
B	7200.3	136	1 epxcm1 ²	2295.42	0.319
B	7189.9	176	6 rcxrc sjp ¹	2232.13	0.310
B	6996.0	77	3 sjpxcm3 ²	2408.95	0.344
B	6822.4	13	7 criollos	3132.23	0.459
B	6079.2	10	8 mejorados	3095.84	0.509
B	6008.8	8	9 testigos	2272.20	0.378

- 1 cruza entre retrocruzas
2 cruza originales

Al nivel de significancia empleado se concluye que no hay diferencia entre los tipos. El 1, 2 y 3 corresponden a las cruza originales y los 4, 5 y 6 a las respectivas cruza entre retrocruzas; todos ellos junto con los progenitores criollos se encuentran dentro del mismo grupo de significancia. Solo los progenitores mejorados y los testigos quedan fuera del mismo. Esto como consecuencia de que el

nivel de significancia en el análisis de varianza apenas fue superior al 0.05.

Cuadro 6. Prueba de Tukey de separación de medias para rendimiento en cada localidad a nivel 0.05 para tipos de tratamientos, desviación estándar y variación relativa, σ/μ .

Panindícuaro					Jiquilpan				
Tipos		rend	desv st	σ/μ	Tipos		rend	desv st	σ/μ
3 sjpxcm3	a	6930	2120	0.306	5 rcxrc ez	a	8658	2855	0.330
2 ezxcm2	ab	6739	1978	0.294	7 p criollos	ab	8477	2885	0.340
6 rcxrc sjp	abc	6584	1459	0.222	1 epxcm1	abc	7951	2283	0.287
5 rcxrc ez	abcd	6342	1994	0.314	2 ezxcm2	abcd	7761	1964	0.253
4 rcxrc ep	abcd	6281	1694	0.270	4 rcxrc ep	abcd	7748	2542	0.328
8 p mejorados	abcd	6060	3568	0.589	6 rcxrc sjp	abcd	7554	2524	0.334
1 epxcm1	abcd	5988	1743	0.291	3 sjpxcm3	cd	7043	2618	0.372
7 p criollos	cd	4174	793	0.190	9 testigos	cd	6886	1821	0.264
9 testigos	d	3377	1042	0.309	8 p mejorados	d	6088	3183	0.523

Para las localidades individuales, los progenitores criollos en Panindícuaro y los mejorados en Jiquilpan quedaron fuera del primer grupo de significancia, mientras que las cruzas originales y cruzas entre retrocruzas, excepto San Juan Palmira x CM3 en Jiquilpan, quedaron dentro de dicho grupo. A través de localidades tanto la craza original como la craza entre retrocruzas que involucra al criollo de Emiliano Zapata son las que dieron mejores resultados.

La magnitud promedio de la desviación estándar respecto a la media para el conjunto de cruzas originales a través de localidades fue de 32% y para cruzas entre retrocruzas de 32.4%, lo que significa que existe una considerable dispersión alrededor de la media. De acuerdo al primer objetivo planteado, esto significa que podemos esperar que un poco más del 95 por ciento del conjunto de cruzas formadas al azar se encuentren dentro de los límites de $\mu \pm 2\sigma$, lo que para el extremo superior significa un rendimiento de más del 64 por ciento por arriba

de la media, siendo esto un claro indicio de que existen combinaciones híbridas extraídas al cruzar retrocruzas divergentes que pueden igualar fácilmente a la heterosis original. Llama la atención sin embargo, que también esto es cierto para las cruzas originales, lo que nos indica que el muestreo de su dispersión puede ser también una alternativa para fijar el extremo superior de un patrón heterótico, como por ejemplo el que dio origen al HV-313, un híbrido intervarietal entre sintéticos de poblaciones mejoradas divergentes. Un aspecto también notable es que la magnitud de la desviación estándar respecto a la media para los progenitores, tanto criollos como mejorados, e inclusive para los testigos, es superior en todos los casos a la de las cruzas. Sin embargo, el tamaño de muestra tan pequeño utilizado con estos materiales no permite establecer conclusiones válidas al respecto.

Como ya se mencionaba anteriormente, las cruzas entre retrocruzas superaron a las correspondientes cruzas originales en Jiquilpan y dicha superioridad se mantiene a través de localidades; en el tipo que incluye al progenitor criollo de Emiliano Zapata dicha superioridad fue de 5.55%, en el de El Platanal 0.28% y en de San Juan Palmira de 2.77%, con un promedio de 2.87%, contrario a lo que se esperaba de acuerdo al análisis de Márquez (1993), sobre la media genética para las cruzas entre retrocruzas, hecho que puede atribuirse a la sustitución de una parte de la carga genética del progenitor criollo (Falconer, 1970), el cual pudo incorporar genes favorables para rendimiento en el proceso de retrocruza, o a la selección indirecta en contra del rendimiento al tomar a los segregantes RC_0F_2 y RC_1F_1 de menor altura, dada la correlación genotípica inversa entre ambos

caracteres (Hallauer y Miranda, 1995) influyendo esto a favor de la heterosis (Márquez, 1995b). La intervención del azar puede descartarse desde el momento en que se está trabajando con tres patrones heteróticos, y un tamaño de muestra de 81 híbridos para cruza originales y 119 para cruza entre retrocruzas, esto a pesar de que los tres progenitores criollos pertenecen al mismo grupo conocido como Argentino, dado que se trata de diferentes colectas, y sobre todo porque los progenitores mejorados son también diferentes. Podemos pensar entonces que estos resultados dan evidencia de un posible incremento en la heterosis y que el método pudiera ser recomendado no solamente para rescatar combinaciones híbridas que igualen a la heterosis original, sino para formar combinaciones superiores a ésta en todos los casos en que se trabaje con patrones heteróticos, con la característica común de que las retrocruzas tengan variabilidad genética suficiente para permitir una aceptable respuesta a selección.

Analizando ahora los componentes de rendimiento, la situación en general es similar a la descrita para dicho carácter, con solo algunas diferencias apreciables que son las siguientes: para mazorcas por planta, la interacción tratamientos en tipos, que indica menos diferencias entre éstos para dicho carácter; para longitud de mazorca, la interacción tipos por localidad, que indica un comportamiento más uniforme a través de los ambientes en que se condujo la evaluación. En ambos casos el nivel de significancia está algo alejado del establecido para rechazar la hipótesis nula, pero no tan disparado como en los demás casos, que son localidades para hileras de grano y granos por hilera; la interacción tipos por localidades para hileras de

grano y longitud de grano y repeticiones para este último. Sin embargo, estas diferencias son pocas comparadas con las similitudes, y no son para como considerar una tendencia claramente diferente, ya que en general el comportamiento de todos los componentes de rendimiento es similar al de dicho carácter.

Los resultados en ambas localidades coinciden en general con los del análisis combinado en que las diferencias son mas claras entre tipos que entre tratamientos dentro de tipos.

Revisando los valores obtenidos para el coeficiente de variación, solamente el de mazorcas por planta es alto, pero el del resto de los componentes queda dentro de límites aceptables, tanto a través de localidades como en cada localidad, dando mayor confiabilidad a éstos, aunque en ello debe influir el menor efecto ambiental sobre los mismos comparado con el fuerte efecto ambiental que caracteriza al rendimiento.

4.3 Resultados del análisis de varianza para sanidad de mazorca y altura de planta y mazorca

En el Cuadro 7, donde se hace referencia a la sanidad de la mazorca y a la altura de planta y mazorca, podemos observar lo siguiente.

Cuadro 7. Resultados del análisis de varianza para sanidad de mazorca y altura de planta y mazorca a través de localidades.

F. de V.	G L	San	A M	A A M	A T
Localidades	1	0.0001**	0.0001**	0.0001**	0.0001**
Repeticiones	2	0.0004**	0.8879	0.0001**	0.0430*
Tipos	8	0.1090	0.0001**	0.3584	0.0002**
Trat/tipo	195	0.0001**	0.0001**	0.0001**	0.0001**
Tip * loc	8	0.0282*	0.0250*	0.6777	0.0434*
Trat * loc/tipo	163	0.0019**	0.1039	0.5397	0.2036
C. V.		6.48	12.63	8.08	8.36

San = sanidad de mazorca; AM = altura de mazorca; AAM = altura por arriba de la mazorca; AT = altura total de la planta.

En cuanto a sanidad de mazorca, solamente las diferencias entre tipos son menos evidentes que en el resto de las fuentes de variación, siendo levemente inferiores a las obtenidas para rendimiento y mazorcas por planta. Esto puede interpretarse como que el efecto ambiental tuvo mucha influencia en este aspecto, pero que genéticamente no hubo tanta diferencia y por lo tanto, tanto los materiales criollos como los mejorados tienen niveles similares en cuanto a resistencia o susceptibilidad a las pudriciones de la mazorca, aunque la significancia para tratamientos en tipos indica que hay variación dentro de los tipos.

Para altura de mazorca, solamente se observa una clara igualdad entre repeticiones, y una variación menos evidente para la interacción tratamientos por localidades en tipos, ya que los demás muestran claras diferencias, lo que debe ser producto de la fuerte diferencia entre los progenitores para dicho carácter y del poco efecto ambiental sobre el mismo.

Cuadro 8. Resultados del análisis de varianza para sanidad de mazorca y altura de planta y mazorca en las dos localidades.

F de V	G L	San	AM	AAM	AT
<i>Panindícuaro</i>					
Rep	1	0.1153	0.0128*	0.0094**	0.0045**
Tipos	8	0.0105*	0.0001**	0.0003**	0.0006**
Trat/tipos	166	0.0111*	0.2852	0.2145	0.7637
C.V.		7.85	17.71	10.17	12.4
<i>Jiquilpan</i>					
Rep	2	0.0008**	0.0086**	0.0005**	0.1089
Tipos	8	0.6643	0.0001**	0.0001**	0.0001**
Trat/tipos	192	0.1349	0.0001**	0.0001**	0.0001**
C.V.		5.89	10.26	7.17	6.34

San = sanidad de mazorca; AM = altura de mazorca; AAM = altura por arriba de la mazorca; AT = altura total de la planta.

La situación para altura total es prácticamente la misma, ya que la única diferencia es que en este caso sí se tiene diferencias claras entre repeticiones. En cuanto a altura por arriba de la mazorca, los niveles de significancia tan elevados obtenidos para tipos nos indican que este carácter es menos variable, es decir, hay menos diferencias entre los distintos materiales evaluados, aunque dentro de cada tipo hay variación considerable, de acuerdo a lo que se observa para tratamientos en tipos. Los también elevados niveles que arrojan las interacciones tipo por localidad y localidades por tratamientos en tipos son indicadores de una muy escasa influencia ambiental en este carácter. Finalmente, podemos pensar que la altura total está altamente asociada a la altura de la mazorca y que con fines de selección podemos basarnos en solamente la segunda.

En las localidades consideradas aparte (Cuadro 8), la sanidad de la mazorca muestra diferencias claras en Panindícuaro, pero no en Jiquilpan, hecho que puede deberse a que en la primera el exceso de

humedad provocó mayor porcentaje de pudriciones y puso más de manifiesto las diferencias en resistencia a ellas.

Para altura de mazorca, altura por arriba de la mazorca y altura total, las diferencias entre tipos de tratamientos son claras en ambas localidades, pero las diferencias entre tratamientos dentro de tipos no son tan claras en Panindícuaro, indicando una mayor diferenciación para dichos caracteres en Jiquilpan, contrario a lo que ocurrió con sanidad de mazorca.

Dada la importancia del carácter altura de mazorca, el Cuadro 9 muestra el resultado de la prueba de separación de medias para el mismo a través de localidades y la Gráfica 2 señala los valores obtenidos. Como era de esperarse, los progenitores son claramente diferentes del resto de los materiales; el criollo por su mayor altura y el mejorado por la menor. En cada localidad los resultados se repiten, con la diferencia de que el promedio de altura fue mayor en Jiquilpan, que se muestra como la localidad más adecuada para los tratamientos evaluados.

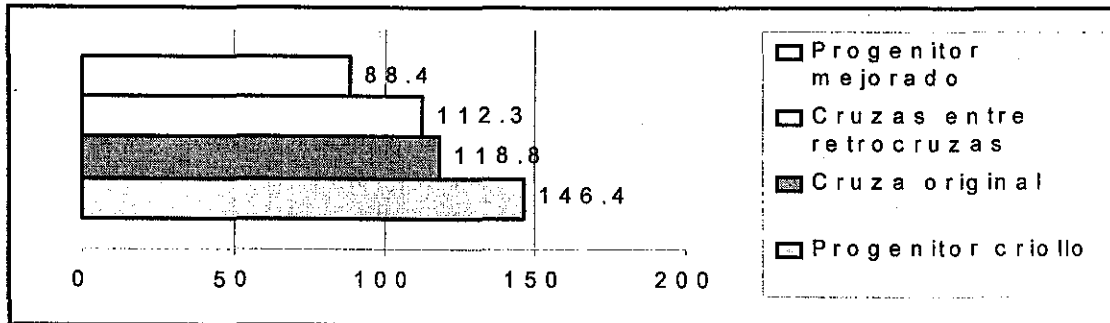
Lo más importante es la diferencia que se observa entre las cruza originales y las cruza entre retrocruzas; estas últimas tienen menor altura, hecho que se atribuye a la selección practicada en dos ocasiones, principalmente en la segunda, dado que la primera de ellas, al momento de retrocruzar hacia el progenitor mejorado, cuando se tomaron los segregantes RC_0F_2 de altura similar a la de los progenitores mejorados, tuvo el efecto de tender a igualar la altura de

la RC_1F_1 con la original RC_0F_1 ; posteriormente, al realizar las cruzas entre retrocruzas, nuevamente se tomaron los segregantes de menor altura de la RC_1F_2 hacia el progenitor criollo.

Cuadro 9. Prueba de tukey de separación de medias a través de localidades para altura de mazorca por tipos de tratamientos, a nivel 0.05.

Tipo	Número de tipo	Media	Nivel
Prog Criollo	7	146.4	A
Ez x cm2	2	120.3	B
Sjp x cm3	3	119.2	B
Ep x cm1	1	117.9	B
Rc x rc ep	4	117.1	B C
Rc x rc sjp	6	112.5	C
Rc x rc ez	5	106.2	D
Testigos	9	88.6	E
Prog mejorado	8	88.4	E

También hay que mencionar que la primera selección se hizo en el ciclo agrícola otoño – invierno, en el cual las diferencias en altura entre materiales fueron menos marcadas que en el ciclo primavera – verano, estación en que se practicó la segunda selección. Esta segunda selección es la que tiene una influencia definitiva en la menor altura de las cruzas entre retrocruzas, y dado que se practicó antes de la floración equivale a un ciclo de selección individual. El efecto numérico en la altura de la mazorca fue una reducción de 6.5 cm que constituyen el 5.5%, comparable a reducciones por ciclo citadas por Márquez (1985) en altura de planta al aplicar selección combinada básica de familias de hermanos completos antes de la floración, con la diferencia de que en este caso es un efecto en una craza. Si comparamos la altura promedio de la mazorca en el conjunto de cruzas entre retrocruzas respecto a la del progenitor criollo, hay una diferencia de 34.1 cm que equivalen a una reducción de 23.3%.



Gráfica 2. Altura de mazorca en centímetros de los progenitores y de los dos tipos de combinaciones híbridas a través de localidades.

El coeficiente de correlación a través de localidades entre rendimiento y altura de mazorca, aunque estadísticamente significativo fue de solamente 0.25 y 0.21 para cruzas entre retrocruzas y cruza original respectivamente, indicando que es posible obtener combinaciones que al mismo tiempo que sean rendidoras tengan menor altura de mazorca, hecho que se comprueba revisando los datos correspondientes.

V CONCLUSIONES

- La dispersión alrededor de la media de la F_1 de los patrones heteróticos es suficiente como para permitir seleccionar combinaciones superiores, tanto en la craza original como en la craza entre retrocruzas divergentes.
- La craza entre retrocruzas fue ligeramente superior en rendimiento a la craza original en la localidad mas favorecida y a través de localidades.
- La selección de segregantes RC_1F_2 de menor altura tuvo un efecto en los cruzamientos en que éstos intervienen, comparable al de la selección individual en una población.

VI REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Albrecht, B., and J. W. Dudley. 1987a. Evaluation of four maize populations containing different proportions of exotic germplasm. *Crop Science* 27: 480-486.

Albrecht, B., and J. W. Dudley. 1987b. Divergent selection for stalk quality and grain yield in an adapted x exotic maize population cross. *Crop Science* 27:487-494.

Allard, R. W. 1960. Principles of plant breeding. John Wiley, New York. 485 pp.

Bauman, L.F. 1977. Improvement of established inbreds. *Maydica* 22:213-212.

Briggs, F. N. and R. W. Allard. 1953. The current status of the backcross method of plant breeding. *Agronomy journal* 45:131-138.

Bridges, W. C. and C. O. Gardner, 1987. Foundation populations for adapted by exotic crosses. *Crop Science* 27:501-506.

Bruce, A. B. 1910. The mendelian theory of heredity and the argumentation of vigor. *Science* 32:627-628.

Castro G., M. 1973. Maíces super enanos para El Bajío. Escuela Superior de Agricultura "Antonio Narro". Boletín técnico de la Universidad de Coahuila. Saltillo, Coah. 16 pp.

Crossa J., and C. O. Gardner. 1987. Introgression of an exotic germplasm for improving an adapted maize population. *Crop Science* 27:187-190.

Eagles, H. A., and A. K. Hardacre. 1989. Synthetic populations of maize containing highland mexican or highland peruvian germplasm. *Crop Science* 29:660-665.

Eberhart, S. A., W. Salhuana, R. Sevilla and S. Taba. 1995. Principles for tropical maize breeding. *Maydica* 40:339-355.

Falconer, D. S. 1970. Introducción a la genética cuantitativa. Traducción al español de F. Márquez S. CECOSA México, 430 pp.

Fehr, W. R. 1987. Principles of cultivar development. Vol. I. Theory and technique. The Iowa State University Press. Ames, Ia. 520 p.

Goodman, M. M. 1965. Estimates of genetic variances in adapted and exotic populations in maize. *Crop Science* 5:87-90.

Hallauer, A. R. and J. B. Miranda. 1995. Quantitative genetics in maize breeding. The Iowa State University press. Ames, Ia. 468 pp.

Holland, J. B., M. M. Goodman and F. Castillo G. 1996. Identification of agronomically superior latin american maize accessions via multi-stage evaluations. *Crop Science* 36:778-784.

Márquez S., F. 1985. *Genotecnia Vegetal. Métodos, teoría, resultados.* Tomo I. AGT Editor, S. A. México. 357 pp.

Márquez S., F. 1988. *Genotecnia Vegetal. Métodos, teoría, resultados.* Tomo II. AGT Editor, S. A. México. 665 pp.

Márquez S., F. 1992. Backcross theory for maize II. Additive genetic variance and response to selection. *Maydica* 37:225-229.

Márquez S., F. 1993. Backcross theory for maize III. Crosses between contemporary backcrosses. *Maydica* 38:61-66.

Márquez S., F., A. Carrera V. y L. Sahagún C. 1994. El centro nacional de rescate y mejoramiento de maíces criollos. En: Cuevas, S.J. y col. I Simposium Internacional de Etnobotánica. UACH. 131-136. Chapingo, México.

Márquez S., F. 1995a. *Métodos de mejoramiento genético del maíz.* Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx. 77 pp.

Márquez S., F. 1995b. Backcross theory for maize. IV. Relationships to reciprocal recurrent selection and convergent improvement. *Maydica* 40:147-151.

Márquez S., F., L. Sahagún C., J. A. Carrera V. y E. Barrera G. 2000. Retrocruza limitada para el mejoramiento genético de maíces criollos. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx. 71 pp.

Molina G., J. D. 1992. Introducción a la genética de poblaciones y cuantitativa (algunas implicaciones en genotecnia) A.G.T. editor. México. 349 pp.

Shull, G. H. 1908. The composition of a field of maize. American Breeders' Assoc. Rep. 4:296-301.

Tallury, S. P. and M. M. Goodman. 1999. Experimental evaluation of the potential of tropical germplasm for temperate maize improvement. Theoretical and applied genetics. 98:54-61.

Tracy, W. F. 1990. Potential contributions of five exotic maize populations to sweet corn improvement. Crop Science 30:918-923.