



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

**POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
GENÉTICA**

HETEROSIS DE LÍNEAS ENDOGÁMICAS DE MAÍZ EN PRUEBA CON POBLACIONES DE ORIGEN GEOGRÁFICO DIVERGENTE

GUSTAVO CASIANO DE LA ROSA

T E S I S
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2017

CARTA DE CONSENTIMIENTO DE USO DE LOS DERECHOS DE AUTOR Y DE LAS REGALIAS COMERCIALES DE PRODUCTOS DE INVESTIGACION

En adición al beneficio ético, moral y académico que he obtenido durante mis estudios en el Colegio de Postgraduados, el que suscribe Gustavo Casiano de la Rosa, Alumno (a) de esta Institución, estoy de acuerdo en ser participe de las regalías económicas y/o académicas, de procedencia nacional e internacional, que se deriven del trabajo de investigación que realicé en esta institución, bajo la dirección del Profesor Dr. Fernando Castillo Gonzalez, por lo que otorgo los derechos de autor de mi tesis Heterosis de líneas endogámicas de Maíz en prueba con poblaciones de origen geográfico divergente y de los producto de dicha investigación al Colegio de Postgraduados. Las patentes y secretos industriales que se puedan derivar serán registrados a nombre el colegio de Postgraduados y las regalías económicas que se deriven serán distribuidas entre la Institución, El Consejero o Director de Tesis y el que suscribe, de acuerdo a las negociaciones entre las tres partes, por ello me comprometo a no realizar ninguna acción que dañe el proceso de explotación comercial de dichos productos a favor de esta Institución.

Montecillo, Mpio. de Texcoco, Edo. de México, a 24 de noviembre de 2017



Firma del
Alumno (a)



DR. FERNANDO CSTILLO GONZALEZ.

Vo. Bo. del Consejero o Director de Tesis

La presente tesis titulada: **HETEROSIS DE LÍNEAS ENDOGÁMICAS DE MAÍZ EN PRUEBA CON POBLACIONES DE ORIGEN GEOGRÁFICO DIVERGENTE** realizada por el alumno: **GUSTAVO CASIANO DE LA ROSA** bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
GENÉTICA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO:



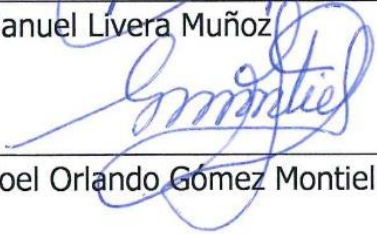
Dr. Fernando Castillo González

ASESOR:



Dr. Manuel Livera Muñoz

ASESOR:



Dr. Noel Orlando Gómez Montiel

Montecillo, Texcoco, Estado de México, noviembre de 2017

HETEROSIS DE LÍNEAS ENDOGÁMICAS DE MAÍZ EN PRUEBA CON POBLACIONES DE ORIGEN GEOGRÁFICO DIVERGENTE

Gustavo Casiano de la Rosa, MC.

Colegio de Postgraduados, 2017

RESUMEN

En la historia del fitomejoramiento un hecho relevante es que la utilización de la heterosis permitió la generación de híbridos comerciales, lo cual se debe al aprovechamiento de la interacción de efectos genéticos (de dominancia y epistáticos). La magnitud de la heterosis está asociada a la divergencia genética entre los progenitores, tema que aún presenta grandes interrogantes. Con el objeto de valorar la heterosis de líneas endogámicas de maíz derivadas de la población VS-22 (Mich-21) con cuatro poblaciones (probadores) de origen geográfico divergente de los Valles Altos de México. Se obtuvieron 68 mestizos en cruzas de líneas de VS-22 con las poblaciones Jal-328, Mex-39, Oax-117 y Oax-AAJ como poblaciones-probadoras. Se evaluaron agronómicamente en el ciclo de Primavera-Verano 2015 en Texcoco y Tecámac, Edo. de Méx. El diseño experimental fue bloques completos al azar con tres repeticiones a una densidad de 50 mil plantas por hectárea. Se detectaron diferencias estadísticas ($p \leq 0.01$) entre probadores para rendimiento, sus componentes y fenología; en promedio, las cruzas con la población Oax-AAJ ($5.17 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$) superaron ligeramente a los testigos comerciales ($4.94 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$) y también al juego de mestizos con Mex-39 ($4.26 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$), que fue la referencia histórica. Los mestizos con rendimiento superior fueron: línea L-282 x Oax-AAJ ($5.84 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$), el híbrido comercial H-40 ($5.66 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$), L-529 x Jal-328 ($5.65 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$), L-224 x Oax-AAJ ($5.56 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$) y L-235 x Oax-AAJ ($5.50 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$); el mejor mestizo con Mex-39 rindió $5.26 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$. Las cruzas de mayor rendimiento fueron aquellas cuyo población-probador presentó mayor divergencia geográfica-genética con Mich-21.

Palabras clave: Heterosis, líneas endogámicas, divergencia genética, *Zea mays* L.

HETEROSIS OF MAIZE INBRED LINES TESTED WITH POPULATIONS OF DIVERGENT GEOGRAPHICAL ORIGIN

Gustavo Casiano de la Rosa, MC.

Colegio de Postgraduados, 2017

ABSTRACT

In the plant breeding history a relevant fact was that the utilization of heterosis allowed the development of commercial hybrids; heterosis is mainly determined by effects of genetic interactions (dominance and epistasis). The magnitude of heterosis is associated to genetic divergence between progenitors, issue that has still research questions. With the aim of assessing heterosis of maize inbred lines derived from VS-22 (Mich-21) in testcrosses with four native populations (as testers) with geographically divergent origin in the Mexican highlands. 68 testcrosses of inbreds from VS-22 with Jal-328, Mex-39, Oax-117 and Oax-AAJ as tester-populations were obtained. Testcrosses were agronomically evaluated in Spring-Summer 2015, at Texcoco and Tecámac, Edo. de Méx. The Experimental design used was randomized complete blocks with three replicates, and population density of 50,000 plants per hectare. Statistical differences ($p \leq 0.01$) were detected among sets of testcrosses grouped by testers for grain yield, yield components and phenology; in average, testcrosses with Oax-AAJ ($5.17 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$) were numerically superior to commercial hybrids ($4.94 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$), but statistically superior to testcrosses with Mex-39 ($4.26 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$), which was the historical reference. Testcrosses with higher grain yield were: line L-282 x Oax-AAJ ($5.84 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$), commercial hybrid H-40 ($5.66 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$), L-529 x Jal-328 ($5.65 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$), L-224 x Oax-AAJ ($5.56 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$), and L-235 x Oax-AAJ ($5.50 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$); grain yield of the better testcross with Mex-39 was $5.26 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$. Testcrosses with superior grain yield were those whose tester presented higher geographical-genetic divergence with Mich-21.

Key words: Heterosis, inbred lines, genetic divergence, *Zea mays* L.

AGRADECIMIENTOS

Al **Consejo Nacional De Ciencia Y Tecnología (CONACyT)** por brindarme sustento económico que me permitió realizar mis estudios de maestría.

A mi consejero el **Dr. Fernando Castillo González** y mis asesores **Dr. Manuel Livera Muñoz** y **Dr. Noel Orlando Gómez Montiel** por sus consejos y apoyo brindado en la elaboración de este escrito.

Al **Colegio De Postgraduados Campus Montecillo**; en especial al **Área de Genética** por permitirme recorrer sus pasillos en mi proceso de formación.

DEDICATORIA

A mis padres.
A mis hermanos.
Al forjador del cosmos.

“Si Quieres Saber Cómo Es Alguien,
Mira De Qué Manera Trata A Sus Inferiores,
No A Sus Iguales”
~Sirius Black~
Harry Potter and the Goblet of Fire

2.3.2.2 Selección recíproca-recurrente de hermanos completos (SRR-HC).....	12
2.3.3 Hibridación.....	13
2.3.3.1 Autopolinización.....	13
2.3.3.2 Método Dobles Haploides (DH).....	13
2.3.3.3 Retrocruzas.....	13
2.3.3.4 Método de hibridación.....	13
2.4 Maíz híbrido.....	14
2.5 Efectos genéticos en los híbridos.....	15
2.6 Heterosis.....	17
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	20
3.1 Material genético.....	20
3.2 Obtención de los mestizos.....	21
3.3 Siembra y evaluación de los mestizos.....	21
3.4 Variables registradas.....	23
3.5 Análisis estadísticos.....	23
IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	24
4.1 Análisis global.....	24
4.2 Heterosis y análisis de probadores.....	26
4.3 Análisis por localidad y probador.....	31
4.4. Análisis por línea.....	33
V. CONCLUSIONES.....	38
VI. LITERATURA CITADA.....	39
VII. CUADROS ANEXOS.....	50

LISTA DE CUADROS

		Página
Cuadro 1.	Formación de poblaciones probadoras y la fuente (Mich-21) de líneas endogámicas en el esquema de cruzas de prueba para valorar heterosis con diferente grado de divergencia genética. Iguala, Gro. Otoño–Invierno 2014-2015.....	21
Cuadro 2.	Híbridos comerciales utilizados como testigos para evaluar heterosis en los mestizos generados. Primavera-Verano, 2015.....	22
Cuadro 3.	Ubicación geográfica y características climatológicas de las localidades donde se realizó la evaluación agronómica.....	22
Cuadro 4.	Cuadrados medios de los análisis de varianza combinados a través de localidades, de la evaluación de cruzas de prueba (mestizos) entre líneas endogámicas derivadas de VS-22 y poblaciones del altiplano mexicano, para quince variables. Montecillo y Tecámac, Edo. Méx. 2015-PV.....	25
Cuadro 5.	Valores promedio para quince variables de los mestizos (cruzas de prueba) agrupados por población-probadora. Mestizos de líneas derivadas de VS-22 (Mich-21) en cruce con poblaciones divergentes del altiplano mexicano. Montecillo y Tecámac, Edo. Méx. 2015-PV.....	28
Cuadro 6.	Promedios para quince variables por localidad de mestizos agrupados por probador; mestizos de líneas de VS-22 (Mich-21) con poblaciones de origen divergente. Montecillo y Tecámac, Edo. Méx. 2015-PV.....	32
Cuadro 7.	Valores promedio para quince variables por línea derivada de VS-22 (Mich-21) en sus cruzamientos con poblaciones de origen geográfico diverso en el altiplano mexicano. Montecillo y Tecámac, Edo. Méx. 2015-PV.....	35
Cuadro 8.	Promedio para quince variables por mestizo de cada línea endogámica derivada de VS-22 en cruce con cada una de las poblaciones probadoras de origen geográfico diverso. Montecillo y Tecámac, Edo. Méx. 2015-PV.....	36

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Rendimiento de grano en promedio por población-probador de mestizos de líneas derivadas de VS-22 (Mich-21) con probadores de divergencia variable. Montecillo y Tecámac, Edo. Méx. 2015-PV.....	29
Figura 2. Origen geográfico de las poblaciones Jal-328, Mex-39, Oax-117, Oax-AAJ y Mich-21 (base del sintético VS-22).....	30

I. INTRODUCCIÓN

La adaptación de las plantas al igual que los animales, es un proceso genético continuo, en el que interviene el hombre en la selección de los individuos idóneos para el cultivo o la crianza. En las plantas puede haber cambios morfológicos (estructura), fisiológicos (procesos metabólicos) y genéticos (mutaciones y disposición de sus genes). En México el caso más emblemático es el maíz (*Zea mays* L.), que fue domesticado hace más de 8,000 años, posiblemente en la cuenca del Río Balsas (Matsuoka *et al.*, 2002; SIAP, 2016). El origen del maíz es aún un tema polémico (Kato *et al.*, 2009) pues no es posible encontrar maíz como tal en forma silvestre (Bartolini, 1990; SIAP, 2016); predomina el planteamiento que el maíz es el resultado de la domesticación del teocintle (*Zea* spp).

México es considerado como el centro de origen y domesticación, y uno de los centros más importantes de diversidad genética del maíz (Matsuoka *et al.*, 2002). Algunos señalan que el maíz es la forma cultivada del teocintle; el proceso de domesticación se llevó a cabo en una sola región, según Matsuoka *et al.* (2002) o en varias regiones según Kato *et al.* (2009).

El maíz, es actualmente el grano con mayor volumen de producción a nivel mundial, seguido del arroz y del trigo (FAO, 2015); además, tiene presencia en un sin número de productos en la vida cotidiana. En México el proceso de evolución del maíz continúa en el presente, bajo el mejoramiento genético empírico, ya que los agricultores indígenas y mestizos del país cultivan, seleccionan, guardan y usan su propia semilla de maíz año con año. La importancia de los maíces nativos radica en que constituyen la base alimenticia tanto de su población rural como urbana. De esta diversidad genética evolucionó el resto de maíz que se cultiva en el mundo y también a partir de ello se constituyó la base para los maíces mejorados comerciales de las zonas de alta producción agrícola del país y de otras regiones del mundo (CONABIO, 2012).

Lazos y Chauvet (2012) mencionan que existe una controversia entre los expertos sobre el número de razas existentes en territorio mexicano debido a distintos criterios de caracterización y a la falta de la descripción de algunas de ellas. Sin

embargo, en su estudio consideraron la información vertida en las 7950 cédulas de datos pasaporte de la colecta del período 2006 al 2010, tomando como referencia las 64 razas, compiladas en registros de la CONABIO.

Algunos autores mencionan que en México se han identificado 59 razas de maíz (Sánchez *et al.*, 2000; Ortega, 2003) incluidas las descritas por Wellhausen *et al.* (1951), Hernández y Alanís (1970), Benz (1986), y Ortega *et al.* (1991). Para el Continente Americano se han descrito entre 220 y 300 razas de maíz (Brown y Goodman, 1977; Vigouroux *et al.*, 2008); con base en el número de razas, la diversidad en México representa el 22.7 % de la diversidad del maíz en el continente (Serratos, 2009).

La variabilidad genética del maíz constituye un recurso para la población mundial, al ser considerado como una de las bases para lograr la soberanía alimentaria en México que, además, ha coevolucionado con los factores del ambiente, entre ellos el cambio climático (Preciado y Montes, 2011). La evaluación de dicha diversidad es importante para los programas de mejoramiento genético, por su potencial como fuente de características nuevas, exóticas y favorables (Vigouroux *et al.*, 2008).

Poehlman y Allen (2003) mencionan que las principales contribuciones para mejorar el maíz en el siglo XX han sido: 1) La hibridación, tanto como un sistema para mejorar genéticamente al maíz, como por la creación de la infraestructura necesaria para producir en gran escala semilla comercial, y 2) Mejora por selección recurrente que ha contribuido a una mayor productividad, maduración más temprana, sistemas radicales más fuertes, que junto con tallos más cortos y resistentes reducen el acame, y aumentan la resistencia a patógenos e insectos; el aprovechamiento de los efectos aditivos de los alelos en las poblaciones han hecho posible estas aportaciones.

Conforme aumenta la población humana y el cambio climático, surge la necesidad de producir más alimentos; lo que conlleva a cultivar nuevas tierras o mejorar la productividad de las especies vegetales ya existentes, para crear nuevas y mejores variedades, como es el caso del maíz. En el Colegio de Postgraduados se

han realizado estudios sobre selección recurrente para adaptación de diferentes maíces nativos, o criollos, del norte, centro y sur de México.

La implementación del mejoramiento genético implica la construcción de esquemas que aprovechen tanto los efectos genéticos aditivos como los efectos de interacción génica. Las variedades de polinización libre aprovechan los efectos aditivos, y en los híbridos comerciales se aprovechan tanto los efectos aditivos como los de interacción (Duvick, 2005).

Para el aprovechamiento de los efectos de interacción génica, se ha planteado que a mayor divergencia genética se presenta mayor heterosis (efectos de interacción génica más importantes) (Moll *et al.*, 1965); sin embargo, en resultados experimentales se ha observado que la heterosis sigue una tendencia hasta un grado de divergencia, y cruzamientos con progenitores de divergencia extrema tienden a presentar menor heterosis.

Esquivel *et al.* (2011) evaluaron la heterosis en los cruzamientos entre 15 poblaciones nativas de maíz, cuyo origen se ubica en el área de distribución geográfica de la raza Chalqueño (Valles Altos de México). Observaron que en los cruzamientos con efectos de ACE relevante, se involucra a progenitores de origen geográfico divergente detectando patrones heteróticos superiores a VS-22 x Pob-85 y VS-22 x Tlax-151 al cruzar poblaciones de origen geográfico extremo (norte o sur) con poblaciones del altiplano central; pero no en cruzamientos entre poblaciones de origen extremo: norte x sur. Señalan que el aprovechamiento como fuente de genes de algunas de las mejores combinaciones detectadas, pudiera superar a los híbridos actuales.

Por lo anterior, a partir de contar con líneas endogámicas de maíz derivadas del sintético VS-22 (como una versión mejorada de Mich-21), se planteó el estudio de la respuesta de estas líneas endogámicas en cruza de prueba (mestizos) con poblaciones de origen geográfico divergente (con cierto grado de mejoramiento) del norte, centro y sur del altiplano mexicano con los siguientes objetivos:

OBJETIVO GENERAL:

Evaluar la capacidad de combinación de líneas endogámicas de VS-22, y la heterosis, en cruza de prueba con las poblaciones Jal-328, Mex-39, Oax-117 y Oax-AAJ elegidas como fuentes de germoplasma de origen geográfico divergente de los Valles Altos de México mediante su expresión en campo.

OBJETIVO ESPECIFICO:

Determinar patrones heteróticos que puedan servir en futuros programas de mejoramiento genético.

HIPÓTESIS:

***H₀:** La heterosis de líneas endogámicas derivadas de una población de maíz del centro de la Mesa Central en cruza con poblaciones del mismo origen es semejante en cruza de prueba con poblaciones de origen geográfico del norte o del sur del altiplano mexicano.*

***H_a:** La heterosis de líneas endogámicas derivadas de una población de maíz del centro de la Mesa Central en cruza con poblaciones del mismo origen no es semejante en cruza de prueba con poblaciones de origen geográfico del norte o del sur del altiplano mexicano.*

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 El contexto del maíz en México y en el altiplano

La superficie en promedio anual sembrada con maíz en México es alrededor de 8.4 millones de hectáreas, de las que 1.2 millones se siembran bajo condiciones de riego y 7.2 millones en temporal. El cultivo en temporal se practica principalmente en minifundios, en una serie de áreas pequeñas con condiciones ecológicas diversas, y con sistemas de cultivo tradicionales. La mayor porción de la producción nacional de maíz proviene de estos pequeños estratos (SIAP, 2012).

El volumen de producción de maíz en México pasó de 12 millones de toneladas en la década de 1980, a 18.5 en 1998, 16 millones en el 2001, 21 millones en el 2004 (FAO, 2015) y a 25 millones de toneladas en el 2015 (SIAP, 2015). El ascenso en este volumen dependió en gran medida al aumento de la superficie y el rendimiento en siembras de riego (FAO, 2015; FIRA, 2015).

En el año agrícola 2015 once estados produjeron el 83 % de la producción nacional de grano maíz. Sinaloa se ubica como el principal productor de maíz en el país con una participación de 22 %, lo cual representa un volumen de 5.3 millones de toneladas. En segundo lugar se encuentra Jalisco con 13.5 % de participación y un volumen de producción de 3.3 millones de toneladas. En tercer lugar se encuentra el Estado de México con una participación de 8.3 % del total y un volumen de 2.1 millones de toneladas (SIAP, 2015).

En los estados de Tlaxcala, Puebla, Hidalgo, Querétaro, Michoacán, Morelos, Guanajuato, Distrito Federal y Estado de México que integran en gran medida los Valles Altos Centrales de México (2200 msnm), se sembraron con maíz 2.3 millones de hectáreas con un rendimiento promedio de 2.9 ton·ha⁻¹ (SIAP, 2015), que representan el 27.4 % de la superficie nacional sembrada con esta especie. Sin embargo, en los Valles Altos de México solo en el 6 % de la superficie cultivada con maíz se usa semilla certificada (González *et al.*, 2008) y en la región de Amecameca, Edo. Méx., sólo el 4 % (Jolalpa *et al.*, 2014).

Los rendimientos presentan gran variación en el país. En condiciones de riego se aplican fuertes inversiones para insumos, logrando rendimientos de 10 ton·ha⁻¹. En áreas de buen temporal, como en partes del estado de Jalisco, se cultiva híbridos comerciales con alta aplicación de insumos, con rendimientos entre siete y ocho ton·ha⁻¹. En áreas de temporal restringido y/o terrenos con fuerte pendiente se cultivan principalmente poblaciones nativas (criollos) de maíz, con rendimientos entre dos y tres ton·ha⁻¹; a pesar de los bajos rendimientos, estas unidades contribuyen significativamente a la seguridad alimentaria del país (Turrent *et al.*, 2012).

Cabe señalar que, la diversidad genética del maíz se cultiva principalmente en condiciones de temporal o seco y sistemas campesinos de producción (Herrera *et al.*, 2000). Los agricultores generalmente disponen de más de una variedad nativa adaptada a su ambiente (Aceves *et al.*, 2002).

La adopción de híbridos comerciales creció de manera más determinante en los años de 1970, con el apoyo de programas públicos y un significativo esfuerzo de investigación para desarrollar híbridos y variedades mejoradas, así como para la producción de semillas y su distribución. Sin embargo, ese nivel de adopción se ha mantenido bajo; no rebasa el 30 % del área sembrada anualmente con maíz. Los especialistas atribuyen este hecho a la adaptación limitada de las variedades comerciales mejoradas a las condiciones agroecológicas de las áreas de temporal y de ladera, así como a la dependencia de las variedades comerciales al uso intensivo de insumos como fertilizantes, plaguicidas y riego (Turrent *et al.*, 2012).

2.2 Historia del mejoramiento genético en el altiplano

Los primeros intentos de investigación agrícola se hicieron en 1907 en San Jacinto, D.F., en aquel entonces sede de la Escuela Nacional de Agricultura (ENA). Los primeros boletines técnicos sobre maíz se publicaron a partir de 1911. La asignatura de genética se empezó a impartir en la Escuela Nacional de Agricultura en Chapingo, México, en 1927. El mejoramiento genético se practicó de manera más institucionalizada en 1937, con la creación del Departamento de Campos

Experimentales, bajo la dirección del Ing. Edmundo Taboada. Se tuvo otro impulso con la fundación de la Oficina de Estudios Especiales en 1943. Los primeros trabajos se dirigieron a atender áreas de buena productividad en los Valles Altos, El Bajío y El Trópico. El germoplasma utilizado en el mejoramiento genético inicial fueron poblaciones criollas sobresalientes en evaluaciones agronómicas; se hicieron compuestos y/o derivaron líneas endogámicas (Luna y Gutiérrez, 1998).

El uso de germoplasma regional en los programas de mejoramiento genético en México, como base para el desarrollo de variedades mejoradas, fue debido a que la introducción de líneas e híbridos de Estados Unidos no se adaptaban satisfactoriamente a las condiciones de México (Ortega *et al.*, 1991). Así, algunos investigadores se dieron a la tarea de coleccionar y evaluar materiales para condiciones específicas como las áreas de temporal (Muñoz *et al.*, 1976).

De la diversidad genética del maíz en México, solo algunas poblaciones han sido utilizadas en el mejoramiento genético (Sánchez, 1989; Ortega *et al.*, 1991; Gámez *et al.*, 1996), que corresponden principalmente a cuatro razas: Cónico, Chalqueño, Tuxpeño y Celaya; más otras pocas con uso limitado como Bolita y Cónico Norteño (Márquez, 1994). Son pocas las colectas nativas incorporadas en los programas de mejoramiento, a pesar de que se han detectado varias con características agronómicas deseables y alto potencial de rendimiento (Ortega *et al.*, 1991; Balderrama *et al.*, 1997; Herrera *et al.*, 2004; Romero *et al.*, 2002).

En más de 64 años de investigación en mejoramiento genético de maíz en México, realizado por el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) y sus antecesores, se ha tratado de cubrir las necesidades de híbridos y variedades mejoradas, con adaptación específica a diferentes condiciones ambientales. En total se han liberado 231 híbridos y variedades mejoradas. Por décadas se puso énfasis en los híbridos de cruza doble y variedades mejoradas de polinización libre, ambos tipos de variedades trataron de cubrir la mayor superficie en su recomendación. La adopción de semilla mejorada bajo las condiciones de México es, como se ha mencionado, escasa, 33 % según Espinosa *et al.* (2004).

Arellano (1985) menciona que el mejoramiento genético del maíz en la Mesa Central ha logrado aportar 30 variedades mejoradas durante un periodo de 36 años. El potencial máximo de rendimiento de los maíces mejorados con respecto del maíz criollo es de 127 % en el caso de los híbridos de riego, de 90 % en los híbridos de temporal y de 36 % en las variedades de polinización libre. El mejoramiento, ha permitido desarrollar en la última década, híbridos con alto rendimiento, porte bajo de planta y resistencia al acame, que han sido productos de la combinación de líneas progenitoras de Valles Altos del INIFAP y del CIMMYT (Arellano *et al.*, 1997).

2.3 Mejoramiento genético del maíz

El mejoramiento genético de plantas consiste en la generación de segregantes, selección y establecimiento de fenotipos superiores. El desarrollo de cultivos mejorados debe responder a las necesidades, tanto de los productores como de los consumidores. Las principales metas del mejoramiento de plantas, se han enfocado a mejorar el rendimiento, la calidad nutrimental y otras características de valor agronómico o comercial (Tiessen, 2012).

Las plantas evolucionan por la acción de varios factores, entre ellos la selección natural, aunque a un ritmo muy lento. El proceso evolutivo de las especies vegetales cultivadas ha sido acelerado por el hombre (evolución bajo domesticación) (Reyes, 1990). Durante años el agricultor ha realizado mejoramiento de manera empírica hacia maíces de mejor calidad, tanto para consumo humano como animal (Carrera *et al.*, 2010).

Debido a que la demanda nacional de maíz supera a la producción, es necesario incrementar el potencial de rendimiento; uno de los componentes sería la generación de variedades mejoradas con altos rendimientos (García *et al.*, 2002). El mejoramiento del maíz tiene una larga historia, milenaria si se reconoce la aportación de su domesticación, el mejoramiento genético empírico por la selección de semilla de los productores (evolución bajo domesticación), hasta la aplicación de principios científicos para la integración de las últimas innovaciones en biología y genética. A

continuación se mencionan algunos métodos, los cuales pueden traslaparse, puesto que en la mayoría de los programas de mejoramiento genético se aplica una combinación de algunos de ellos.

2.3.1 Métodos de selección recurrente intra-poblacional

2.3.1.1 Selección masal: La siembra se hace estableciendo plantas individuales equidistantes, y al momento de la selección se eliminan o ignoran aquéllas que sean vecinas de plantas no nacidas, no emergidas, o fallas, para considerar sólo a aquellas con competencia completa. El lote de selección se divide en una serie de sublotes, dentro de cada uno de los cuales se aplica la selección, generalmente con una presión del cinco por ciento; las unidades de selección (plantas) dentro de un sublote, estarán en una condición homogénea y las diferencias fenotípicas serán debidas a diferencias genéticas. Con la semilla de las mazorcas de las plantas seleccionadas se hace un compuesto balanceado, cuya población resultante será el ciclo de selección correspondiente, el que se usa como base para generar el siguiente ciclo, y así sucesivamente (Gardner, 1961).

De los métodos de selección recurrente, la selección masal es el más sencillo; y ofrece algunas ventajas, alta intensidad de selección, máxima recombinación y una máxima utilización de la variabilidad genética, controlando los efectos ambientales mediante la estratificación. Dentro de las desventajas están que no se controla la polinización, el carácter de rendimiento es de baja heredabilidad y cuando la muestra es pequeña se corre el riesgo de generar depresión por endogamia.

2.3.1.2 Selección convergente-divergente: Método de fitomejoramiento genético que básicamente consiste en tomar una población a establecerse en varias localidades, con diferencias ambientales entre ellas. Después formar un compuesto balanceado de lo seleccionado en cada localidad para integrarlos en un solo compuesto (convergencia); realizar la recombinación genética por polinización libre en una localidad sede, para después enviar una muestra representativa de la población a cada una de las localidades para aplicar selección (divergente); realizar de manera recurrente el compuesto balanceado de la semilla proveniente de todas las localidades para su recombinación (convergencia), para de esta manera tener la variedad

mejorada, seleccionada en más de una condición ambiental. Se requieren varios ciclos de convergencia y divergencia del germoplasma.

2.3.1.3 Selección familiar

3.3.1.3.1 Selección de familias de medios hermanos (FMH): Descrito por Jenkins en 1940; consiste en generar familias con el control de uno de los progenitores en las progenies. Puede ser por cruzas controladas con un macho en común o por apareamiento aleatorio, obteniendo familias de medios hermanos maternos (FMH). Estas FMH son evaluadas en ensayos de rendimiento, sembrando mazorca por surco con el propósito de detectar a las de mejor valor agronómico. Con semilla remanente de las mejores familias (FMH) éstas se recombinan para iniciar un nuevo ciclo de selección.

2.3.1.3.2 Selección de familias de hermanos completos (FHC): De acuerdo con Moll y Robinson (1966), consiste en la evaluación del rendimiento de progenies originadas por cruzas intrapoblacionales entre pares de plantas (planta a planta). En un lote de polinizaciones manuales se efectúan cruzas planta a planta para obtener FHC, cuyas progenies son evaluadas en ensayos de rendimiento en el siguiente ciclo; usando, en lo posible, varias localidades con más de una repetición por localidad. Con semilla remanente de las mejores FHC se hace la recombinación genética, como base para la siguiente generación o ciclo de selección.

2.3.1.3.3 Selección de familias S1 (FS1): Esta metodología consiste en la evaluación del rendimiento de progenies producidas mediante la autofecundación de un número de plantas de una población. Se evalúan las FS1 en ensayos de rendimiento con repeticiones y en varias localidades, para seleccionar a las mejores S1 y, con semilla remanente, recombinarlas. Una vez que la población se ha recombinado, e integrado en un compuesto balanceado, se inicia el siguiente ciclo de selección al generar un nuevo grupo de familias S1.

2.3.1.3.4 Selección de familias S2 (FS2): Consiste en obtener autofecundaciones por dos generaciones consecutivas, a partir de una población de apareamiento aleatorio, con o sin selección en la S1 (Horner *et al.*, 1973). Las familias S2 son evaluadas

agronómicamente para seleccionar a las mejores y proceder con semilla remante a su posterior recombinación, tal como se hace en otros métodos de selección de familias. Este sistema ha sido usado con poca frecuencia, debido probablemente, a los importantes efectos de interacción genotipo por ambiente (GxA) y al tiempo demasiado largo que implica generar las familias.

2.3.1.4 Selección combinada

2.3.1.4.1 Selección combinada recurrente de medios hermanos (SCR-MH):

Sugerida por Paterniani (1970). Una vez obtenidas las FMH, cada una se siembran en un lote aislado en una parcela como surcos de plantas hembra que, al ser desespigadas, son polinizadas por las plantas en los surcos macho; el macho se integra como un compuesto balanceado de todas las familias derivadas de la población. Las FMH de la población son evaluadas de manera simultánea en ensayos de rendimiento en varias localidades con repeticiones; con la información de las localidades se seleccionan a las mejores FMH, y se identifican en el lote de desespigamiento, para seleccionar a las mejores plantas dentro de cada familia y con ellas iniciar un nuevo ciclo de selección. Una variante es el esquema recíproco recurrente, en el que la siembra en surcos hembra por desespigamiento provienen de una población y los surcos macho se siembran como un compuesto balanceado de otra población, y viceversa. Se selecciona en dos poblaciones manteniendo la divergencia genética entre las poblaciones originales.

2.3.1.4.2 Selección combinada recurrente de hermanos completos (SCR-HC):

De una población de apareamiento aleatorio se toman pares de plantas para realizar polinizaciones planta-planta, con lo que se generan familias de hermanos completos. Esta serie de FHC se puede evaluar en localidades con repeticiones y de manera simultánea establecer un lote aislado de desespigamiento con las FHC como hembras al ser desespigadas y el macho constituido por un compuesto balanceado de todas las FHC. Con la información de la evaluación en localidades se puede seleccionar a las mejores FHC, y en el lote de desespigamiento a las mejores plantas dentro de cada FHC seleccionadas. Con la siembra aleatoria y la realización de cruzamientos planta-planta se inicia el siguiente ciclo de selección.

2.3.1.4.3 Selección combinada recurrente de familias S1 (SCR-S1): De una población se generan por autofecundación familias S1 que se pueden evaluar en localidades con repeticiones, mientras que en un lote de desespigamiento se establecen las familias S1 como hembras por desespigamiento y el compuesto balanceado de todas las familias como macho. Con la información de las localidades se puede seleccionar a las mejores familias para seleccionar a las mejores plantas de esas familias en el lote de desespigamiento. Se genera entonces familias de MH por cada planta seleccionada. Esto constituye la población para aplicar el siguiente ciclo de selección.

2.3.2 Métodos de selección recurrente entre-poblaciones

2.3.2.1 Selección recíproca-recurrente de medios hermanos (SRR-MH): Comstock *et al.* (1949) la sugirieron como un sistema de mejoramiento que podría permitir el uso de los efectos genéticos aditivos al seleccionar entre familias S1 dentro de cada población y de los efectos de interacción genética (dominancia), al detectar a las variantes que presenten la mayor heterosis en la cruce entre dos poblaciones dadas (A y B). Plantas individuales de la población A son autofecundadas y, simultáneamente, cruzadas con una muestra aleatoria de plantas de la “población recíproca” B. De igual manera, plantas individuales de la población B son autofecundadas y, al mismo tiempo, cruzadas con una muestra al azar de plantas de la población A. Esas FMH resultantes (AxB y BxA) se ensayan en repeticiones y localidades para seleccionar a las mejores S1 en la población A que mejor combinaron en la población B, y viceversa. Las familias S1 seleccionadas se recombinan por apareamiento aleatorio en cada población por separado y con esto se constituye la base para el siguiente ciclo o generación de selección para cada una de estas poblaciones recíprocas.

2.3.2.2 Selección recíproca-recurrente de hermanos completos (SRR-HC): Hay varias referencias sobre esta metodología (Lonquist y Williams, 1967; Hallauer y Eberhart, 1970; Jones *et al.*, 1971). Requiere el uso de plantas prolíficas de por lo menos dos mazorcas. Una de las mazorcas de cada planta de la población A es polinizada con polen de una planta individual de la población B y, de ser posible,

también se hace la crucea recíproca. La segunda mazorca en las plantas que han sido cruzadas en ambas poblaciones se autofecundan. La selección se basa en el comportamiento en ensayos de rendimiento de los cruzamientos (FHC), mientras que las FS1 de las cruces seleccionadas son las que se usan el siguiente ciclo, para la recombinación dentro de cada una de las poblaciones recíprocas. La recombinación se hace, comúnmente, mediante la siembra y posterior desespigue de cada FS1 en surcos hembra, los que son polinizados por los surcos macho sembrados con un compuesto balanceado de las mismas FS1. El nuevo ciclo de selección se forma con un compuesto balanceado de la semilla de cada familia obtenida de esta manera.

2.3.3 Hibridación

2.3.3.1 Autopolinización: Consiste en fecundar la inflorescencia femenina de una planta de maíz con polen de la misma planta. Este método es efectivo y muy utilizado porque a través de generaciones se reduce la variación genética dentro de cada progenie, pero se incrementa la variación entre líneas (del tipo aditivo), obteniendo así, líneas endogámicas. Los efectos de la endogamia son inmediatamente evidentes, tales como la reducción del vigor y de la productividad, menor altura, demora de la floración y mayor susceptibilidad a plagas y enfermedades (Hallauer y Miranda, 1988). Con cada generación de autopolinización la tasa de heterocigotos disminuye en un 50 %; por lo tanto, una homocigosis de 96.9 % se obtiene después de 5 generaciones de autofecundación, mientras que una homocigosis mayor a 99.9 % se obtendrá después de 10 generaciones de autofecundación.

2.3.3.2 Método Dobles Haploides (DH): En el proceso de inducción de líneas doble haploides, el inductor de haploidía (progenitor masculino) aporta los granos de polen, pero no ocurre la fertilización del óvulo del donante (progenitor femenino), pero sí fertiliza a los núcleos polares para formar el endospermo, que será utilizado como fuente de energía del embrión. Por lo tanto, se produce un endospermo normal ($3n$) y un embrión haploide (n) con el genoma materno del óvulo correspondiente. Si estas semillas se siembran, las plantas resultantes van a ser estériles porque no pueden formar gametos regulares. Por lo tanto, es necesario restaurar el juego de cromosomas completo, diploide ($2n$), para lo cual se aplican sustancias que suprimen

la primera división mitótica (Streisinger *et al.*, 1981) que inhiben la formación del huso acromático. El alcaloide colchicina es el más usado, le sigue el amiprofos-methyl, ambos con una eficiencia del 70 %, y en menor proporción la trifuralina y la orizalina (Foshi *et al.*, 2009).

La tecnología DH acorta el tiempo para la obtención de líneas homogéneas de manera considerable. Se obtienen líneas totalmente homocigotas en dos o tres generaciones; en comparación con el proceso convencional (autofecundación) para derivar líneas endogámicas, en el que se requieren por lo menos seis u ocho generaciones para obtener líneas con ~99 % de homocigosis (Forster and Thomas, 2005; Geiger y Gordillo, 2009; Chang y Coe, 2009).

2.3.3.3 Retrocruzas: Método para el mejoramiento de un genotipo en caracteres específicos a partir de otro progenitor que presenta la expresión deseada. El progenitor al que se busca incorporar el carácter es el recurrente y el donador solo se cruza en la primera generación. La técnica es fácil cuando el carácter que se añade es altamente heredable; es decir, es fácilmente detectable la expresión para introgresar los alelos objetivo en las plantas híbridas.

2.3.3.4 Método de hibridación: Esquema sugerido por Shull (1908, 1909) y East (1908), quienes desarrollaron el proceso para obtener líneas puras por medio de la autofecundación recurrente. Retomando la observación de Beal (1880), sobre el vigor híbrido, se planteó el identificar a los cruzamientos más productivos, aprovechando al máximo los beneficios de la heterosis en un corto tiempo.

En algunos de los métodos antes descritos se utiliza la hibridación no convencional en mayor o menor intensidad, como es el caso de cruza, línea x variedad, variedad x variedad, cruza simple x variedad, etc.

2.4 Maíz híbrido

El aprovechamiento dirigido de la hibridación para el desarrollo de variedades mejoradas fue planteado y valorado por Beal (1880), quien observó que un

cruzamiento obtenido a partir de dos variedades distintas rindió más que las variedades parentales de polinización libre. Sin embargo, los híbridos entre variedades no tuvieron gran aceptación entre los agricultores estadounidenses, posiblemente porque las ganancias en rendimiento eran modestas (Lonnquist y Gardner, 1961; Moll *et al.*, 1962) o porque el concepto de híbrido era demasiado avanzado para esa época (Poehlman, 1987).

Shull (1908, 1909) y East (1908) realizaron sus investigaciones sobre el mejoramiento genético del maíz por hibridación, con la obtención de líneas endogámicas poco productivas, y la formación de híbridos de cruce simple de mayor rendimiento que la variedad original. Sprague (1955) menciona que estos híbridos no se utilizaron comercialmente debido al bajo rendimiento y alto costo de producción de la semilla, lo que Jones (1917) resolvió con la propuesta de híbridos de cruce doble.

Un híbrido de cruce simple produce mayor rendimiento que los trilineales y éstos a su vez más que la cruce doble (Weatherspoon, 1970). Los híbridos de cruce doble se utilizaron durante un largo período en los Estados Unidos, de 1930 a 1960 (López, 2003) y en México desde los años cuarenta hasta los ochentas (Espinosa *et al.*, 1997), siendo recientemente sustituidos por los trilineales. A través del tiempo se ha venido incrementando el potencial de rendimiento de las líneas, de modo que la tendencia actual es a formar híbridos de cruce simple, cuya combinación debe manifestar alta heterosis (Hallauer *et al.*, 1988).

La elección adecuada de la fuente de germoplasma significa el 50 % del éxito en un programa moderno de mejoramiento genético, dependiendo el otro 50 % en el desarrollo eficiente de líneas para la formación de híbridos y sintéticos (Córdova *et al.*, 2002).

2.5 Efectos genéticos en los híbridos

Uno de los principales retos a los que se enfrentan los mejoradores es obtener genotipos con rendimientos superiores, buena aptitud combinatoria, estabilidad a través de ambientes, resistencia a plagas y enfermedades, entre otros atributos; pero

con frecuencia el potencial de rendimiento es enmascarado por la interacción GxA. Márquez (1976) menciona que la interacción genotipo por ambiente es el comportamiento diferencial que exhiben los genotipos cuando se les cultiva bajo diferentes ambientes.

Sprague y Eberhart (1977) recomiendan aumentar el número de ambientes para los ensayos de rendimiento si la interacción GxA se debe a factores ambientales impredecibles.

Los efectos genéticos están relacionados con el tipo de componentes de la herencia que determinan el comportamiento de los individuos, para diversos caracteres. Los efectos aditivos se definen como los efectos que los genes *per sé* aportan a la expresión del carácter, tales efectos son acumulativos cuando se trata de herencia cuantitativa. Los efectos de dominancia son resultantes de la interacción dada por la combinación de alelos en el genotipo, tanto en estado homocigoto como en estado heterocigoto, mientras que los efectos epistáticos son resultado de la interacción dada por la presencia de genes en diferentes loci que determina a un carácter (Poehlman y Allen, 2003).

Entre los diversos diseños de apareamiento para valorar los efectos genético-estadísticos que determinan los componentes de la herencia, se encuentran los que permiten estimar la aptitud combinatoria general (ACG) determinada por efectos aditivos y la aptitud combinatoria específica (ACE) determinada por efectos de interacción (Sprague y Tatum, 1942). El calcular los componentes de varianza para ACG y ACE con algunos supuestos, permiten la estimación de efectos genéticos aditivos o de interacción (dominancia y epistasis) para el carácter en la población de referencia (Hallauer y Miranda, 1988).

Según Sprague y Tatum (1942), la ACG se define como el comportamiento promedio de una línea en sus combinaciones híbridas y está asociada con genes de efectos principalmente aditivos. La ACE se define como la diferencia del comportamiento de los cruzamientos con respecto al que se puede esperar sobre la base del comportamiento promedio de sus progenitores y está asociada con efectos de interacción, de dominancia y epistáticos.

Falconer (1990) indica que el efecto de ACG de una línea es el comportamiento promedio de todas las cruzas que tienen a dicha línea como progenitor común, expresándola como la desviación respecto de la media general de todas las cruzas en el esquema de apareamiento. Por su parte, la ACE es la desviación del valor observado real de la craza de dos líneas con respecto a su valor esperado. El valor esperado de una craza es la suma de las aptitudes combinatorias generales de sus dos líneas paternas más la media general de todas las cruzas.

El efecto de la selección incide directamente en las frecuencias génicas de la población, por lo que las varianzas genéticas sufren cambios que dependen del grado en que se pueden detectar mejores individuos por sus efectos aditivos. Las varianzas se aproximan a cero cuando las frecuencias de los genes favorables para la expresión de un carácter se aproximan a la unidad (Vargas *et al.*, 1982); en tal caso la respuesta a la selección se aproximaría también a cero.

Para que la selección sea efectiva en el manejo de poblaciones de maíz, se requiere que la variabilidad genética sea del tipo aditivo; de lo contrario, el método de mejoramiento adecuado es la hibridación (Sprague, 1966).

2.6 Heterosis

La heterosis o vigor híbrido es una de las bases del mejoramiento genético por hibridación. Este fenómeno fue observado por primera vez en 1871 por Darwin (Wallace y Brown, 1956) y se define como el exceso de vigor de la F1 de un híbrido en relación con el promedio de sus progenitores (Gowen, 1952). El término heterosis fue propuesto por George H. Shull para describir el vigor híbrido que se presenta en la progenie de un cruzamiento entre individuos genéticamente diferentes (Shull, 1909).

Moll *et al.* (1962) definieron a la 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 en vigor en general, y la magnitud de la heterosis está en función de la divergencia genética entre los progenitores. Shull (1948) menciona que si no hay superioridad de la F1 respecto al promedio de los

progenitores debe tratarse como otro fenómeno, pero no como heterosis; no hay heterosis negativa puesto que el vigor híbrido es consecuencia de la heterosis. La heterosis es la causa y el vigor híbrido su efecto.

Una estrategia de los mejoradores del maíz es el cruzamiento entre líneas de diferente origen ecológico, para aprovechar su divergencia en patrimonio genético y en frecuencias génicas para incrementar la expresión de la heterosis, la cual es una manifestación de los efectos genéticos del tipo no-aditivo (Moreno, 1988).

Según Moll *et al.* (1962) y Prasad y Singh (1986) la heterosis es mayor al aumentar la divergencia genética de los progenitores. Sin embargo, Moll *et al.* (1965) observaron que existe un grado óptimo de divergencia genética donde la heterosis puede ser máxima, puesto que cuando la divergencia genética es extremadamente grande la heterosis se reduce. La divergencia genética es una condición necesaria, pero no suficiente para asegurar la expresión de la heterosis. Casas y Wellhausen (1968) señalan que valores no significativos de heterosis no implica ausencia de divergencia genética.

En la actualidad aún se desconocen las causas precisas que dan lugar a la heterosis; existen varias hipótesis que tratan de explicarla pero no hay una que lo haga satisfactoriamente. La explicación genética de la heterosis se ha hecho sobre la base de tres hipótesis principales. 1) La hipótesis de dominancia, explica la heterosis debido al efecto acumulativo de alelos favorables con acción génica de dominancia parcial a completa a través de loci (Bruce, 1910; Jones, 1917; Collins, 1921). 2) La hipótesis de sobredominancia, plantea que la heterosis se debe a la superioridad de los genotipos heterocigóticos de los cruzamientos sobre el comportamiento de ambos progenitores, con genotipos homocigotos (East, 1936; Hull, 1945; Crow, 1948). 3) La hipótesis de epistasis, explica la heterosis sobre la base de las interacciones entre los genes en diferentes loci (Powers, 1944; Jinks y Jones, 1958; Williams, 1959).

Los resultados de gran número de investigaciones en el siglo XX apoyaron la hipótesis de que la heterosis es atribuible al efecto acumulativo de un gran número de genes dominantes favorables (Hallauer y Miranda, 1988). Gutiérrez *et al.* (2002) y De la Cruz *et al.* (2003) mencionan que en el mejoramiento genético de maíz, el criterio

para considerar deseable al aprovechamiento de la heterosis en una cruce debiera ser de cuando menos 20 %.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Material genético

Entre los años cuarenta y los noventa la utilización de las poblaciones Mex-39 y Mich-21 en los programas de mejoramiento genético de maíz de ciclo intermedio para el altiplano central de México fue consistente; Mich-21 x Mex-39 fue el patrón heterótico aprovechado en híbridos como el H-24 y H-28 (Gámez *et al.*, 1996); por un lado, se observa que la participación del germoplasma de Mex-39 se redujo en proporción en híbridos liberados posteriormente, y los híbridos liberados recientemente combinan germoplasma Mich-21 x Pob-85, ésta última población generada en el CIMMyT (Arellano *et al.* 2010; 2011; Velázquez *et al.* 2005). Esquivel *et al.* (2011) muestran, en cruzamientos poblacionales, que la heterosis puede ser mayor a la que presentan las combinaciones: Mich-21 x Mex-39 o la de Mich-21 x Pob-85, si se aprovecha la mayor divergencia entre las poblaciones progenitoras en combinaciones híbridas.

La elección del material genético para este estudio se planteó partiendo de líneas endogámicas derivadas de VS-22 (Mich-21), por ser el germoplasma de aprovechamiento más frecuente en los híbridos de maíz de ciclo intermedio liberados para el altiplano central de México, para ser cruzadas con poblaciones de origen geográfico divergente que pudieran presentar una mayor heterosis que la observada en cruces con Mex-39.

El material genético se integró por líneas derivadas de VS-22, con al menos cuatro generaciones de autofecundación, y cuatro poblaciones: Méx-39, como probador de referencia, una de Jalisco (Jal-328) y dos de Oaxaca (Oax-117 y Oax-AAJ), con la perspectiva de que el origen geográfico más lejano con respecto a la referencia de Méx-39, signifique mayor divergencia genética y con ello se manifieste mayor heterosis (Cuadro 1). La semilla de las poblaciones, así como la de las líneas derivadas de VS-22, corresponden a materiales del Programa de Mejoramiento Genético de Maíz del Colegio de Postgraduados en Montecillo, Edo. Méx.

3.2 Obtención de los mestizos

En el Colegio de Postgraduados campus Montecillo se eligieron 162 líneas de VS-22 (sintético generado con la recombinación de 16 líneas endogámicas derivadas de Mich-21; Gámez *et al.*, 1996), las cuales se sembraron para machos en cruza con las poblaciones Jal-328, Mex-39, Oax-117 y Oax-AAJ. Los cruzamientos entre los progenitores fueron realizados en el Campo Experimental de Iguala, Gro. del INIFAP en el ciclo agrícola 2014-2015 Otoño–Invierno. La siembra se realizó el 20 de diciembre del 2014. La parcela experimental para las líneas consistió en dos surcos de 5.0 m de largo y 0.8 m de ancho (± 40 plantas); mientras que las poblaciones se establecieron en 11 surcos de 30 m de largo y 0.8 m de ancho (± 1300 plantas). Al momento de la siembra se colocaron tres semillas cada 0.50 m, para finalmente aclarear a dos plantas, y con ello establecer una densidad de población de 50 mil plantas por hectárea. La polinización se realizó de forma controlada llevando polen de las líneas hacia jilotes de las poblaciones.

Cuadro 1. Formación de poblaciones probadoras y la fuente (Mich-21) de líneas endogámicas en el esquema de cruza de prueba para valorar heterosis con diferente grado de divergencia genética. Iguala, Gro. Otoño–Invierno 2014-2015.

Material Genético	Edo/País	Municipio	Localidad	Lat. N	Long. O	Alt.	Raza
Poblaciones ♀							
Jal-328	Jal.	Lagos de M.	R Verde Vista	21°22'	101°55'	1930	Celaya
Mex-39	E. Méx.	Huehuetoca	Huehuetoca	19°50'	99°12'	2258	Chalq - Cónico
Oax-117	Oax.	San Fran Teli	Boca de León	17°25'	96°56'	2100	Elot. Con. - Bolota
Oax-AAJ	Oax.						Bolita
Líneas ♂							
VS-22 (Mich-21)	Mich.	Zacapu	Zacapu	19°31'	98°53'	2353	Chalq-Cónico

Alt = Altitud (msnm), Lat = Latitud, Long = Longitud.

3.3 Siembra y evaluación de los mestizos

La evaluación se realizó en dos localidades: Montecillo, Texcoco, y Tecámac, Edo. de México, durante el ciclo agrícola 2015 Primavera-Verano (Cuadro 3). De las

648 cruzas posibles se obtuvieron 78 cruzas con semilla suficiente para su evaluación en campo en dos localidades y sus repeticiones; hubo limitaciones en la semilla obtenida, debido a que las líneas de germoplasma del altiplano presentan problemas de adaptación y poca sincronía masculina-femenina en la floración en el clima cálido de Iguala, aun en invierno. Para el establecimiento del experimento de evaluación a las 78 cruzas de prueba (mestizos) se agregaron cuatro híbridos comerciales como testigos (Cuadro 2): 82 tratamientos. En las dos localidades se utilizó un diseño experimental de bloques completos al azar con tres repeticiones. Las fechas de siembra fueron el 19 y 25 de mayo del 2015 en Montecillo y Tecámac, respectivamente; siembra en seco y aplicación de riego de manera inmediata. La parcela experimental consistió en dos surcos de 5.5 m de largo y 0.8 m de ancho. Al momento de la siembra se colocaron tres semillas cada 0.50 m, para finalmente aclarear a dos plantas, y con ello establecer una densidad de población de 50 mil plantas por hectárea.

Cuadro 2. Híbridos comerciales utilizados como testigos en la evaluación de heterosis en los mestizos generados con poblaciones de origen geográfico divergente. Primavera-Verano, 2015.

Testigos	
Híbrido	Origen
Promesa	CP
H-40	INIFAP
HE-161	INIFAP
Precoz2	INIFAP

Cuadro 3. Ubicación geográfica y características climatológicas de las localidades donde se realizó la evaluación agronómica.

Localidad	Ubicación		Altitud (msnm)	Temp. Prom. (°C)	Precip. (mm)	Clima
	Lat. N	Long. O				
Montecillo	19°28'	98°54'	2244	16.4	618.5	Templado semiseco
Tecámac	19°42'	98°57'	2265	16.4	581.0	Semiseco

Fuente: SMN 2017.

3.4 Variables registradas

Se estimó el vigor de emergencia (VE) y se cuantificaron los días desde la siembra a la floración masculina (DFM), altura de planta (AP) y de mazorca (AM), número de hojas debajo y arriba de la mazorca (NHDM) (NHAM), número total de plantas por parcela (NTP), número total de mazorcas (NTM), porcentaje de plantas cuateras (PPC), número de mazorcas por planta (NMP), porcentaje de acame de raíz (PAR) y de tallo (PAT), porcentaje de tallos podridos (PTP), porcentaje de mazorcas podridas (PMP), porcentaje de humedad en la mazorca (PHM), longitud y diámetro de mazorca (LM) (DM), número de hileras por mazorca (NHM), número de granos por hilera (NGH), longitud, ancho y espesor de grano (LGr) (AGr) (EGr), diámetro de olote (DO), índice de grano como la proporción de grano en la mazorca (IG) y rendimiento de grano (RG).

3.5 Análisis estadísticos

Se obtuvo el análisis de varianza para cada una de las 25 variables, utilizando el paquete de computo SAS 9.4 (Statistical Analysis System) (SAS Institute Inc., 2012); se hicieron también comparaciones de medias con el método de Tukey con una probabilidad de error $p \leq 0.05$.

Con el fin de tener mayor homogeneidad en la interpretación, para el análisis de varianza se consideró solo la información de las 12 líneas que tuvieron el mayor número de cruzamientos con las cuatro poblaciones, obteniendo 40 mestizos más los cuatro testigos.

Se compararon las medias de los cruzamientos agrupados por cada uno de las poblaciones-probadores, considerando que el mayor promedio estaría asociado a mayor heterosis.

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Análisis global

En el Cuadro 4, se muestran los cuadrados medios de cada análisis de varianza combinado sobre localidades en las variables DFM, AP, PPC, PMP, IG, PHM, NMP, NH, NGH, LM, DM, AGr, LGr, DO y RG, que fueron las variables para las que hubo significancia estadística.

Se aprecian diferencias altamente significativas ($p \leq 0.01$) entre poblaciones-probadores y entre líneas dentro de probadores para las variables DFM, PPC, IG, PHM, NH, NGH, LM, DM, AGr, LGr, DO y RG; adicionalmente, hubo diferencias significativas ($p \leq 0.05$) para AP en ambas fuentes de variación; para NMP hubo diferencias altamente significativas entre probadores y significativas entre líneas dentro de probadores; mientras que para PMP hubo diferencias entre probadores altamente significativas y no hubo significancia entre líneas dentro de probadores.

Entre localidades se registraron diferencias altamente significativas para las variables DFM, AP y PHM y significativa para NMP y NGH; mientras que para la interacción localidad por probador (Loc x Probr) se observaron diferencias altamente significativas para NMP, LGr y RG, y significativas para PMP y LM. La interacción localidad por línea dentro de probador (Loc x Línea (Probr)), solo resultó altamente significativa para RG y significativa para AP, PPC, NMP y LM.

Se puede observar que las diferencias más relevantes se dieron entre probadores: 14 variables con $p \leq 0.01$ y una con $p \leq 0.05$; atribuible a la respuesta heterótica diferencial por la participación de las cuatro poblaciones probadoras de origen geográfico divergente en las cruzas con el mismo grupo de líneas.

Cuadro 4. Cuadrados medios de los análisis de varianza combinados a través de localidades, de la evaluación de cruzas de prueba (mestizos) entre líneas endogámicas derivadas de VS-22 y poblaciones del altiplano mexicano, para quince variables. Montecillo y Tecámac, Edo. Méx. 2015-PV.

Fuentes de Variación	GL	DFM (días)	AP (cm)	PPC (%)	PMP (%)	IG (%)	PHM (%)	NMP (No)	NH (No)	NGH (No)	LM (cm)	DM (cm)	AGr (mm)	LGr (mm)	DO (mm)	RG (t·ha ⁻¹)
Loc	1	659.27**	18786.39**	68.97 ^{ns}	13.01 ^{ns}	9.36 ^{ns}	2168.33**	2.09*	0.62 ^{ns}	38.61*	2.24 ^{ns}	0.17 ^{ns}	0.45 ^{ns}	3.60 ^{ns}	7.89 ^{ns}	13.96 ^{ns}
Rep(Loc)	4	24.74	132.31	47.02	94.39	5.70	54.78	0.10	0.97	2.86	0.80	0.13	0.21	1.85	2.42	2.98
Probr	4	458.45**	674.67*	201.43**	107.32**	50.80**	355.20**	0.71**	103.40**	48.67**	7.62**	0.69**	34.05**	1.48**	94.78**	7.33**
Línea(Probr)	39	15.66**	371.44*	44.61**	19.62 ^{ns}	8.64**	22.47**	0.08*	5.58**	11.45**	3.04**	0.14**	0.90**	1.60**	10.24**	2.37**
Loc*Probr	4	8.01 ^{ns}	490.34 ^{ns}	32.24 ^{ns}	48.73*	2.47 ^{ns}	12.05 ^{ns}	0.49**	1.38 ^{ns}	5.61 ^{ns}	1.48*	0.05 ^{ns}	0.30 ^{ns}	1.28**	1.34 ^{ns}	3.32**
Loc*Línea(Probr)	39	4.87 ^{ns}	353.57*	33.28*	23.54 ^{ns}	4.16 ^{ns}	9.10 ^{ns}	0.07*	0.80 ^{ns}	5.11 ^{ns}	0.86*	0.03 ^{ns}	0.21 ^{ns}	0.32 ^{ns}	1.92 ^{ns}	0.88**
Error	161	4.03	231.71	20.58	17.93	3.20	6.84	0.04	1.00	3.53	0.57	0.02	0.17	0.35	1.63	0.47
Total C	252															
CV		2.62	7.31	124.17	58.15	2.07	20.51	18.30	7.14	6.28	4.94	3.53	4.67	4.42	4.82	15.14

*, ** y ^{ns}= Significativo (p≤0.05), altamente significativo (p≤0.01) y no significativo, respectivamente; GL= Grados de libertad; DFM = Días a floración masculina; AP=Altura de planta; PPC = Porcentaje de plantas cuateras; PMP = Porcentaje de mazorcas podridas; IG = Índice de grano; PHM = Porcentaje de humedad en la mazorca; NMP = Número de mazorcas por planta; NH = Número de hileras; NGH = Número de granos por hilera; LM = Longitud de mazorca; DM = Diámetro de la mazorca; AGr = Ancho de grano; LGr = Longitud de grano; DO = Diámetro de olote; RG = Rendimiento de grano; CV = Coeficiente de variación.

4.2 Heterosis y análisis de probadores

En el Cuadro 5 se presentan las medias de los mestizos agrupados por cada población-probadora a través de los dos ambientes de evaluación. El grupo de mestizos con el probador Oax-AAJ fue superior para siete de las 15 características. El rendimiento promedio (RG) más alto se obtuvo con la población-probadora Oax-AAJ ($5.17 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$) seguido de los testigos ($4.94 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$), en el mismo grupo de significancia. El promedio de los mestizos con el probador Oax-AAJ fue superior al de los mestizos con el probador Méx-39 por $0.9 \text{ ton}\cdot\text{ha}^{-1}$, lo que representa más del 20 %; esa comparación con Oax-117 como probador arroja una superioridad sobre los mestizos con Méx-39 de $0.20 \text{ ton}\cdot\text{ha}^{-1}$ (6 %). Se observa que los componentes del rendimiento NMP, LM, DM y AGr en los mestizos con la población Oax-AAJ presentaron valores superiores.

Entre los componentes del rendimiento se consideró relevante la mayor expresión del número de mazorcas por planta (NMP), que fue superior ($p \leq 0.05$) en el promedio de mestizos de Oax-AAJ, Oax-117 y en los testigos, por su relación directa con el rendimiento de grano; los mestizos con Oax-AAJ y con Oax-117 superaron por más del 20 % al NMP de los mestizos de Méx-39.

También se apreció una relación importante entre NMP y PPC; pues al haber mayor número de plantas con más de una mazorca (PPC) se reflejó en mayor número de mazorca por planta (NMP).

Las cruza más precoces fueron las del probador Jal-328 con un promedio de 73 días a la floración (DFM), siendo los testigos y los mestizos de Oax-AAJ los más tardíos con 81 y 80 días, respectivamente. Los materiales al ser más tardíos tienden a presentar mayor porcentaje de humedad en la mazorca (PHM) a la cosecha; el menor PHM lo presentaron los mestizos con los probadores Oax-117 (10.5 %) y Jal-328 (11.4 %) ($p \leq 0.05$) y el extremo superior se presentó con los de Oax-AAJ (17.2 %) y los testigos (15.7 %).

Los mestizos agrupados por probador presentaron rendimiento que se correlaciona con el número de días a floración, lo cual concuerda con Dijak *et al* (1999),

quien menciona que, en principio, los maíces de ciclo corto tienen menor rendimiento que los de ciclo largo; este hecho ha sido atribuido a una menor área foliar, una menor altura de planta y un menor número y tamaño de las hojas. No obstante, si se genera una relación de rendimiento de grano por día del periodo siembra-floración, los mestizos de las poblaciones de Oaxaca serían más eficientes: 0.062 contra 0.055 ton·ha⁻¹·día⁻¹ de los mestizos con Méx-39.

El DO estuvo relacionado inversamente con el IG, puesto que a mayor DO menor fue el IG para los probadores Oax-AAJ y los testigos. Los mestizos con Oax-AAJ presentaron el menor NH (11.87) pero se compensó con el valor más alto para AGr (10.38 mm). El grupo de los testigos registró el valor más alto para NGH (32.39), habiendo una asociación importante entre NH, NGH y LM.

En cuestión de sanidad en la mazorca las cruzas con el probador Mex-39 presentaron la mayor frecuencia de mazorcas con pudrición (PMP) (9.3 %), seguida por los testigos (7.4 %), mientras que las cruzas con Oax-117 (5.9%) y Oax-AAJ (6.9 %) presentaron menor frecuencia de mazorcas con pudrición ($p \leq 0.05$).

Cuadro 5. Valores promedio para quince variables de los mestizos (cruzas de prueba) agrupados por población-probadora. Mestizos de líneas derivadas de VS-22 (Mich-21) en cruza con poblaciones divergentes del altiplano mexicano. Montecillo y Tecámac, Edo. Méx. 2015-PV.

Probador	DFM (días)	AP (cm)	PPC (%)	PMP (%)	IG (%)	PHM (%)	NMP (No)	NH (No)	NGH (No)	LM (cm)	DM (cm)	AGr (mm)	LGr (mm)	DO (mm)	RG (t.ha ⁻¹)
Jal-328	73.56	211.15a	3.28	6.47	86.93a	11.35	1.02	13.62	29.63	15.57a	4.32	8.85	13.50	25.45	4.29
Mex-39	77.04	207.19a	1.34	9.32a	86.56a	12.22	0.99	15.53a	29.73	15.06	4.53a	8.12	13.68a	26.49	4.26
Oax-117	75.00	203.17a	5.64	5.93	86.86a	10.46	1.21a	13.43	29.39	14.76	4.36	8.90	13.34	25.46	4.51
Oax-AAJ	80.10	212.07a	5.96a	6.87	84.47	17.15a	1.25a	11.87	29.82	15.56a	4.57a	10.38a	13.40	28.82a	5.17a
Testigo	81.42a	206.04a	3.05	7.44	85.43	15.66a	1.15a	15.31a	32.59a	15.71a	4.53a	8.43	13.19	27.57	4.94a
DSH _(0.05)	1.19	9.00	2.68	2.50	1.06	1.55	0.12	0.59	1.11	0.45	0.09	0.24	0.35	0.75	0.41
F _(0.05)	**	*	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**

* y ** = Significativo ($p \leq 0.05$) y altamente significativo ($p \leq 0.01$), respectivamente para la fuente de variación correspondiente en el análisis de varianza; DFM = Días a floración masculina; AP = Altura de planta; PPC = Porcentaje de plantas cuateras; PMP = Porcentaje de mazorcas podridas; IG = Índice de grano; PHM = Porcentaje de humedad en la mazorca; NMP = Número de mazorcas por planta; NH = Número de hileras; NGH = Número de granos por hilera; LM = Longitud de mazorca; DM = Diámetro de la mazorca; AGr = Ancho de grano; LGr = Longitud de grano; DO = Diámetro de olote; RG = Rendimiento de grano; DSH= Diferencia significativa honesta.

Se observó que los mayores rendimientos se obtuvieron en las cruzas de líneas derivadas de VS-22 (Mich-21) por las poblaciones Oax-AAJ, en comparación con aquellas cruzas con Oax-117 y con Jal-328, cuyo origen geográfico se ubicada en los extremos del altiplano mexicano; mientras que el rendimiento más bajo lo mostraron las cruzas de líneas derivadas de VS-22 por la población Mex-39, la cual fue la combinación de germoplasma de referencia (Gómez *et al.*, 1996), y de origen geográfico en el centro del altiplano mexicano (Figuras 1 y 2).

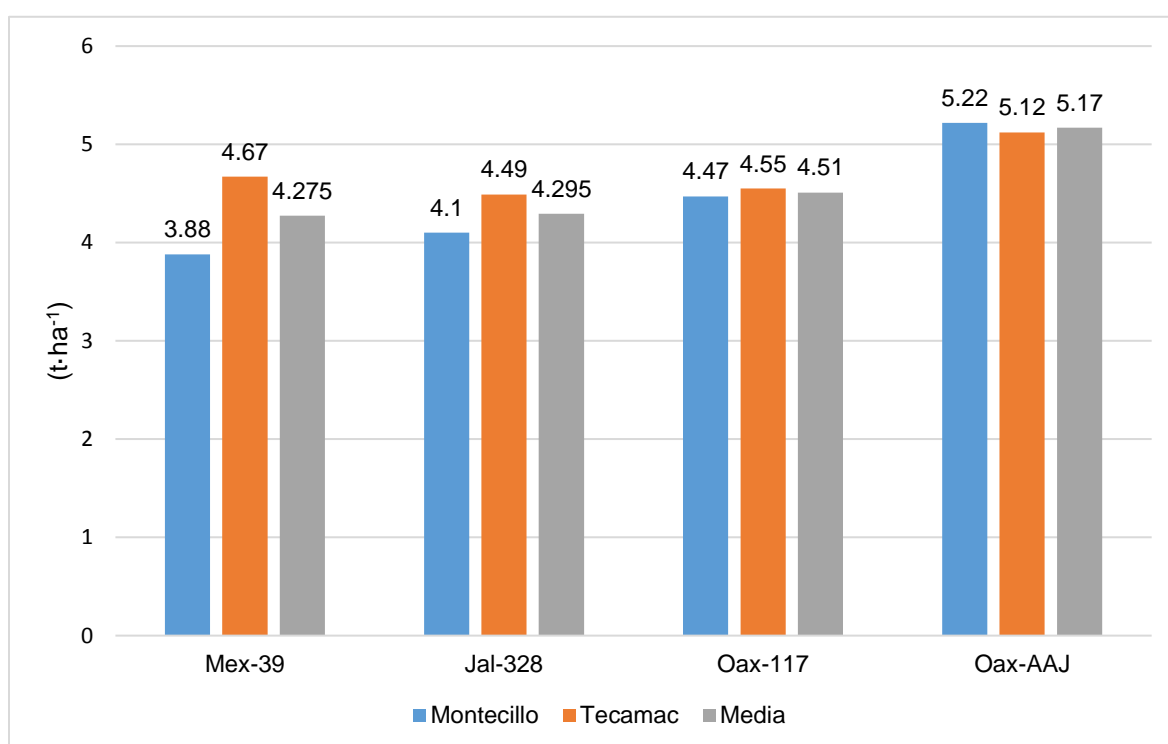


Figura 1. Rendimiento de grano en promedio por población-probador de mestizos de líneas derivadas de VS-22 (Mich-21) con probadores de divergencia variable. Montecillo y Tecámac, Edo. Méx. 2015-PV.

El potencial de rendimiento en cruzamientos se ha asociado a la divergencia genética entre los progenitores (Moll *et al.*, 1965), fenómeno coligado a la heterosis. En el caso de los híbridos de maíz de ciclo intermedio para los valles altos, se documenta la combinación de líneas derivadas de Mich-21 por líneas de Mex-39 (Gómez *et al.*, 1996). Esquivel *et al.* (2011) observaron que poblaciones del altiplano central de México presentaron heterosis más importante cuando se cruzaron con

poblaciones de origen geográfico extremo al norte o al sur, superiores tanto a la combinación poblacional Mich-21 x Mex-39 como a la Mich-21 x Pob85, que corresponde al patrón heterótico en los híbridos de maíz para el altiplano liberados recientemente (Arellano *et al.*, 2010; 2011; Velázquez *et al.*, 2005).

La hipótesis a valorar fue entonces evaluar si líneas derivadas de VS-22 (Mich-21) podrían presentar mayor heterosis que la observada en cruzas con Mex-39. La divergencia genética que pudiera presentarse entre las poblaciones de acuerdo con su origen geográfico se presenta en la Figura 2. Se observa que las poblaciones de Oax-AAJ, Oax-117 y Jal-328 se ubican en los extremos del altiplano y la Mex-39 en el centro. El origen de las poblaciones de Oaxaca se encuentra más alejado del de Mich-21 (VS-22). Si bien el sintético VS-22 se integró por líneas derivadas de Mich-21, su traslado, adaptación y avance de línea se realizó en Texcoco, área ecológica semejante a la de la población Mex-39, lo cual podría expresar su poca respuesta a la hibridación por compartir condiciones similares de manejo y de clima.

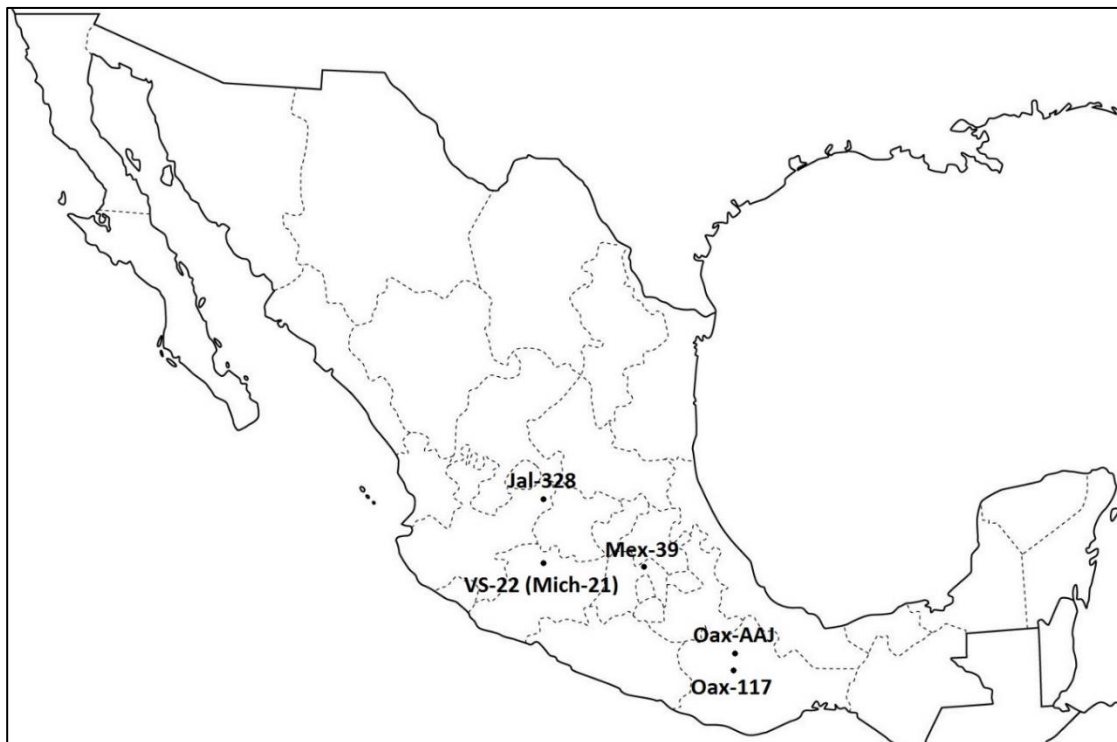


Figura 2. Origen geográfico de las poblaciones Jal-328, Mex-39, Oax-117, Oax-AAJ y Mich-21 (base del sintético VS-22).

4.3 Análisis por localidad y probador

Las variables DFM y NGH mostraron mayor expresión ($p \leq 0.05$) en Tecámac en promedio de los 44 genotipos: los cinco grupos de mestizos más testigos, mientras que en Montecillo lo fueron AP, PHM y NMP. En la interacción Loc x Probr, las variables PMP, NMP, LM, LGr y RG resultaron significativas ($p \leq 0.05$), por lo que al analizar las medias de cruzas agrupadas por probador, se observó que la pudrición de mazorca fue mayor en las cruzas con Mex-39 y los testigos en Montecillo, mientras que en Tecámac se incrementó el daño en las cruzas con Oax-AAJ al nivel de los de Méx-39. Los grupos de cruzas de Oax-AAJ, Oax-117 y los testigos mostraron el mayor NMP (1.45, 1.39 y 1.32 respectivamente) en Montecillo pero en Tecámac todos mostraron alrededor de una mazorca por planta.

La LM se redujo en los cruzamientos de Oax-AAJ en Tecámac más que el resto y para LGr las cruzas con los probadores Oax-117 y Oax-AAJ se redujo más de lo esperado. De manera integral, los testigos respondieron mejor en Tecámac, pero las cruzas con las poblaciones de Oaxaca presentaron rendimientos semejantes en ambas localidades (Cuadro 6).

Las localidades de evaluación presentaron ligeras diferencias ecológicas: 21 m en altitud y 37.5 mm de precipitación anual. Durante el desarrollo de los experimentos se presentaron factores bióticos y abióticos que pudieron haber afectado, en grado diferencial, la expresión potencial de los mestizos para las variables evaluadas; uno de los factores más notorios fue la granizada ocurrida el 22 de julio en Montecillo, que pudo haber ocasionado mayor daño a los materiales más precoces, y haber afectado el desarrollo de su área foliar; por el contrario, los materiales más tardíos contaron con mayor tiempo para seguir desarrollando su área foliar posterior a la ocurrencia del fenómeno meteorológico.

Cuadro 6. Promedios para quince variables por localidad de mestizos agrupados por probador; mestizos de líneas de VS-22 (Mich-21) con poblaciones de origen divergente. Montecillo y Tecámac, Edo. Méx. 2015-PV.

Probador	DFM (días)	AP (cm)	PPC (%)	PMP (%)	IG (%)	PHM (%)	NMP (No)	NH (No)	NGH (No)	LM (cm)	DM (cm)	AGr (mm)	LGr (mm)	DO (mm)	RG (t.ha ⁻¹)
Montecillo, Texcoco, Edo. Méx.															
Jal-328	71.76	221.12	4.57	5.97	86.88	14.23	1.06	13.63	29.17	15.54	4.34	8.70	13.32	25.39	4.10
Mex-39	75.51	213.83	0.96	9.63	86.70	15.06	0.98	15.44	29.04	15.10	4.55	8.13	13.48	26.37	3.88
Oax-117	72.92	216.60	6.38	6.08	87.03	13.64	1.39	13.40	29.12	15.01	4.39	8.92	13.38	25.35	4.47
Oax-AAJ	78.65	216.75	7.06	4.83	84.97	20.73	1.45	11.85	30.00	15.90	4.65	10.43	13.45	28.49	5.22
Testigo	80.67	213.33	3.04	8.36	85.96	17.52	1.32	14.83	32.02	15.56	4.49	8.37	12.79	27.03	4.17
Promedio	75.90	216.33a	4.40a	6.97a	86.31a	16.24a	1.24a	13.83a	29.87	15.42a	4.48a	8.91a	13.28a	26.53a	4.37a
Tecámac, Edo. Méx.															
Jal-328	75.35	201.18	1.98	6.98	86.97	8.47	0.98	13.60	30.08	15.60	4.29	8.99	13.67	25.51	4.49
Mex-39	78.67	200.15	1.73	8.99	86.42	9.21	0.99	15.62	30.46	15.01	4.51	8.10	13.88	26.63	4.67
Oax-117	76.93	190.74	4.95	5.79	86.71	7.52	1.04	13.46	29.65	14.53	4.34	8.89	13.31	25.57	4.55
Oax-AAJ	81.48	207.62	4.91	8.81	83.99	13.74	1.05	11.88	29.65	15.24	4.50	10.33	13.34	29.13	5.12
Testigo	82.17	198.75	3.06	6.52	84.90	13.80	0.97	15.79	33.17	15.86	4.58	8.49	13.59	28.11	5.70
Promedio	78.92a	199.69	3.33a	7.42a	85.80a	10.55	1.01	14.07a	30.60a	15.25a	4.45a	8.96a	13.56a	26.99a	4.90a
DSH _(0.05) Loc	1.74	4.02	2.39	3.39	0.83	2.58	0.11	0.34	0.59	0.31	0.13	0.16	0.47	0.54	0.60

DFM = Días a floración masculina; AP = Altura de planta; PPC = Porcentaje de plantas cuateras; PMP = Porcentaje de mazorcas podridas; IG = Índice de grano; PHM = Porcentaje de humedad en la mazorca; NMP = Número de mazorcas por planta; NH = Número de hileras; NGH = Número de granos por hilera; LM = Longitud de mazorca; DM = Diámetro de la mazorca; AGr = Ancho de grano; LGr = Longitud de grano; DO = Diámetro de olote; RG = Rendimiento de grano; DSH = Diferencia significativa honesta.

4.4. Análisis por línea

En el Cuadro 7 se muestran los valores promedio de mestizos por cada línea en cruzamientos con las poblaciones Jal-328, Mex-39, Oax-117 y Oax-AAJ; se observa que los mestizos de las líneas L-529, L-224 y L-305 fueron superiores en rendimiento de grano respecto a las demás líneas y a dos de los testigos (Precoz2 y HE-161). Dichas cruzas presentaron también mayor expresión en los componentes del rendimiento: NMP, IG, NGH, DM y LGr. Los mestizos de las otras líneas presentaron valores comparables a los de las tres mejores líneas antes descritas, pero no se vio reflejado en el RG; dicho comportamiento se podría explicar por el hecho de que en cada uno de los promedios por cada línea, participan por lo menos tres de las cuatro poblaciones probadoras.

Aunque el número de líneas endogámicas derivadas de VS-22 en este estudio es pequeño (12), se observa que hay variación para el potencial de rendimiento, ya que, en forma de mestizos, varias presentaron promedio estadísticamente competitivo con los mejores híbridos comerciales; también, presentan variación y ventajas, aunque ligeras, en precocidad, proporción de grano y sanidad en la mazorca, principalmente.

Los valores promedio del cruzamiento de las líneas con cada una de las poblaciones se presentan en el Cuadro 8, en donde se puede observar que las líneas en cruza con la población Oax-AAJ presentan un mayor rendimiento de grano, seguidas de las líneas en cruza con la población Oax-117. La divergencia genética parece ser un factor importante para dicha expresión, puesto que de las cuatro poblaciones, son las cruzas con las poblaciones de Oaxaca las que se encuentran más alejadas del origen geográfico de la población Mich-21, base del VS-22.

Los mayores rendimientos promedio por línea en cruzamiento con cada una de las poblaciones fueron para la línea L-282 x Oax-AAJ, el híbrido comercial H-40, la línea L-529 x Jal-328, L-224 x Oax-AAJ y L-235 x Oax-AAJ con 5.84, 5.66, 5.65, 5.56 y 5.50 t·ha⁻¹, respectivamente. Las variables NMP, NGH, DM, y LGr tuvieron una contribución importante para la determinación del rendimiento. Cabe destacar que DFM, PHM, AGr, y DO mostraron valores superiores en las cruzas de las líneas que cruzaron con la población Oax-AAJ.

En general el promedio de rendimiento de las cruzas de la línea L-529 fue el más alto entre las 12 líneas evaluadas, con contribución relevante en ese promedio la cruce con la población Oax-AAJ; a pesar de que las líneas cruzadas por la población Oax-117 no destacaron dentro de las más productivas, su rendimiento promedio de grano como probador se encuentra en segundo lugar.

Los resultados para rendimiento de grano más bajos se presentaron con las líneas L-235 y L-282, ambas en cruce por la población Jal-328 (2.98 y 2.67 t·ha⁻¹, respectivamente). Las líneas en cruce con la población Mex-39 presentaron en su mayoría los rendimientos más modestos; dicho efecto se le atribuye a que comparte condiciones similares de manejo y clima con la línea VS-22, con posible divergencia genética menor en comparación con las otras poblaciones probadoras.

Cuadro 7. Valores promedio para quince variables por línea derivada de VS-22 (Mich-21) en sus cruzamientos con poblaciones de origen geográfico diverso en el altiplano mexicano. Montecillo y Tecámac, Edo. Méx. 2015-PV.

Línea	DFM (días)	AP (cm)	PPC (%)	PMP (%)	IG (%)	PHM (%)	NMP (No)	NH (No)	NGH (No)	LM (cm)	DM (cm)	Agr (mm)	LGr (mm)	DO (mm)	RG (t·ha ⁻¹)
L-529	76.39	215.50a	3.40a	6.62a	87.68a	12.78	1.05a	14.83	31.10	16.06	4.56a	8.55	13.95a	26.56	4.99a
L-224	75.29	200.63a	4.50a	6.70a	86.89a	10.58	1.12a	13.46	29.69	14.99	4.44	9.06	13.51a	25.86	4.93a
L-305	75.72	220.28a	2.76a	9.46a	87.92a	12.73	1.15a	13.19	29.69	14.61	4.26	8.68	13.74a	23.58	4.85a
L-282	76.56	209.44a	2.73a	7.43a	85.96a	12.58	1.11a	14.11	29.68	14.86	4.50	8.99	13.18	27.35	4.59
L-351	74.65	208.41a	2.21a	5.85a	86.83a	12.00	1.15a	13.82	30.53	15.42	4.35	8.73	13.12	25.81	4.55
L-206	76.86	203.57a	4.16a	6.79a	85.85a	14.25a	1.16a	12.21	28.81	15.67	4.49	10.02a	13.37a	27.67a	4.45
L-255PL	78.56	208.06a	4.01a	7.45a	85.78a	13.76	1.04a	14.08	29.49	15.11	4.45	8.87	13.36a	26.59	4.44
L-254	75.56	210.83a	5.88a	6.22a	85.98a	9.55	1.08a	14.39	28.88	15.33	4.45	8.70	13.43a	26.43	4.42
L-347	77.00	210.68a	3.69a	7.52a	85.32	12.28	1.12a	15.14	29.76	15.07	4.74a	8.77	14.15a	28.42a	4.40
L-235	76.50	204.55a	3.48a	7.86a	86.44a	13.52	1.10a	13.95	28.89	15.11	4.35	8.77	13.47a	26.31	4.21
L-247	75.56	209.38a	2.38a	9.13a	85.14a	13.90	0.99a	13.22	28.73	14.82	4.37	8.98	13.17	26.81	4.18
L-200	74.06	202.06a	4.96a	6.31a	86.60a	11.61	1.00a	13.53	30.71	15.80	4.23	8.71	13.31	24.43	3.75
CP_Pro	77.83	203.33a	5.36a	9.16a	86.10a	13.44	1.09a	16.67a	31.42	14.79	4.72a	8.21	13.45a	27.68a	5.28a
HE-161	86.00a	202.50a	0.38a	5.80a	82.56	15.12	0.99	14.08	37.00a	17.69a	4.38	8.97	12.02	29.25a	4.05
H-40	82.67	210.00a	2.32a	6.66a	86.23a	16.36a	1.24a	15.67a	31.38	15.46	4.65a	8.28	13.95a	27.18	5.66a
Precoz2	79.17	208.33a	4.14a	8.14a	86.83a	17.70a	1.27a	14.83	30.58	14.89	4.39	8.27	13.33a	26.17	4.76a
DSH _(0.05)	2.82	21.40	6.38	5.95	2.52	3.68	0.28	1.40	2.64	1.06	0.22	0.58	0.84	1.79	0.96

DFM = Días a floración masculina; AP = Altura de planta; PPC = Porcentaje de plantas cuateras; PMP = Porcentaje de mazorcas podridas; IG = Índice de grano; PHM = Porcentaje de humedad en la mazorca; NMP = Número de mazorcas por planta; NH = Número de hileras; NGH = Número de granos por hilera; LM = Longitud de mazorca; DM = Diámetro de la mazorca; Agr = Ancho de grano; LGr = Longitud de grano; DO = Diámetro de olote; RG = Rendimiento de grano; CP_Pro = Promesa; DSH= Diferencia significativa honesta.

Cuadro 8. Promedio para quince variables por mestizo de cada línea endogámica derivada de VS-22 en cruza con cada una de las poblaciones probadoras de origen geográfico diverso. Montecillo y Tecámac, Edo. Méx. 2015-PV.

Línea	Probr	DFM (días)	AP (cm)	PPC (%)	PMP (%)	IG (%)	PHM (%)	NMP (No)	NH (No)	NGH (No)	LM (cm)	DM (cm)	AGr (mm)	LGr (mm)	DO (mm)	RG (t.ha ⁻¹)
L-200	Mex-39	77.80	203.00a	5.07	7.43	84.21	13.51	0.92	15.50	32.80	16.98	4.34	8.08	13.27	26.46	3.27
L-200	Jal-328	72.50	206.67a	0.00	5.99	86.87	11.08	1.01	13.08	31.75	16.18	4.19	8.89	13.01	24.53	4.34
L-200	Oax-117	72.50	196.67a	9.84	5.70	88.32	10.55	1.05	12.33	27.92	14.45	4.17	9.04	13.65	22.64	3.56
L-206	Mex-39	78.00	198.33a	2.40	10.51	86.30	13.55	0.99	13.75	28.79	15.60	4.50	9.11	13.74	27.64	3.89
L-206	Jal-328	75.25	211.25a	1.38	5.79	87.35	7.15	0.91	12.00	29.44	15.36	4.33	9.56	13.48	25.13	4.76
L-206	Oax-117	74.40	202.00a	0.71	3.55	87.04	11.94	1.16	12.80	28.20	14.60	4.45	9.60	13.44	26.03	4.20
L-206	Oax-AAJ	78.83	205.00a	10.66	6.44	83.42	21.59a	1.48a	10.33	28.92	16.83	4.63	11.59a	12.87	30.75a	5.03
L-224	Mex-39	75.50	203.33a	0.81	8.11	87.07	11.69	0.95	14.50	29.88	14.57	4.55	8.54	14.04	26.16	4.58
L-224	Jal-328	73.67	207.50a	1.14	5.90	87.46	8.01	0.96	13.50	29.67	15.54	4.27	8.69	13.44	24.68	4.55
L-224	Oax-117	73.17	196.67a	10.30	5.18	87.73	8.00	1.35	13.50	28.83	14.54	4.29	8.81	13.10	24.27	5.03
L-224	Oax-AAJ	78.83	195.00a	5.74	7.62	85.29	14.62	1.24	12.33	30.38	15.30	4.63	10.18	13.45	28.32	5.56
L-235	Mex-39	75.67	196.67a	1.20	10.44	86.68	10.30	0.94	16.00	28.75	15.11	4.35	7.97	13.29	26.22	4.10
L-235	Jal-328	73.00	212.50a	7.93	5.97	87.94	14.56	0.97	14.13	27.63	15.47	4.19	8.64	13.29	25.25	2.98
L-235	Oax-117	74.83	196.67a	2.34	5.38	84.85	10.04	1.15	13.67	28.50	14.54	4.36	8.72	12.98	26.50	3.83
L-235	Oax-AAJ	81.33	215.00a	3.92	9.02	86.79	19.53	1.30	12.08	30.25	15.44	4.45	9.70	14.26	26.93	5.50
L-247	Mex-39	75.20	202.00a	0.00	13.55a	86.52	12.46	1.01	14.20	28.70	14.70	4.44	8.08	13.16	25.38	3.75
L-247	Jal-328	71.83	210.83a	5.44	5.60	85.25	14.03	0.94	14.08	28.08	14.77	4.35	8.68	13.58	26.62	4.32
L-247	Oax-AAJ	80.40	215.00a	1.09	8.93	83.63	15.19	1.03	11.20	29.55	15.02	4.33	10.26	12.69	28.45	4.47
L-254	Mex-39	78.17	212.50a	0.83	7.15	84.61	9.78	0.96	15.75	29.46	15.37	4.59	8.15	13.56	27.13	4.43
L-254	Jal-328	74.17	215.00a	5.60	4.92	86.75	10.71	1.08	13.25	28.25	15.58	4.34	9.24	13.73	25.73	4.28
L-254	Oax-117	74.33	205.00a	11.22a	6.61	86.58	8.17	1.19	14.17	28.92	15.04	4.41	8.70	13.00	26.43	4.54
L-282	Mex-39	78.00	201.67a	2.27	8.00	87.66	11.25	1.24	17.33a	30.75	14.67	4.69	7.70	14.06	26.89	5.26
L-282	Jal-328	71.83	214.17a	2.10	10.84	85.74	10.20	0.85	13.67	28.88	14.75	4.27	8.60	12.57	26.10	2.67
L-282	Oax-AAJ	79.83	212.50a	3.81	3.44	84.48	16.29	1.24	11.33	29.42	15.15	4.54	10.67	12.93	29.07	5.84a

Cuadro 8. Continuación.

Línea	Probr	DFM (días)	AP (cm)	PPC (%)	PMP (%)	IG (%)	PHM (%)	NMP (No)	NH (No)	NGH (No)	LM (cm)	DM (cm)	AGr (mm)	LGr (mm)	DO (mm)	RG (t.ha ⁻¹)
L-305	Mex-39	77.17	222.50a	1.14	13.48	88.25	14.90	1.03	14.58	27.83	13.72	4.48	8.14	14.14	25.15	4.63
L-305	Jal-328	73.17	217.50a	4.62	7.55	88.55a	11.09	1.02	12.50	30.50	15.49	4.18	8.97	13.74	22.47	4.81
L-305	Oax-117	76.83	220.83a	2.53	7.35	86.96	12.20	1.39	12.50	30.75	14.63	4.11	8.93	13.33	23.12	5.11
L-347	Mex-39	76.80	199.00a	0.00	9.58	85.43	9.29	0.91	17.60a	28.60	14.73	4.85a	7.82	13.98	28.93	3.41
L-347	Jal-328	75.17	214.17a	0.00	8.24	86.42	13.17	1.17	15.50	30.00	15.54	4.68	8.37	14.53a	27.70	4.15
L-347	Oax-117	76.60	200.00a	3.40	6.88	86.45	10.19	1.06	14.50	30.05	14.41	4.65	8.70	14.08	27.07	5.28
L-347	Oax-AAJ	79.33	225.83a	10.69	5.60	83.20	15.64	1.28	13.25	30.25	15.43	4.80	10.00	13.97	29.82	4.75
L-351	Mex-39	75.60	216.00a	0.00	5.70	87.17	13.05	0.99	14.90	30.65	15.70	4.37	8.19	13.17	24.99	4.27
L-351	Jal-328	73.33	204.67a	2.82	5.98	87.79	12.22	1.03	13.33	30.71	15.83	4.38	9.14	13.62	26.06	4.51
L-351	Oax-117	75.17	205.83a	3.44	5.86	85.61	10.90	1.41	13.42	30.25	14.79	4.30	8.77	12.59	26.24	4.83
L-529	Mex-39	77.33	229.00a	0.00	8.57	87.51	13.02	1.01	16.08	31.54	15.80	4.63	7.89	13.71	26.84	5.03
L-529	Jal-328	74.50	213.33a	4.42	4.66	87.35	12.95	1.08	14.33	30.71	16.59	4.44	8.85	14.09	25.60	5.65
L-529	Oax-117	77.33	204.17a	5.77	6.62	88.19	12.38	1.05	14.08	31.04	15.80	4.61	8.92	14.04	27.22	4.29
L-255PL	Mex-39	78.83	200.83a	2.28	9.13	86.85	13.74	0.86	16.17	29.33	14.05	4.57	7.70	13.79	26.10	4.16
L-255PL	Jal-328	74.67	206.67a	4.80	5.86	86.15	10.69	1.15	13.67	29.17	15.60	4.18	8.69	12.80	25.34	4.22
L-255PL	Oax-AAJ	82.17	216.67a	4.96	7.37	84.33	16.85	1.11	12.42	29.96	15.67	4.61	10.22	13.48	28.34	4.93
CP_Pro	Testigo	77.83	203.33a	5.36	9.16	86.10	13.44	1.09	16.67	31.42	14.79	4.72	8.21	13.45	27.68	5.28
HE-161	Testigo	86.00a	202.50a	0.38	5.80	82.56	15.12	0.99	14.08	37.00a	17.69a	4.38	8.97	12.02	29.25	4.05
H-40	Testigo	82.67	210.00a	2.32	6.66	86.23	16.36	1.24	15.67	31.38	15.46	4.65	8.28	13.95	27.18	5.66
Precoz2	Testigo	79.17	208.33a	4.14	8.14	86.83	17.70	1.27	14.83	30.58	14.89	4.39	8.27	13.33	26.17	4.76
DSH _(0.05)		4.77	36.21	10.79	10.07	4.26	6.22	0.48	2.37	4.47	1.80	0.37	0.98	1.41	3.04	1.63

DFM = Días a floración masculina; AP = Altura de planta; PPC = Porcentaje de plantas cuateras; PMP = Porcentaje de mazorcas podridas; IG = Índice de grano; PHM = Porcentaje de humedad en la mazorca; NMP = Número de mazorcas por planta; NH = Número de hileras; NGH = Número de granos por hilera; LM = Longitud de mazorca; DM = Diámetro de la mazorca; AGr = Ancho de grano; LGr = Longitud de grano; DO = Diámetro de olote; RG = Rendimiento de grano; CP_Pro= Promesa; DSH= Diferencia significativa honesta.

V. CONCLUSIONES

El rendimiento de cruzamientos de líneas endogámicas derivadas de una población de maíz del centro del altiplano mexicano aumentó conforme fue mayor la divergencia del origen geográfico con las poblaciones probadoras, lo cual indica que la divergencia puede ser también genética, y con ello determinar mayor heterosis. En promedio, los mestizos con la población de mayor divergencia geográfica presentaron rendimiento de grano superior en más del 20 % con respecto a la combinación híbrida de referencia (Mich-21 x Méx-39).

Las diferencias más relevantes se dieron entre grupos de mestizos agrupados por población-probadora (entre probadores): 14 variables con $p \leq 0.01$ y una con $p \leq 0.05$; atribuible a diferencias en la respuesta heterótica. Los mestizos con la población Oax-AAJ presentaron el mayor rendimiento, seguidos de Oax-117, Jal-328 y en último lugar Mex-39. Además, las cruzas con Oax-AAJ superaron el rendimiento medio de los testigos.

Estos resultados, respaldan el planteamiento de que hay patrones heteróticos superiores a los que se usan actualmente.

Las líneas L-529, L-224 y L-305 mostraron mestizos con los mejores promedios de rendimiento, en la crusa con los cuatro probadores; destacando la línea L-224 por ser estable, tanto en la crusa individual por población como en el promedio de la crusa con las cuatro poblaciones. Las líneas derivadas de VS-22, sintético formado previamente con líneas derivadas de Mich-21, en sus combinaciones como mestizos muestran potencial competitivo con los híbridos comerciales.

Las líneas L-282, L-224 y L-235 derivadas de VS-22 cruzadas con la población Oax-AAJ presentaron buen rendimiento de grano y valores deseables para componentes del rendimiento, mientras que las mismas líneas en cruzas con Mex-39 presentaron un comportamiento inferior para las mismas variables.

VI. LITERATURA CITADA

- Aceves R. E., A. Turrent F., J. I. Cortés F., V. Volke H. (2002)** Comportamiento agronómico del híbrido H-137 y materiales criollos de maíz en el valle de Puebla. *Rev. Fitotec. Mex.* 25(4): 339-347.
- Arellano V. J. L. (1985)** Problemática de la producción de maíz y logros en su mejoramiento genético en la Mesa Central de México. *Revista Chapingo* 9 (34-44): 19-30.
- Arellano V. J. L., F. Castillo G., G. Alcántar G. y A. Martínez G. (1997)** Parámetros genéticos de la eficiencia en el uso del nitrógeno en líneas de maíz de Valles Altos. In: G. O. Edmeades, M. Bazinger, H. R. Mickelson, and C. B. Peña-Valdivia (eds.). *Developing Drought-and Low N-Tolerant Maize. Proceedings of a Symposium. CIMMYT. El Batán, México.* pp. 320-325.
- Arellano-Vázquez, J.L., J. Virgen-Vargas, M.A. Ávila-Perches, y I. Rojas-Martínez (2010)** H-66 híbrido de maíz para los Valles Altos de los estados de México y Tlaxcala. *Foll. Téc.* 43. INIFAP, CEVAMEX, México, D. F. 30 p.
- Arellano-Vázquez, J.L., J. Virgen-Vargas, M.A. Ávila-Perches y I. Rojas-Martínez (2011)** H-70 híbrido de maíz de alto rendimiento para áreas de temporal y riego del Altiplano Central de México. *Foll. Téc.* 13. INIFAP, CEVAMEX, México, D. F. 34 p.
- Arellano-Vázquez J. L., J. Virgen-Vargas, I. Rojas-Martínez y M. A. Ávila Perches. (2011)** H-70: híbrido de maíz de alto rendimiento para temporal y riego del Altiplano central de México. *Rev. Mex. Cienc. Agríc* 2(4): 619-626.
- Balderrama C. S., A. Mejía C., F. Castillo G. y A. Carballo C. (1997)** Efectos de aptitud combinatoria en poblaciones de maíz nativas de Valles Altos de México. *Rev. Fitotec. Mex.* 20: 137-147.
- Bartolini R. (1990)** *El Maíz.* Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, España. 277 p.
- Beal W. J. (1880)** *Indian Corn.* Mich. State Board Agr. Ann. Rpt., 19:279-289.

- Benz B. F. (1986)** Taxonomy and evolution of Mexican maize. *In*: L Manzanilla (ed) Studies in the Neolithic and Urban Revolutions.. University of Colorado, Boulder, CO. pp. 121-136.
- Brown W. L. and M. M. Goodman (1977)** Races of corn. *In*: G. F. Sprague (ed.), Corn and Corn Improvement. Number 18. Series Agronomy. American Society of Agronomy, Inc. Publisher, Madison, Wisconsin, U.S.A. pp. 49-88.
- Bruce A. B. (1910)** The Mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. *Science* 32: 627-628.
- Carrera V. J. A., J. Ron P., J. J. Sánchez G., L. Sahagún C., F. Márquez S. (2010)** Diversidad y conservación *in situ* de los maíces criollos de Michoacán. Ciencia y paciencia campesina. El maíz en Michoacán. Ed. El Colegio de Michoacán, Gobierno del Estado de Michoacán, Secretaría de Desarrollo Rural, pp. 57-71.
- Casas D. E. y E. J. Wellhausen (1968)** Diversidad genética y heterosis. *Fitotecnia Latinoamericana* 5 (2): 52-61.
- Chang M. T. and E. H. Coe (2009)** Doubled haploids. *In*: A. L. Kriz, B. A. Larkins (eds) Molecular Genetic Approaches to Maize Improvement. Biotechnology in Agriculture and Forestry. Vol. 63. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 127-142.
- Collins G. N. (1921)** Dominance and vigor of first generation hybrids. *Am. Nat.* 55: 116-133.
- Comstock R. E., H. F. Robinson and P. H. Harvey (1949)** A breeding procedure designed to make maximum use, of general and specific combining ability. *Agron. Jour.* 41: 360-367.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad) (2012)** El maíz, sus razas y parientes silvestres. Comunicado de prensa CONABIO Núm. 109 México, D. F.

- Córdova H., S. Castellanos, H. Barreto, J. Bolaños (2002)** Veinticinco años de mejoramiento en los sistemas de maíz en Centroamérica: logros y estrategias hacia el año 2000. *Agronomía Mesoamericana* 13(1): 73-84.
- Crow J. F. (1948)** Alternative hypotheses of hybrid vigor. *Genetics* 33: 477-487.
- De la Cruz L. E., E. Gutiérrez R., A. Palomo G. y S. Rodríguez H. (2003)** Aptitud combinatoria y heterosis de líneas de maíz en la Comarca Lagunera. *Rev. Fitotec. Mex.* 26(4): 279-284.
- Dijak M., A. M. Modarres, R. I. Hamilton, L. M. Dwyer, D. W. Stewart, D. E. Mather and D. L. Smith (1999)** Leafy reduced-stature maize hybrids for short-season environments. *Crop Sci.* 39(4): 1106-1110.
- Duvick D. N. (2005)** Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L.) *Maydica* 50: 193-202.
- East E. M. (1908)** Inbreeding in corn. *In: Reports of the Connecticut Agricultural Experiment Station for Years 1907–1908.* Connecticut Agric. Exp. Sta. Rpt., pp. 419-428.
- East E. M. (1936)** Heterosis. *Genetics* 21: 375-397.
- Espinosa A., M. Tadeo, A. Piña, R. Martínez (1997)** Capacidad productiva de cruizas de variedades de maíz, de polinización libre combinadas con híbridos simples. *Agronomía Mesoamericana* 8(2): 139-142.
- Espinosa C. A., M. Tadeo R., M. Sierra M., N. O. Gómez M., B. Coutiño E., A. Palafox C. (2004)** Mejoramiento genético y conservación de biodiversidad del maíz en México. Sociedad Mexicana para la Divulgación de la Ciencia y la Técnica, A.C. (SOMEDICyT). Congreso 2004. 8 p.
- Esquivel E. G., F. Castillo G., J. M. Hernández C., A. Santacruz V., G. García S., J. A. Acosta G. y A. Ramírez H. (2011)** Heterosis en maíz del altiplano de México con diferente grado de divergencia genética. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 2(3): 331-344.

- Falconer D. S. (1990)** Introducción a la Genética Cuantitativa. Trad. del Inglés por F. Márquez S., Segunda Edición, Tercera Impresión, Ed. CECSA. México, D.F. pp. 281-288.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura) (2015)** Estadísticas (en línea). Disponible en: www.fao.org. (Consultado 19 de agosto de 2016).
- FIRA (Fideicomisos Instituidos en Relación con la Agricultura) (2015)** Panorama Agroalimentario: Maíz 2015. Dirección de Investigación y Evaluación Económica y Sectorial. 37 p.
- Forster B. P. and W. T. B. Thomas (2005)** Doubled haploids in genetics and plant breeding. *Plant Breeding Reviews* 25: 57-88.
- Foshi M. L., L. Martínez, T. Ponce M. and R. Galmarini C. (2009)** Doble-haploides, una estrategia biotecnológica para el mejoramiento genético en cebolla (*Allium cepa*). *Horticultura Argentina* 28(66): 40-48.
- Gómez V. A. J., M. A. Ávila P., H. Ángeles 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 Especial No. 16, INIFAP, SAGAR. Toluca, Méx. 103 p.
- García Z. J., J. López R., J. Molina G. y T. Cervantes S. (2002)** Selección masal visual estratificada y de familias de medios hermanos en una cruza intervarietal F2 de maíz. *Rev. Fitotec. Mex.* 25 (4): 387-391.
- Gardner C. O. (1961)** An evaluation of effects of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. *Crop Sci.* 1: 241-245.
- Geiger H. H. and G. A. Gordillo (2009)** Doubled haploids in hybrid maize breeding. *Maydica* 54: 485-499.
- González E. A., J. Islas, A. Espinosa, J. A. Vázquez y S. Wood (2008)** Impacto económico del mejoramiento genético del maíz en México: Híbrido H-48. Publicación Especial No. 25, INIFAP, México, D.F.

- Gowen J. W. (1952)** Heterosis. Iowa State College Press, Ames. 552 p.
- Gutiérrez R. E., A. Palomo G., A. Espinosa B. y E. De la Cruz L. (2002)** Aptitud combinatoria y heterosis para rendimiento de líneas de maíz en la Comarca Lagunera, México. *Rev. Fitotec. Mex.* 25: 271-277.
- Hallauer A. R. and J. B. Miranda F. (1988)** Quantitative genetics in Plant breeding. 2nd ed. Ames, Iowa, USA: Iowa State University Press.
- Hallauer A. R. and A. Eberhart S. (1970)** Reciprocal full sib selection. *Crop Science* 10: 315-316.
- Hallauer A. R., W. A. Russell, and K. R. Lamkey (1988)** Corn breeding. *In: G F Sprague, J W Dudley (eds). Corn and Corn Improvement. Third Ed.. ASA, CSSA, SSSA, Madison. Wi. pp. 469-564*
- Hernández X., E. y G. Alanís F. (1970)** Estudio morfológico de cinco nuevas razas de maíz de la Sierra Madre Occidental de México: Implicaciones citogenéticas y filogenéticas. *Agrociencia* 5: 3-30.
- 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.
- Herrera C. B. E., F. Castillo G., J. J. Sánchez G., R. Ortega P., M. M. Goodman (2000)** Caracteres morfológicos para valorar la diversidad entre poblaciones de maíz en una región: caso la raza Chalqueño. *Rev. Fitotec. Mex.* 23: 335-354.
- Horner E. S., H. Lundy W., C. Lutrick M., and W. Chapman H. (1973)** Comparison of three methods of recurrent selection in maize. *Crop Sci.* 13: 485-489.
- Hull F. H. (1945)** Recurrent selection for specific combining ability in corn. *J. Am. Soc. Agron.* 37: 134-145.
- Jenkins M. T. (1940)** The segregation of genes affecting yield of grain in maize. *Agron. Jour.* 32: 55-63.

- Jinks J. L. and R. M. Jones (1958)** Estimation of components of heterosis. *Genetics* 43: 223-234.
- Jolalpa B. J. L., G. Moctezuma L., J. J. Espinoza A., R. Zepeda B. y I. Rentería G. (2014)** Uso de semillas mejoradas de maíz en Amecameca, Estado de México. Enlace: *La Revista de la Agricultura de Conservación* V(18): 50-53.
- Jones D. F. (1917)** Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. *Genetics*, 2: 466-479.
- Jones L. P., W. A. Compton, and C. O. Gardner (1971)** Comparisons of full-sib and half-sib reciprocal recurrent selection. *Theor. Appl. Genet.* 41: 36-39.
- Kato T. A., C. Mapes, L. M. Mera, J. A. Serratos y R. A. Bye (2009)** El Origen y Diversificación del Maíz: Una Revisión Analítica. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y el Uso de la Biodiversidad. México D.F. 116 p.
- Lazos E., y M. Chauvet (2012)** Análisis del contexto social y biocultural de las colectas de maíces nativos en México. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 534 p.
- Lonquist J. H. and C. O. Gardner (1961)** Heterosis in intervarietal crosses in maize and its implications in breeding procedures. *Crop Sci.* 1: 179-183.
- Lonquist J. H. and N. E. Williams (1967)** Development of maize hybrids through selection among full-sib families. *Crop Sci.* 7: 369-370.
- López L. M. (2003)** El cultivo de maíz en México y la contribución del fitomejorador para favorecer la autosuficiencia. *Revista Mexicana de Agronegocios* VII(12): 596-607.
- Luna F. M. y J. R. Gutiérrez S. (1998)** Mejoramiento genético de maíz en México: el largo camino de la obtención de semillas mejoradas. *Agric. Téc. Méx.* Vol. 24(2): 165-198.

- Márquez S. F. (1976)** El Problema de la Interacción Genético-Ambiental en Genotecnica Vegetal. PATENA, A. C. Chapingo, Edo. de México. 113 p.
- Márquez S. F. (1994)** El Centro Nacional de Rescate y Mejoramiento de Maíces Criollos. *In:* J. A. Cuevas S., E. Estrada L. y E. Cedillo P. (eds.). I Simposium Internacional de Etnobotánica en Mesoamérica "Efraím Hernández X". Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx. pp. 131-136.
- Matsuoka Y., Y. Vigouroux, M. M. Goodman, J. Sanchez G., E. Buckler, J. Doebley (2002)** A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 99: 6080-6084.
- Moll R. H., J. H. Lonquist, J. V. Fortuno and E. C. Johnson (1965)** The relationship of heterosis and genetic divergence in maize. *Genetics* 52: 139-144.
- Moll R. H., W. S. Salhuana, H. F. Robinson (1962)** Heterosis and genetic diversity in variety crosses of maize. *Crop Sci.* 2: 197-198.
- Moll, R. H. and H. F. Robinson (1966)** Observed and expected response in four selection experiments in maize. *Crop Sci.* 6: 319-324.
- Moreno G. J. (1988)** Diallel crossing system insets of flint and dent inbred lines of maize (*Zea mays* L). *Maydica*(Italia) 33: 37-49.
- Muñoz O. A., M. Livera M. y J. Ron P. (1976)** Mejoramiento del maíz en el CIAMEC II. Ampliación de la base germoplásmica y su aprovechamiento considerando caracteres agronómicos, rendimiento y estabilidad. *Memorias del VI Congreso Nacional de Fitogenética (SOMEFI)*. Monterrey, N. L. pp. 113-123.
- Ortega P. R. (2003)** La diversidad del maíz en México. *In:* G. Esteva y C. Marielle (Coord.) Sin Maíz no hay País. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes, Dirección General de Culturas Populares e Indígenas, México, D. F. pp. 123-154.
- Ortega P. R., J. J. Sánchez G., F. Castillo G., y J. M. Hernández C. (1991)** Estado actual de los estudios sobre maíces nativos de México. *In:* R. Ortega P., G. Palomino H., F. Castillo G., V. A. González H. y M. Livera M. (Eds.). *Avances*

en el Estudio de los Recursos Fitogenéticos de México. Soc. Mex. de Fitogenética, A. C., Chapingo, México. pp. 161-185.

Paterniani E. (1970) Esquemas modificados de seleção recorrente reciproca. Rel. Cient. Inst. Genet. (ESALQ-USP) 4: 83.

Poehlman J. M. (1987) Breeding Field Crops, 3rd ed. Westport, CT, USA, AVI Publishing Company.

Poehlman J. M. y D. Allen S. (2003) Mejoramiento genético de las cosechas. Segunda Edición. Ed. Limusa, México. 511 p.

Powers L. (1944) An expansion of Jones' theory for the explanation of heterosis. Am. Nat. 78: 275-280.

Prasad S. K. and T. P. Singh (1986) Heterosis in relation to genetic divergence in maize (*Zea mays* L.). Euphytica 35: 919-924.

Preciado O. R. E., S. Montes H. (2011) Reseña del libro "Amplitud, Mejoramiento, Usos y Riesgos de la Diversidad Genética de Maíz en México". Rev. Fitotec. Mex. 34(4): 2 p.

Reyes C. P. (1990) El Maíz y su Cultivo. AGT Editor. México, D. F. 460 p.

Romero P. J., F. Castillo G. y 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.

Sánchez G. J. J. (1989) Relationships Among the Mexican Races of Maize. Ph. D. dissertation (Unpublished). North Carolina State University, Dept. of Crop Sci. Raleigh, N. C. 187 p.

Sánchez G. J., M. M. Goodman, and C. W. Stuber (2000) Isozymatic and morphological diversity in the races of maize of Mexico. Econ. Bot. 54(1): 43-59.

Serratos H. J. A. (2009) El origen y la diversidad del maíz en el continente americano. Universidad Autónoma de la Ciudad de México para Greenpeace México. Ciudad de México, México. 36 p.

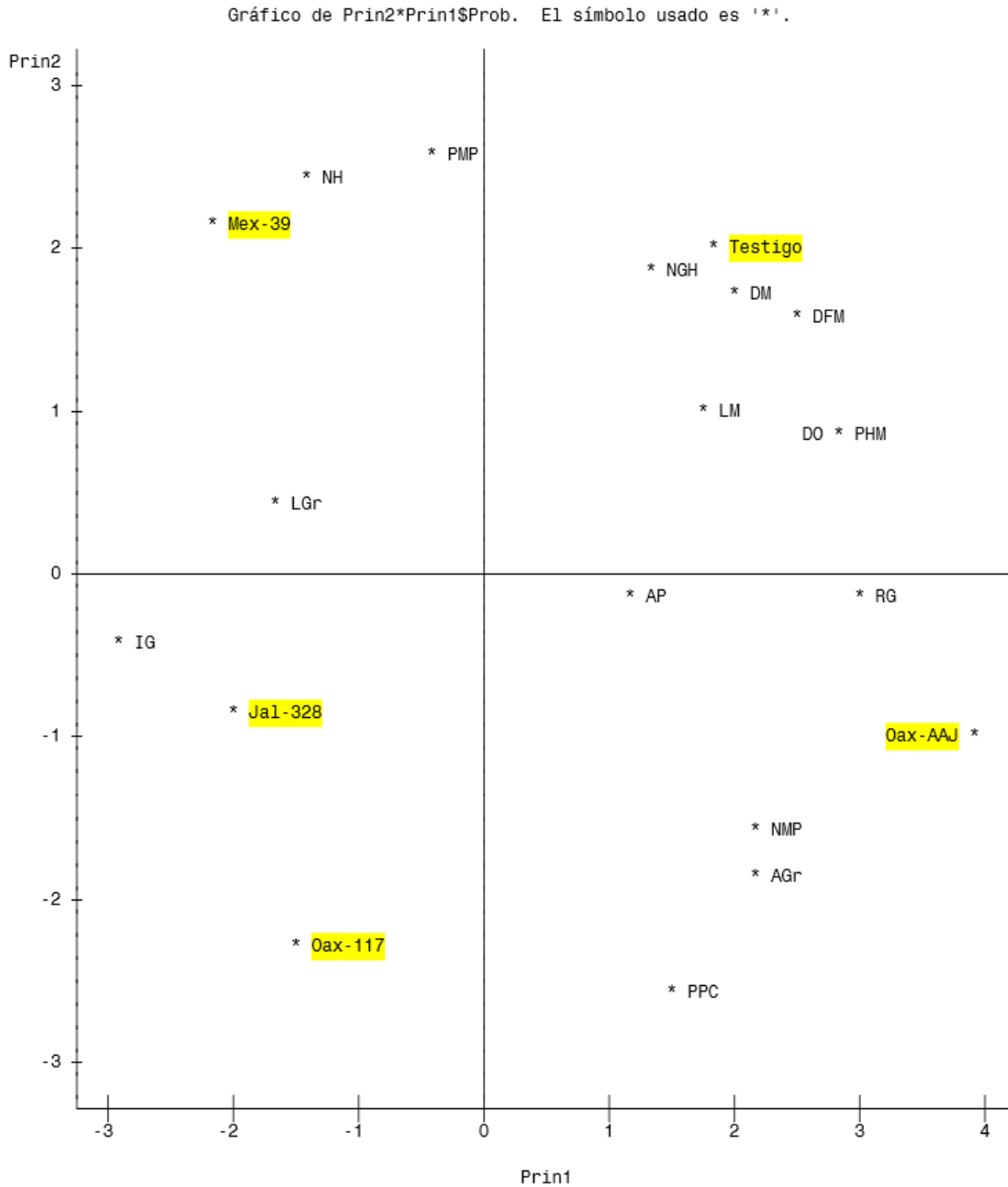
- Shull G. H. (1948)** What is the heterosis. *Genetics* 33: 439-446.
- Shull G. H., (1908)** The composition of a field of maize. *Am. Breed. Assoc. Rep.* 4: 296-301.
- Shull G. H., (1909)** A pure line method of corn breeding. *Am. Breed. Assoc. Rep.* 5: 51-59.
- SIAP (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera) (2012)** Situación Actual y perspectivas del maíz en México 1996-2012. Ciudad de México, D.F. 208 p.
- SIAP (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera) (2015)** Anuario Estadístico de la Producción Agrícola. http://infosiap.siap.gob.mx/aagricola_siap_gb/icultivo/index.jsp (Consultado Marzo 2017).
- SIAP (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera) (2016)** Estadísticas de siembras y cosechas. <http://www.gob.mx/siap/> (Consultado Agosto 2016).
- SMN (Servicio Meteorológico Nacional) (2017)** Información Climatológica por Estado. smn.cna.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica (Marzo 2017).
- Sprague G. F. (1955)** Corn breeding. *In: Corn and Corn Improvement*, Academic Press, New York. pp. 221-292.
- Sprague G. F. (1966)** Quantitative genetics in plant improvement. *In: K J Frey (ed). Plant Breeding Symposium at Iowa State University.* Ames, IA. pp: 315-354.
- Sprague G. F. and L. A. Tatum (1942)** General vs specific combining ability in single crosses of corn. *Journal of the American Society of Agronomy* 34: 923-932.
- Sprague G. F. and S. A. Eberhart (1977)** Corn breeding. *In: G. F. Sprague (ed). Corn and Corn Improvement.* American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin. pp. 305–362.

- Streisinger G. C. Walker, N. Dower, D. Knauber and F. Singer (1981)** Production of clones of homozygous diploid Zebra fish (*Brachydanio rerio*). *Nature* 291: 293-296.
- Tiessen F. A. (2012)** Fundamentos de mejoramiento Genético Vegetal: Conceptos Básicos de Genética, Biología Molecular, Bioquímica y Fisiología Vegetal. Editorial EAE. 500 p.
- Turrent F. A., R. Aveldaño S. y R. Moreno D. (1996)** Análisis de las posibilidades técnicas de la autosuficiencia sostenible de maíz en México. *Terra* 14(3): 445-468.
- Turrent F. A., T. A. Wise y E. Garvey (2012)** Factibilidad de alcanzar el potencial productivo de maíz de México. Mexican Rural Development Research Report No. 24. 38 p.
- Vargas S. J. E., J. D. Molina G. y T. Cervantes S. (1982)** Selección masal y parámetros genéticos en la variedad de maíz Zac. 58. *Agrociencia* 48: 93-105.
- Velázquez-Cardelas, G.A., C. Tut-Couoh, J. Lothrop, J. Virgen-Vargas, y Y. Salinas-Moreno (2005)** H-40 híbrido de maíz de grano blanco para los Valles Altos de México. *Foll. Téc.* 21. INIFAP, CEVAMEX, México, D. F. 23 p.
- Vigouroux Y., J. C. Glaubitz, Y. Matsuoka, M. M. Goodman, J. Sánchez G., and J. Doebley (2008)** Population structure and genetic diversity of new world maize races assessed by DNA microsatellites. *Amer. J. Bot.* 95(10): 1240-1253.
- Wallace H. A. and W. L. Brown (1956)** The great grandfather of hybrid corn: Charles Darwin. *In: Corn and its Early Fathers.* The Michigan State University Pres. 134 p.
- Weatherspoon J. H. (1970)** Comparative yield of single, three-way and double crosses of maize. *Crop Sci.* 10: 157-159.
- 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. 239 p.

Williams W. (1959) Heterosis and the genetics of complex characters. Nature 184: 527-530.

VII. CUADROS ANEXOS

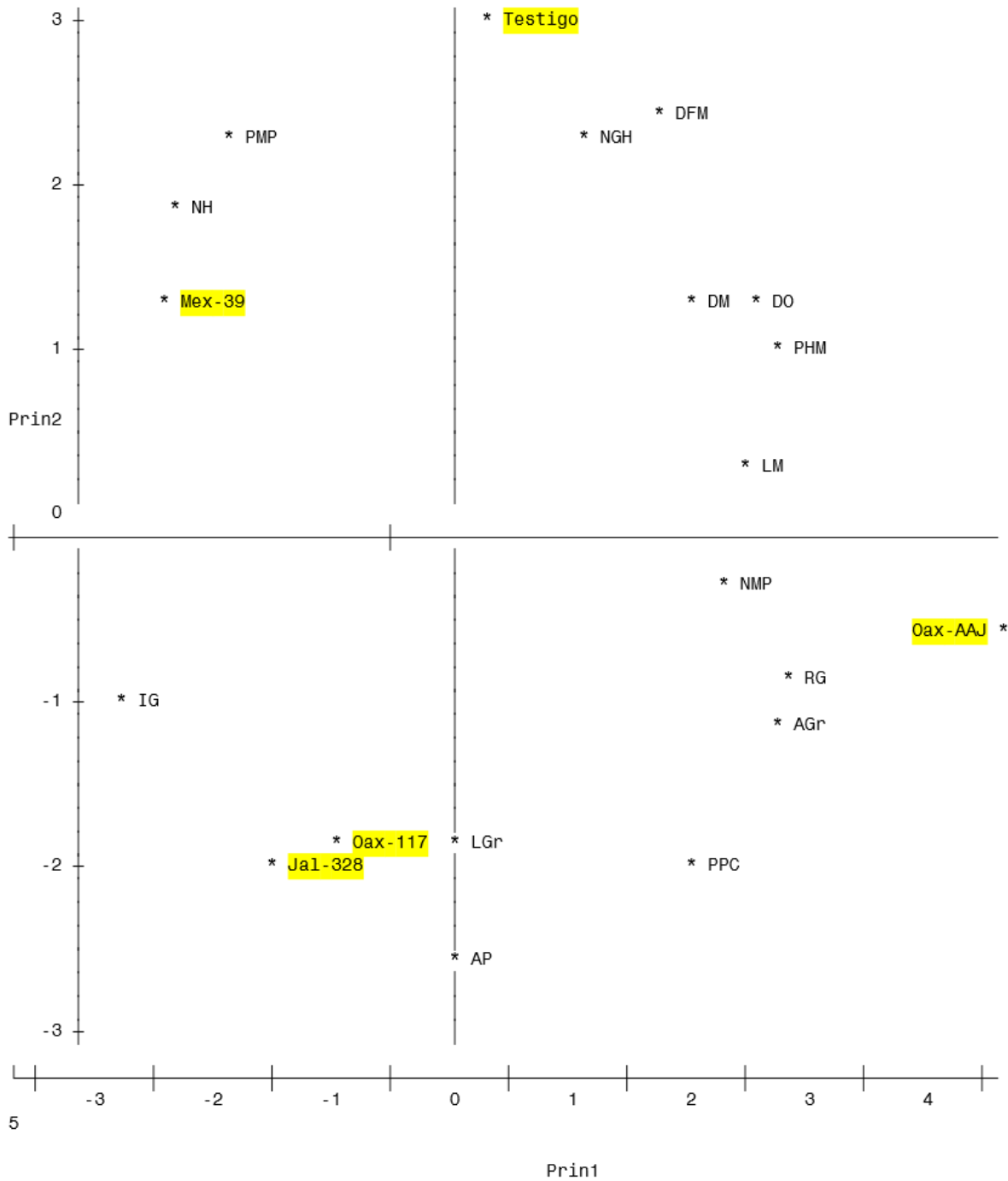


NOTA: 1 obs ocultas.

DFM= Días a floración masculina; AP= Altura de planta; PPC= Porcentaje de plantas cuateras; PMP= Porcentaje de mazorcas podridas; IG= Índice de grano; PHM= Porcentaje de humedad en la mazorca; NMP= Número de mazorcas por planta; NH= Número de hileras; NGH= Número de granos por hilera; LM= Longitud de mazorca; DM= Diámetro de la mazorca; AGr= Ancho de grano; LGr= Longitud de grano; DO= Diámetro de olote; RG= Rendimiento de grano.

Figura 1A. Distribución de componentes principales en ambas localidades.

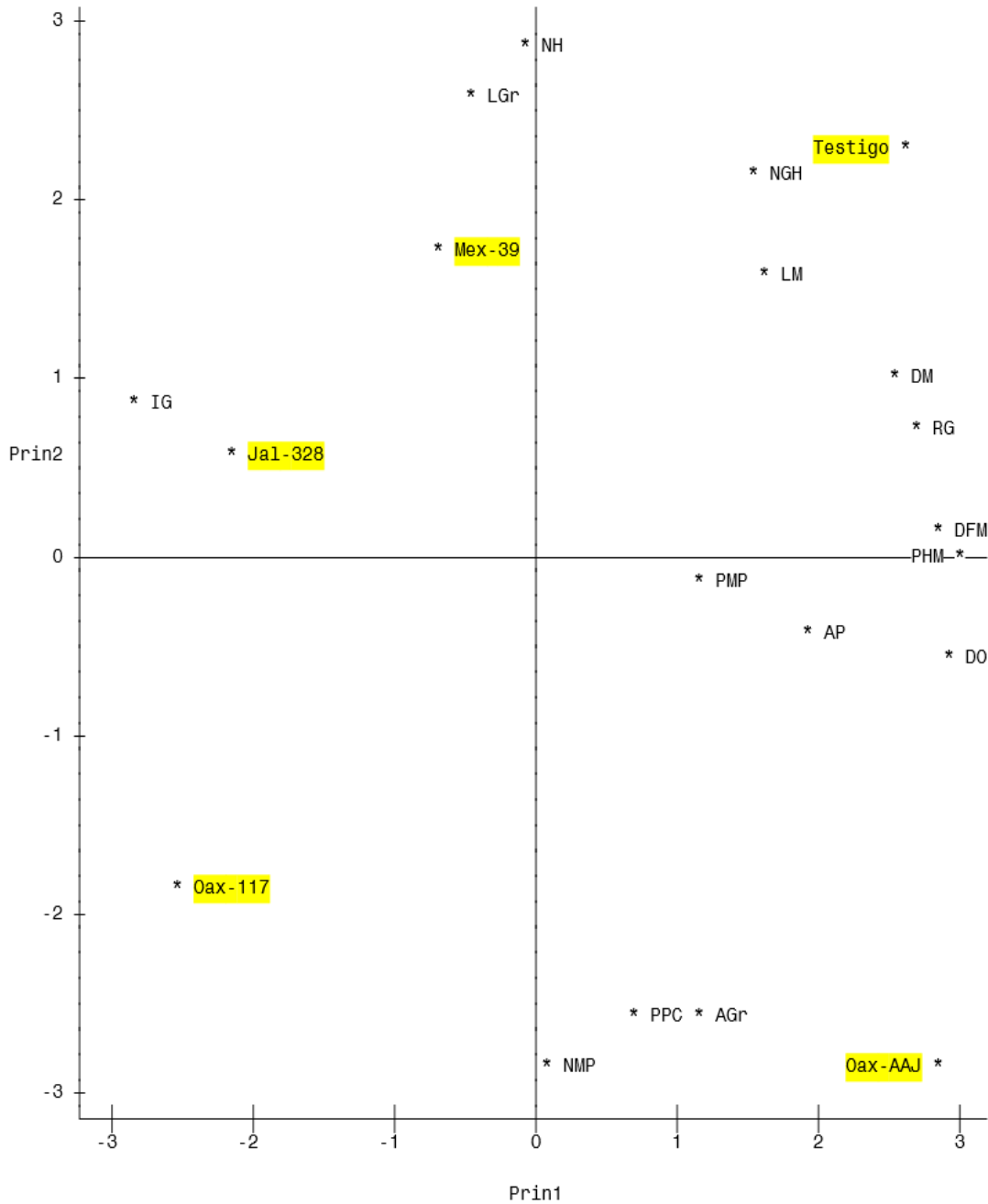
Gráfico de Prin2*Prin1\$Probador. El símbolo usado es '*'.



DFM= Días a floración masculina; AP= Altura de planta; PPC= Porcentaje de plantas cuateras; PMP= Porcentaje de mazorcas podridas; IG= Índice de grano; PHM; Porcentaje de humedad en la mazorca; NMP= Número de mazorcas por planta; NH= Número de hileras; NGH= Número de granos por hilera; LM= Longitud de mazorca; DM= Diámetro de la mazorca; AGr= Ancho de grano; LGr= Longitud de grano; DO= Diámetro de olote; RG= Rendimiento de grano.

Figura 2A. Distribución de componentes principales en la localidad de Montecillo.

Gráfico de Prin2*Prin1\$Probador. El símbolo usado es '*'.



DFM= Días a floración masculina; AP= Altura de planta; PPC= Porcentaje de plantas cuateras; PMP= Porcentaje de mazorcas podridas; IG= Índice de grano; PHM; Porcentaje de humedad en la mazorca; NMP= Número de mazorcas por planta; NH= Número de hileras; NGH= Número de granos por hilera; LM= Longitud de mazorca; DM= Diámetro de la mazorca; AGr= Ancho de grano; LGr= Longitud de grano; DO= Diámetro de olote; RG= Rendimiento de grano.

Figura 3A. Distribución de componentes principales en la localidad de Tecámac.