

CARACTERÍSTICAS AGRONÓMICAS EN RETROCRUZAMIENTOS MAÍZ-TEOCINTLE

AGRONOMIC CHARACTERISTICS IN MAIZE-TEOSINTE BACKCROSSES

Juan Francisco Casas Salas^{1*}, José Luis Ramírez Díaz², José de Jesús Sánchez González¹,
José Ron Parra¹, Salvador Montes Hernández³ y Margarito Chuela Bonaparte²

¹ Universidad de Guadalajara-CUCBA. Km 15.5, Carr. a Nogales. C.P. 45110 Zapopan, Jal. Tel. 01 (33)3682-0213. Correo electrónico: jfcasas@cucba.udg.mx. ² Programa de Maíz, Campo Experimental Centro de Jalisco, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias Km 10, Carr. Tlajomulco-San Miguel Cuyutlán. Apdo. Postal 10. C.P. 45640 Tlajomulco de Zúñiga, Jal. ³Programa de Recursos Genéticos, Campo Experimental Bajío, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. Km 6.5, Carr. Celaya-San Miguel de Allende. C.P. 38000 Celaya, Gto.

* Autor responsable

RESUMEN

Existen poblaciones de teocintle (*Zea* spp.) que pueden ser recursos genéticos importantes para que, mediante retrocruzamiento, generar diversidad en los programas de mejoramiento genético del maíz (*Zea mays* L.) y para incrementar el rendimiento de grano y mejorar algunas características agronómicas. El objetivo de este estudio fue evaluar, en seis líneas élite de maíz recuperadas, los cambios en rendimiento de grano y características agronómicas en función de la fuente de teocintle y el nivel de retrocruzamiento. Las líneas originales y sus retrocruzamientos se evaluaron en ensayos uniformes en Celaya, Guanajuato (1996, 1997) y Tlajomulco, Jalisco (1996), en México. Se utilizó un diseño experimental de bloques completos al azar, con un arreglo de tratamientos en parcelas subdivididas; la parcela grande se conformó con las seis líneas de maíz; como subparcelas, las seis fuentes de teocintle, y como sub-subparcelas, los cuatro niveles de retrocruzamiento. El método de retrocruzamiento fue efectivo para transferir genes de teocintle a líneas élite de maíz cultivado, los cuales pueden aprovecharse en el mejoramiento genético del maíz. La transferencia de germoplasma de teocintle incrementó el rendimiento de grano, el vigor de las plantas y la precocidad de las líneas élite de maíz. Las fuentes provenientes de *Zea mays* ssp. *parviglumis* Ittis & Doebley incrementaron más el rendimiento de grano de las líneas, mientras que las de *Zea mays* ssp. *mexicana* (Schrader) Ittis, confirieron mayor precocidad. La mejor dosis de teocintle en las líneas modificadas fue 6.25 %, porque logró conjugar mayor rendimiento de grano, mayor vigor de la planta y más precocidad; aunque los porcentajes de acame de la raíz y del tallo fueron similares a los de las líneas originales.

Palabras clave: *Zea mays* L., *Zea* spp., fuentes de germoplasma y recursos genéticos.

SUMMARY

Teosinte populations (*Zea* spp.) could be important genetic resources to broad genetic diversity in maize (*Zea mays* L.) breeding programs, as well as to increase grain yield and improve some important agronomic traits in maize elite lines, when teosinte genes are transferred by backcrossing. The objective of this research was to evaluate changes in grain yield and agronomic traits of six recovered maize elite lines as a function of teosinte population and backcross level. The original lines and their backcrosses were evaluated in yield trials in Celaya, Guanajuato (1996 and 1997), and Tlajomulco, Jalisco (1996), in México. The experimental design used was a random-

ized complete block, and treatments were in split-split-plot arrangement; main plots were lines, teosinte populations were subplots, and backcross levels were the sub-subplots. Results showed that teosinte populations are an important source of alleles which could be used in maize breeding programs. Genes transference from teosinte to maize elite lines increased grain yield, plant vigor, and earliness. The best sources to increase grain yield were from *Zea mays* ssp. *parviglumis* Ittis & Doebley. The best sources to transfer earliness were from *Zea mays* ssp. *mexicana* (Schrader) Ittis. The best teosinte dosage was 6.25 %, because recovered lines had higher grain yield, plant vigor, and earliness than the original lines; nonetheless, the recovered lines had similar root and stalk lodging means to the originals.

Index Words: *Zea mays* L., *Zea* spp., germplasm sources, genetic resources.

INTRODUCCIÓN

Los parientes silvestres y arvenses de las plantas cultivadas pueden ser importantes fuentes de genes en el mejoramiento genético, ya que han jugado un papel de importancia tanto en la supervivencia como en la evolución de los cultivos, y en varios casos una fracción de su material genético es exclusivo y es un recurso potencial en el mejoramiento de las especies cultivadas. En el caso del maíz (*Zea mays* L.) existe un grupo de especies silvestres y arvenses del género *Zea* que pueden ser un recurso genético importante como alternativa para generar variabilidad genética en los programas de mejoramiento genético. Estas especies llamadas colectivamente teocintle, están representadas por algunas especies anuales y dos perennes que se localizan en regiones tropicales y subtropicales de México, Guatemala, Honduras y Nicaragua (Sánchez y Ruiz, 1996).

La utilidad potencial de sus parientes silvestres y arvenses como fuentes de germoplasma para el maíz cultivado ha sido propuesta por varios investigadores, quienes han documentado algunos trabajos con resultados alentadores que justifican su uso; en particular se ha señalado que

con estas fuentes se podría, incrementar el rendimiento de grano de poblaciones y líneas elite, mejorar algunas características agronómicas, y diversificar las fuentes de germoplasma del maíz cultivado y mejorar con ello su valor agronómico y genético (Cohen y Galinat, 1984; Miranda, 1998; Edwards *et al.*, 1996; Edwards y Coors, 1996).

La obtención o el mejoramiento de líneas endogámicas para elevar su rendimiento de grano *per se*, así como para mejorar los caracteres agronómicos de planta y mazorca, es una meta importante de los mejoradores de maíz, debido a que se facilita el manejo agronómico de las líneas, se eleva el rendimiento de semilla por hectárea y con ello se reduce el costo de semilla al productor; además, permite explotar al máximo la heterosis porque se facilita el uso de las cruza simples (Hallauer, 1990; Márquez, 1988).

La infiltración gradual del germoplasma de una especie dentro de otra, a través de retrocruzamiento, ha sido considerada un factor importante en el enriquecimiento genético (Doebley *et al.*, 1984). El método de retrocruzamiento ha demostrado ser efectivo en la transferencia de cromosomas o bloques de genes de teocintle a una población de maíz, donde una vez introducidos pueden aprovecharse y mantenerse en las generaciones subsecuentes (Sehgal y Brown, 1965).

El presente estudio tuvo como objeto contribuir al conocimiento del flujo controlado de genes de diferentes teocintles hacia maíz, como alternativa para mejorar el rendimiento de grano y algunas características agronómicas de importancia económica en el maíz cultivado. El objetivo específico fue evaluar los cambios en rendimiento de grano y características agronómicas en seis líneas elite de maíz, en función de la fuente de teocintle y el nivel de retrocruzamiento utilizado (dosis de germoplasma de teocintle).

MATERIALES Y MÉTODOS

Materiales genéticos

Líneas de maíz

Se utilizaron cinco líneas mexicanas subtropicales de maíz: LPC1, LPC2, LPC5, LPC18 y LPC21, y además la línea de origen templado Mo17W proveniente de los Estados Unidos de América. De acuerdo con su pedigrí, LPC2 y LPC5 son líneas derivadas de las poblaciones Pool-19 y Blanco Dentado-2, respectivamente; mientras que las líneas LPC1, LPC18 y LPC21 forman parte de híbridos comerciales liberados por el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) para la zona subtropical de México y fueron descritas por Ramírez *et al.* (1995a; 1995b). Mo17W es una versión de

semilla blanca de la línea original Mo17, proporcionada en 1991 por el Dr. M. M. Goodman de la Universidad Estatal de Carolina del Norte.

Fuentes de teocintle y trabajos de retrocruza

Cada línea de maíz se cruzó con las seis fuentes de teocintle siguientes: a) Dos poblaciones de *Zea mays* ssp. *mexicana* (Schrader) Iltis colectadas en Chalco Edo. de México (CH) y Churintzio, Michoacán (MC); b) Tres poblaciones de *Zea mays* ssp. *parviglumis* Iltis & Doebley colectadas en La Lima, Jalisco (JA), Mazatlán, Guerrero (MA) y San Cristobal Honduras, Oaxaca (OA), y c) Una población de *Zea diploperennis* Iltis, Doebley y Guzmán colectada en Las Joyas, Jalisco (ZD). Muestras de semilla de estas poblaciones están depositadas en el Banco de Germoplasma de Maíz del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, en Chapingo, Méx. con las claves de acceso siguientes: CH=JSG Y LOS-93; MC= JSG Y LOS-48; JA=JSG-200; MA=JSG Y LOS-106; OA=JSG Y ALA-197; ZD=UDEG-Las Joyas (Sánchez *et al.*, 1998).

Lugar y técnicas de obtención de las retrocruzas

La obtención de los retrocruzamientos se inició en 1992 en el Campo Experimental Centro de Jalisco, perteneciente al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias de México, localizado en el municipio de Tlajomulco, Jalisco, México (20° 27' LN, 103° 26' LW, y 1583 m de altitud), y concluyó en el mismo campo experimental en el ciclo agrícola de primavera-verano (PV) de 1995. En total se obtuvieron 36 cruzamientos F₁, con teocintle como progenitor masculino. Para la obtención de la RC₁ se utilizó cada F₁ como macho; de la misma manera se obtuvieron la RC₂ y la RC₃.

Para obtener cada una de las F₁ se cruzaron aproximadamente 15 a 20 plantas de la correspondiente línea de maíz y mezclas de polen de alrededor de 50 plantas de teocintle. Para la formación de la RC₁, RC₂ y RC₃ se utilizaron aproximadamente 20 plantas de la línea de maíz y de 25 a 30 de la F₁, RC₁ y RC₂, respectivamente; en todos los casos las plantas utilizadas fueron tomadas al azar sin hacer ningún tipo de selección. Previo a las polinizaciones manuales se hicieron cortes de aproximadamente 5 cm a los estigmas de las líneas de maíz.

Evaluación de los materiales genéticos

Las líneas originales (RC₀) y sus retrocruzamientos (RC₁, RC₂ y RC₃), formadas por la combinación de las seis líneas y las seis fuentes de teocintle, se evaluaron en ensayos uniformes sembrados en el ciclo agrícola PV 1996 en

Tlajomulco, Jalisco, de temporal o seco, y en los ciclos agrícolas de PV 1996 y 1997 en Celaya, Guanajuato, de punta de riego (un riego a la siembra). Se utilizó el diseño experimental de bloques completos al azar con tres repeticiones en Celaya, Guanajuato, y con dos repeticiones en Tlajomulco, Jalisco; el arreglo de tratamientos fue en parcelas subdivididas, que incluyó como parcelas grandes las seis líneas de maíz, como subparcelas las seis fuentes de teocintle y como sub-subparcelas los cuatro niveles de retrocruzamiento. La unidad experimental consistió de un surco de 4 m de longitud y 0.85 m de ancho. El manejo agronómico de los experimentos se hizo con base en las recomendaciones de producción de maíz generadas por el Programa de Maíz del INIFAP en cada una de las localidades de evaluación.

Variables determinadas

Rendimiento de grano, días a floración masculina y femenina, altura de planta y mazorca y acame de raíz y tallo. La toma de datos se hizo con los criterios indicados por Ron y Ramírez (1991).

Análisis

En cada variable se hizo un análisis de varianza por ambiente y combinado, donde la combinación años-localidades se consideró como ambientes. La información se analizó con el procedimiento GLM incluido en el paquete estadístico SAS (SAS, 1983). En este trabajo sólo se presentan los resultados correspondientes al análisis de varianza combinado de los factores principales: líneas de maíz, fuentes de teocintle y niveles de retrocruzamiento, que en lo sucesivo se denominarán dosis. Asimismo, se presentan resultados para las interacciones líneas x fuentes y líneas x dosis. La comparación de medias para rendimiento y características agronómicas se hizo con la diferencia mínima significativa (DMS, 0.05).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de varianza

Se detectaron diferencias estadísticas significativas en todas las variables medidas para líneas de maíz, fuentes y dosis de teocintle. En las interacciones líneas x fuente y líneas x dosis, las diferencias también fueron significativas en todas las variables medidas, excepto en la altura de la planta y en el acame del tallo para líneas x fuente, así como en el acame de la raíz para la interacción línea x dosis. La significancia de los factores principales y de las interacciones estudiadas, para la mayoría de las variables, es indicativo de la respuesta diferencial entre líneas, fuentes y dosis de teocintle.

Comportamiento de las líneas recurrentes

En el Cuadro 1 se presentan los valores promedio de rendimiento de grano y características agronómicas determinadas de las líneas de maíz a través de fuentes de teocintle y niveles de retrocruzamiento. La línea LPC21 tuvo el rendimiento de grano más alto con relación a las otras líneas, excepto LPC1 que fue estadísticamente igual ($P \leq 0.05$).

Cuadro 1. Rendimiento y características agronómicas de seis líneas de maíz, a través de fuentes de teocintle y niveles de retrocruzamiento. Tlajomulco, Jalisco (1996 PV) y Celaya, Guanajuato (1996; 1997 PV)*.

Líneas	Rend. de grano (kg ha ⁻¹)	Floración masculina (días)	Floración femenina (días)	Altura de planta (cm)	Altura de mazorca (cm)	Acame de raíz (%)	Acame de tallo (%)
LPC21	4198 a ^{††}	81 c	83 b	232 a	105 a	5.6 b	2.5 c
LPC1	3804 ab	82 b	82 c	182 c	86 bc	4.2 b	2.9 c
LPC2	3689 bc	80 d	80 d	164 d	65 e	3.5 c	3.4 c
MO17W	3415 cd	72 e	74 e	209 b	90 b	6.7 b	10.4 a
LPC5	3353 cd	83 a	84 a	190 c	83 c	5.6 b	5.2 b
LPC18	3204 d	81 c	82 c	168 d	77 d	13.3 a	2.9 c
DMS	395	0.7	0.8	10.4	5.2	3.0	1.3

* 192 observaciones (dos repeticiones en Tlajomulco y tres repeticiones en Celaya).

†† Valores con igual letra, dentro de columnas, no son significativamente diferentes (DMS, 0.05).

En cuanto a la longitud del ciclo, medido por el número de días a floración masculina y femenina conforme a los datos del cuadro citado, la línea LPC5 fue significativamente más tardía que el resto de las líneas; LPC21, LPC1, LPC2 y LPC18 fueron de uno a dos días más precoces que LPC5, y Mo17W fue la línea más precoz, en 11 y 10 días a la etapas de floración masculina y femenina, con respecto a LPC5.

Con relación a la altura de la planta y de la mazorca, la línea LPC21 fue significativamente más alta que las otras líneas. En lo que se refiere al acame, LPC18 mostró el promedio más alto de acame de raíz y Mo17W el de tallo; en ambos casos las diferencias fueron estadísticamente significativas; el resto de las líneas no mostraron diferencia significativa en acame de raíz y tallo, excepto LPC2 para el acame de la raíz y LPC5 para el acame del tallo (Cuadro 1).

Efecto de las fuentes de teocintle

Al comparar el rendimiento de grano entre las fuentes de teocintle, las retrocruzas con la población JA produjeron el mayor rendimiento ($P \leq 0.05$) que las otras fuentes (Cuadro 2).

Cuadro 2. Rendimiento y características agronómicas de seis fuentes de teocintle, a través de líneas de maíz y niveles de retrocruzamiento. Tlajomulco, Jalisco (1996 PV) y Celaya, Guanajuato (1996 PV y 1997 PV)[†].

Fuentes	Rend. de grano (kg ha ⁻¹)	Floración masculina (días)	Floración femenina (días)	Altura de planta (cm)	Altura de mazorca (cm)	Acame de raíz (%)	Acame de tallo (%)
JA ^{††}	3971 a ^{†††}	80 b	81 b	195 ab	87 a	5.4 cd	4.4 b
OA	3731 b	80 b	81 b	196 a	87 a	6.9 abc	4.6 a
MA	3704 b	80 b	81 b	191 b	85 a	6.2 bcd	4.6 a
CH	3553 bc	78 d	79 d	192 ab	84 b	8.1 a	3.6 b
MC	3476 cd	79 c	80 c	189 c	83 b	5.2 d	4.2 b
ZD	3275 d	81 a	82 a	181 d	79 c	7.0 ab	5.8 a
DMS	221	0.5	0.5	3.9	2.5	1.5	1.3

[†] 192 observaciones (dos repeticiones en Tlajomulco y tres repeticiones en Celaya).

^{††} CH: Chalco, MC: Mesa Central, JA: Jalisco, MA: Mazatlán, OA: Oaxaca, ZD: *Zea diploperennis*.

^{†††} Valores con igual letra dentro de columnas no son estadísticamente diferentes (DMS, 0.05).

En la longitud del ciclo, medida por el número de días a la floración masculina y femenina, las retrocruzas con **ZD** fueron significativamente más tardías; en cambio, las fuentes **JA**, **OA** y **MA** en retrocruzamiento con las líneas fueron iguales entre sí pero en promedio un día más precoces que las que se hicieron con **ZD**. Las retrocruzas con las fuentes **CH** y **MC** fueron significativamente las más precoces.

Con relación a la altura de planta, las retrocruzas con **JA**, **OA** y **CH** fueron iguales entre ellas, pero estadísticamente más altas que las retrocruzas con el resto de las fuentes. En la altura de la mazorca, **JA**, **MA** y **OA** fueron estadísticamente iguales y más altas que el resto de las retrocruzas con las otras fuentes.

Las retrocruzas con las fuentes **OA**, **CH** y **ZD** fueron las más susceptibles al acame de raíz, pero entre ellas no hubo diferencia significativa; y en el acame del tallo, las retrocruzas con fuentes **ZD**, **OA** y **MA** fueron significativamente más susceptibles que las otras.

Es importante señalar que las retrocruzas con la fuente **ZD**, a pesar de ser las más tardías, produjeron el rendimiento de grano más bajo; es decir su ciclo biológico no estuvo asociado con un rendimiento alto, que sería el patrón esperado en el maíz; en cambio, las cruas con **JA** que fueron tan sólo un día más precoces que las hechas con **ZD**, mostraron el rendimiento más alto. Este comportamiento podría ser explicado en función de divergencia genética y el ambiente de evaluación. La fuente **ZD** es un

teocintle perenne cuya población crece en ambientes más fríos, con altitudes mayores de 1800 m; en cambio, la fuente **JA** crece en ambientes cálidos y a una altitud de 1405 m. Si se considera que las evaluaciones se realizaron en el ciclo de primavera-verano y en ambientes semicálidos con altitudes no mayores de 1700 m, las temperaturas más altas debieron favorecer el crecimiento y desarrollo de las fuentes provenientes de sitios similares al de la evaluación.

Los resultados encontrados en las características agronómicas concuerdan parcialmente con los de Smith *et al.* (1981), quienes señalan que existe una gran variación entre los teocintles en días a la floración y altura de la planta. Estos autores también indican que la similitud de las fuentes es función del origen geográfico, pero esto habría que confirmarlo porque las fuentes **JA** y **ZD** fueron colectadas en Jalisco, en coordenadas geográficas muy similares y, sin embargo, su patrimonio genético es diferente (Doebley *et al.*, 1984).

En acame de raíz y tallo, Snee y Hendriksen (1979) indican que la resistencia está asociada con una menor altura de la planta, tallos fuertes y entrenudos cortos, relación que no se encontró en este estudio, ya que la fuente **JA** tuvo menor porcentaje de acame con mayor altura de planta. Por otra parte, Nault y Findley (1981) indican que *Zea diploperennis* puede proveer resistencia a barrenadores del tallo y a plagas rizófagas; esta hipótesis también tendría que confirmarse en futuros trabajos, debido a que tuvo los porcentajes de acame de la raíz y del tallo relativamente más altos en comparación con otras fuentes (Cuadro 2).

Efecto de las dosis de teocintle

Al comparar el rendimiento de grano de las diferentes dosis de teocintle (**RC**₁, **RC**₂ y **RC**₃) con las líneas originales (**RC**₀), se encontraron diferencias estadísticas significativas (Cuadro 3). Las diferentes dosis de teocintle mostraron rendimiento superior que la dosis **RC**₀ (líneas originales). El rendimiento más alto lo produjo la **RC**₁ (25 % de germoplasma de teocintle) y fue, en promedio, 46 % superior al obtenido en **RC**₀. Conforme se redujo la dosis de teocintle, es decir al avanzar de **RC**₁ a **RC**₃, el rendimiento de grano disminuyó. A pesar de lo anterior, en la **RC**₃ el rendimiento de grano fue 39.4 % superior al de la **RC**₀. Por otra parte, **RC**₂ y **RC**₃ fueron estadísticamente iguales (Cuadro 3).

Cuadro 3. Rendimiento y características agronómicas de cuatro niveles de retrocruzamiento maíz-teocintle, a través de líneas de maíz y fuentes de teocintle. Tlajomulco, Jalisco (1996 PV) y Celaya, Guanajuato (1996 PV y 1997 PV)*.

Retrocruza	Dosis de teocintle (%)	Rend. de grano (kg ha ⁻¹)	Floración masculina (días)	Floración femenina (días)	Altura de planta (cm)	Altura de mazorca (cm)	Acame de raíz (%)	Acame de tallo (%)
RC ₁	25.0	4008 a ^{††}	79 b	79 d	209.7 a	98.7 a	8.8 a	5.1 a
RC ₂	12.5	3855 b	79 b	80 c	195.0 b	85.1 b	6.0 b	4.5 a
RC ₃	6.25	3832 b	79 b	81 b	188.4 c	81.6 c	5.7 b	3.9 b
RC ₀	0	2747 c	81 a	83 a	170.7 d	71.8 d	5.5 b	4.7 a
DMS		137	0.3	0.3	1.9	1.3	1.4	0.8

* 288 observaciones (dos repeticiones en Tlajomulco y tres repeticiones en Celaya).

†† Valores con igual letra dentro de columnas no son estadísticamente diferentes (DMS, 0.05).

Los genotipos con germoplasma de teocintle fueron más precoces que las líneas originales (Cuadro 3). Es de importancia señalar que el carácter floración masculina fue más estable que el de floración femenina, debido a que no se modificó al pasar de RC₁ a RC₃; mientras que los días a floración femenina se incrementaron conforme se redujo la dosis de teocintle. No obstante, la RC₃ fue dos días más precoz que la RC₀ y la diferencia fue estadísticamente significativa (Cuadro 3).

Estos resultados apoyan las posibilidades del uso de especies silvestres y arvenses del género *Zea* en el mejoramiento del maíz cultivado, debido a que al transferir alelos de teocintle al maíz es posible incrementar el rendimiento *per se* de las "líneas recobradas", al modificar las componentes del rendimiento, como lo demuestran los resultados de Casas *et al.* (2001), y simultáneamente reducir la longitud del ciclo biológico, como se muestra en este artículo. Sin embargo, es indeseable que el intervalo entre las dos floraciones sea mayor, debido a que la sincronía floral está asociada con la tolerancia a los factores adversos (Edmeades *et al.*, 1999; Chapman y Edmeades, 1999).

Los retrocruzamientos mostraron diferencias significativas en altura de planta y de mazorca. La RC₁ mostró la mayor altura, pero ésta disminuyó al reducirse la dosis de teocintle (Cuadro 3). Esto era de esperarse porque los genotipos en cada retrocruzamiento tienden a parecerse más al progenitor recurrente (Ferh, 1987; Márquez, 1988).

En cuanto al acame de la raíz se encontró que fue mayor en el retrocruzamiento RC₁, aunque se observa la tendencia de reducirse a medida que disminuye la dosis de teocintle (Cuadro 3). En el acame del tallo, la RC₃ resultó significativamente más resistente que los retrocruzamientos RC₁ y RC₂ y que la línea original (Cuadro 3).

Interacciones entre líneas de maíz y poblaciones de teocintle

La interacción significativa encontrada para el rendimiento de grano se explica por los cambios en la magnitud

de respuesta de las líneas de maíz en combinación con las fuentes de teocintle (Figura 1A). La línea LPC21 tuvo el rendimiento más alto a través de todas las fuentes. En las poblaciones de *Zea mays* ssp. *parviglumis*, la fuente **JA** presentó el mayor rendimiento en combinación con las líneas LPC21, LPC1, LPC2 LPC5 y LPC18; en cambio, Mo17W fue superior con la fuente **MA**.

En las poblaciones de *Zea mays* ssp. *mexicana* se observó que **CH** mostró el mayor rendimiento con las líneas LPC21, LPC1, LPC2 y LPC18, mientras que **MC** fue superior con las líneas LPC5 y Mo17W. En combinación con **ZD**, las líneas disminuyeron su rendimiento comparativamente con las otras fuentes usadas, excepto en Mo17W en donde superó a una de las muestras de *Zea mays* ssp. *mexicana* (**CH**). La línea LPC5 fue la que tuvo la menor expresión con **ZD** (Figura 1A).

En el número de días a la floración masculina y femenina, se mantuvo la tendencia en la precocidad de líneas y fuentes que se presentó en los Cuadros 1 y 2; es decir, las líneas Mo17W y LPC5 se comportaron, a través de todas las fuentes, como las más precoz y la más tardía, respectivamente; **CH** y **MC** fueron las mejores fuentes de precocidad y **ZD** la fuente de ciclo más largo (Figura 1B y 1C). Sin embargo, al considerar en forma individual cada línea en función de las fuentes de teocintle, hubo un comportamiento diferencial en su respuesta; es así como al utilizar la fuente **CH**, todas las líneas redujeron el número de días a la floración masculina y femenina, y cuando se utilizó **ZD** como fuente todas las líneas incrementaron su ciclo de madurez. Pero con las fuentes **OA**, **MA** y **MC** la respuesta de las líneas fue variable; con **OA**, la línea LPC5 redujo su floración masculina y femenina en comparación con **JA**, pero en las líneas LPC21, LPC18 y LPC2 se incrementó; con **MA**, LPC1 y LPC5 incrementaron los días a floración masculina y femenina con respecto a **OA**, mientras que el resto de las líneas lo disminuyeron; con **MC**, la línea LPC5 redujo su floración masculina y femenina en comparación con **CH**, pero en el resto de las líneas se incrementó (Figura 1B y 1C).

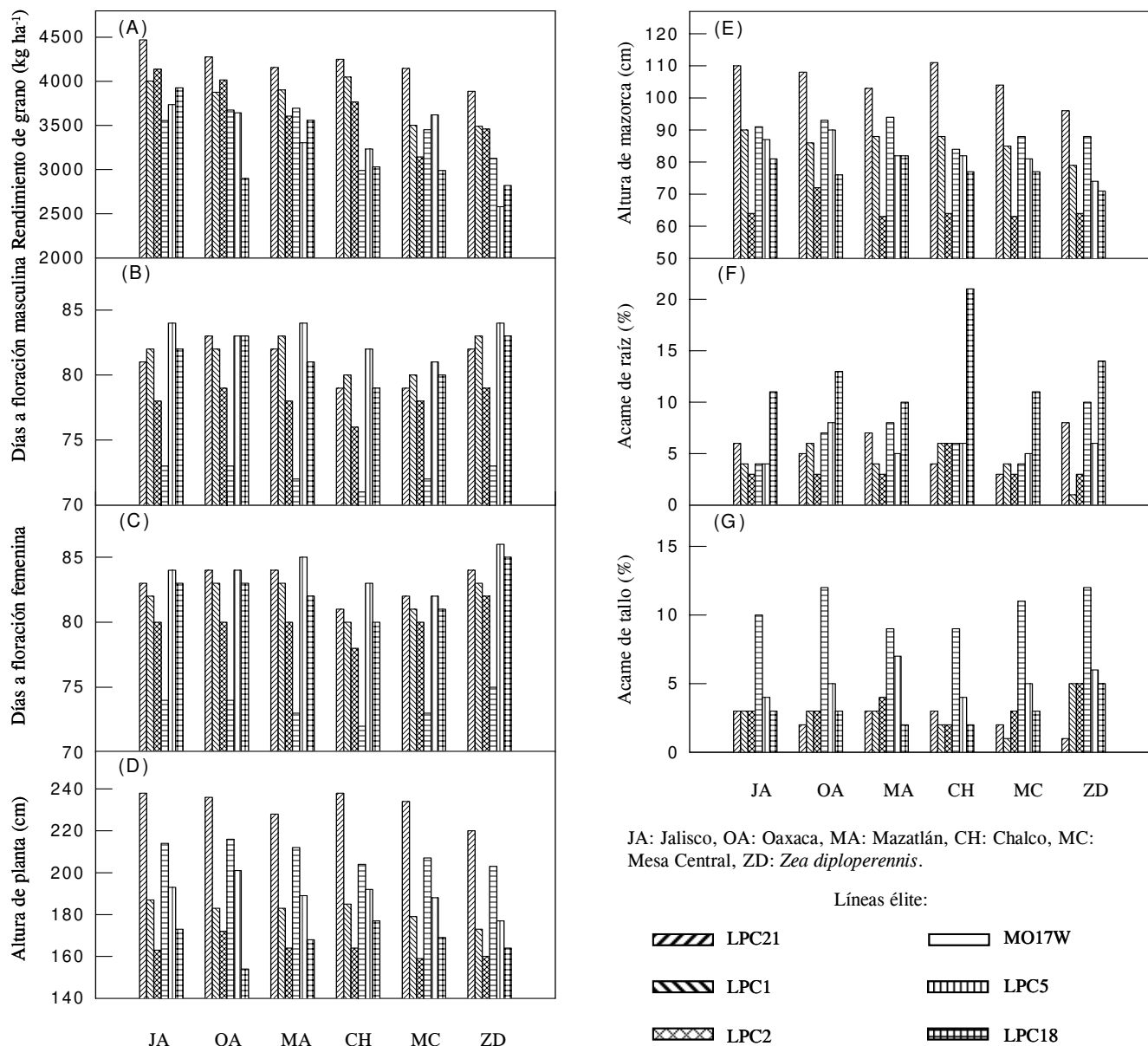


Figura 1. Características agronómicas de seis líneas élite de maíz retrocruzadas con seis fuentes de teocintle. Tlajomulco, Jalisco (1996 PV) y Celaya, Guanajuato (1996 PV, 1997 PV). (A) Rendimiento de semilla; (B) Días a floración masculina; (C) Días a floración femenina; (D) Altura de planta; (E) Altura de mazorca; (F) Acame de la raíz (%); (G) Acame del tallo (%).

Es probable que en las fuentes de teocintle exista también el tipo de acción génica parcialmente dominante, encontrado para el carácter de precocidad en el maíz, el cual fue informado por Sehgal (1963) y Stringfield (1950). De confirmarse lo anterior resultaría de mucho interés, ya que los mejoradores podrían utilizar fuentes silvestres y arvenses del género *Zea* en la formación de variedades mejoradas de maíz mediante metodologías de selección convencionales para ese carácter; de igual modo, permitiría manejar en la forma usual el ciclo biológico del material mejorado.

La interacción significativa entre líneas y fuentes indica la existencia de variabilidad genética entre las fuentes, lo mismo que la interacción alélica específica entre líneas y fuentes de teocintle. Resultados similares fueron informados por Edwards *et al.* (1996) y Edwards y Coors (1996).

A pesar de que no hubo diferencias significativas en la interacción en altura de planta entre líneas y fuentes de teocintle, la tendencia a la ausencia de paralelismo entre líneas, a través de fuentes, muestra que existe una respuesta diferencial, pero en el análisis de varianza, quizás por falta de repeticiones, sólo se detectaron diferencias

significativas entre genotipos, con una probabilidad de $P \leq 0.19$. La línea que interaccionó más a través de las fuentes, fue la LPC18, específicamente con **OA** y **CH** (Figura 1D). En cambio, para la altura de la mazorca, la interacción fue estadísticamente significativa, lo que indica que aún cuando la correlación entre la altura de planta y de la mazorca es alta (Hallauer y Miranda, 1988), la altura de la mazorca fue más sensible a ser modificada al utilizar fuentes de teocintle. Destaca el comportamiento de la línea LPC2, donde la fuente **OA** promovió la altura, mientras que en el resto de las fuentes permaneció sin cambio; de la misma manera, es interesante el comportamiento diferencial entre las líneas LPC21 y Mo17W con la fuente **CH**, donde ésta última promovió la altura de la mazorca en LPC21, pero en Mo17W la redujo (Figura 1E).

Al analizar el porcentaje de acame de la raíz, la interacción estadística significativa se explica por el comportamiento diferencial entre líneas y fuentes. En la combinación de las líneas con las fuentes **JA**, **OA** y **MA**, se observa que al cambiar de la fuente **JA** a **OA** la línea LPC21 tuvo menor acame de raíz que las demás líneas, mientras que LPC2 fue constante en su combinación con las fuentes mencionadas. Al cambiar hacia la fuente **MA**, el porcentaje de acame de raíz disminuyó en las líneas LPC1, LPC5 y LPC18, pero aumentó en LPC2 y LPC21. En general, la línea LPC18 presentó los valores más altos de acame a través de todas las fuentes, especialmente con **CH**. Así también la línea LPC2 dio los mejores resultados a través de todas las fuentes, excepto con **CH** (Figura 1F).

Con relación al acame del tallo, no se presentaron diferencias significativas en la interacción líneas y fuentes, pero al igual que en altura de la planta existe un comportamiento diferencial entre líneas y fuentes. Los cruzamientos con las fuentes **JA**, **OA** y **MA** presentaron los promedios menores de acame y los cruzamientos de líneas con **CH** tuvieron menor porcentaje de acame de tallo que **MC**.

En los cruzamientos con **ZD**, la línea LPC1 presentó el menor porcentaje de acame del tallo. En cambio, Mo17W tuvo los promedios de acame del tallo más altos, a través de todas las fuentes, especialmente con **OA** y **ZD** (Figura 1G).

Estos resultados concuerdan en lo general con los obtenidos por Reeves (1950) y Cohen y Galinat (1984), quienes destacan la importancia de la divergencia genética encontrada entre las fuentes de teocintle y su uso potencial en el mejoramiento genético de líneas de maíz donde la transferencia de alelos favorables de teocintle a maíz dependió, en gran medida, de la línea utilizada y de la fuente donadora.

Interacciones entre líneas de maíz y dosis de teocintle

Al analizar la interacción entre las líneas en función del número de retrocruzamientos (dosis de germoplasma de teocintle), se encontró interacción significativa para rendimiento de grano, al observar que en la RC₁ (25 % de teocintle), las líneas expresaron su mayor potencial de rendimiento de grano, excepto en la LPC1, cuya mayor expresión se obtuvo en RC₂. Conforme se redujo la dosis de teocintle el rendimiento de grano disminuyó, excepto en la línea LPC1. Sin embargo, independientemente de la línea, el rendimiento de los genotipos que contenían teocintle en cualquiera de sus dosis, fue superior que en su versión original (sin teocintle). Las líneas que mostraron la mayor interacción con las dosis de teocintle fueron: LPC1, cuya mayor expresión de rendimiento se obtuvo en RC₂; en las líneas LPC2, LPC5 y LPC18, disminuyó el rendimiento al reducir la dosis de 25 a 12.5 %, pero se incrementó ligeramente con la dosis de 6.25 %. Es importante señalar que Mo17W mantuvo su rendimiento bastante constante a través de todas las dosis, pero superior a la línea original (Figura 2A).

La significancia detectada en las interacciones para número de días a la floración masculina y femenina indica un comportamiento diferencial de las líneas con respecto a la dosis de teocintle. Para ambos caracteres, el número de días a floración aumentó conforme disminuyó la dosis de teocintle, pero aún así fueron más tardías las líneas originales (Figura 2B y 2C). La línea LPC1 fue la que mostró la mayor interacción, ya que disminuyó el número de días a la floración masculina y femenina a medida que se redujeron las dosis de teocintle de RC₁ (25 % de teocintle) a RC₂ (12.5 %) y se incrementaron nuevamente con la dosis de 6.25 %. En las Figuras 2B y 2C se observa que los valores de floración masculina a través de las dosis de teocintle tendieron a ser menos contrastantes que para la floración femenina, lo que parece indicar que la floración masculina es un carácter que se fija más rápidamente que la femenina.

Los resultados anteriores podrían tener implicaciones en el mejoramiento genético de líneas de maíz, ya que además de aprovechar el teocintle para diversificar el germoplasma élite, es posible incrementar el rendimiento de grano *per se* de las líneas, y simultáneamente reducir su ciclo biológico, lo que da la oportunidad de formar variedades mejoradas más precoces y con ventajas adicionales en la producción de grano.

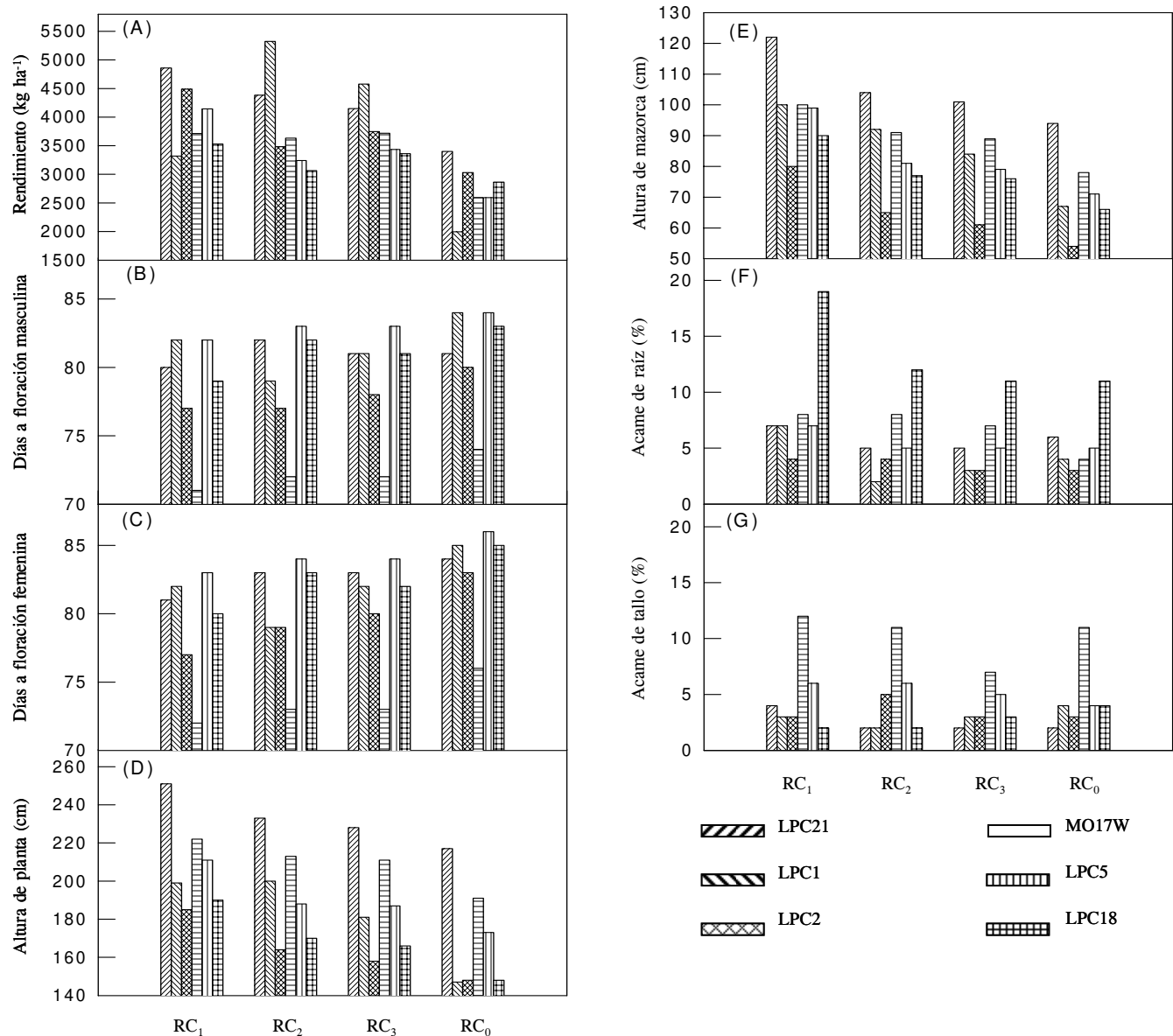


Figura 2. Características agronómicas de seis líneas élite de maíz retrocruzadas con teocintle para obtener cuatro niveles de retrocruzamiento. Tlajomulco, Jalisco (1996 PV) y Celaya, Guanajuato (1996 PV, 1997 PV). (A) Rendimiento de semilla; (B) Días a floración masculina; (C) Días a floración femenina; (D) Altura de planta; (E) Altura de mazorca; (F) Acame de la raíz (%); (G) Acame del tallo (%).

La altura de la planta y de la mazorca disminuyeron conforme se redujo la dosis de teocintle, independientemente de la línea utilizada. La significancia en las interacciones en estos dos caracteres se debe en gran parte a la contribución de la línea LPC1, ya que incrementó su altura de planta al pasar de la dosis de 25 a 12.5 %, pero disminuyó drásticamente en comparación al resto de las líneas cuando se redujo la dosis a 6.25 %. En el resto de las líneas las reducciones a través de las dosis de teocintle fueron similares, lo que indica que las diferencias observadas

en los promedios de altura de la planta y de la mazorca, entre y dentro de las dosis de teocintle, se deben a las diferencias genotípicas de las líneas originales, porque el grado de expresión de estos caracteres es idéntico al señalado en el factor líneas de maíz (Cuadro 1).

La dosis de teocintle modificó significativamente el porcentaje de acame de la raíz (Figura 2F), ya que éste fue menor al disminuir las dosis a 12.5 y 6.25 %, excepto para la línea LPC1. En las líneas LPC18, LPC1 y LPC21, fue

donde más disminuyó el acame de la raíz al bajar la dosis de 25 a 12.5 %, mientras que al reducir la dosis de 12.5 a 6.25 %, el promedio casi no se modificó. Las líneas Mo17W y LPC2 se mostraron estables, indistintamente de la dosis de teocintle.

En el acame del tallo se mantuvo la tendencia de reducción del acame al disminuir la dosis de teocintle de 25 a 12.5 %, excepto en la línea LPC2 donde el valor se incrementó; a dosis de 6.25 % las líneas mostraron valores iguales de acame de tallo que las líneas originales, excepto en Mo17W cuya reducción en el acame fue muy significativa con respecto a la línea original. En acame de raíz, las líneas Mo17W y LPC2 no modificaron su expresión significativamente con la dosis de teocintle, pero en el acame del tallo fueron las que mostraron los cambios más conspicuos, lo que parece indicar que ambos caracteres están gobernados por diferente grupo de alelos.

Discusión general

Se confirmó en este estudio que las fuentes de germoplasma de teocintle utilizadas tienen potencial en el mejoramiento genético del rendimiento de grano y caracteres agronómicos de líneas élite de maíz, ya que fue posible conjuntar caracteres como: mayor rendimiento de grano, precocidad, mayor vigor de la planta, con porcentajes de acame de la raíz y del tallo similares a los de las líneas originales. Las diferencias encontradas entre las fuentes de teocintle y la respuesta diferencial de las líneas abre un campo importante de investigación, debido a que existe amplia diversidad de teocintle *in situ* y *ex situ* (Sánchez *et al.*, 1998), cuya diversidad genética podría ser aprovechada en el mejoramiento de líneas y poblaciones de maíz, a través de selección recurrente.

El método de retrocruzamiento resultó efectivo para introducir germoplasma de teocintle al maíz cultivado; en cuanto a la dosis "óptima" de germoplasma de teocintle, aún cuando el rendimiento de grano fue máximo cuando se utilizó la dosis de 25 % (Cuadro 2 y Figura 1A), es mejor utilizar 6.25 % (RC₃), debido a que se mejoran características importantes como acame de raíz y de tallo (Figuras 2F y 2G) y, además, la mazorca no desarrolla yemas laterales como sucede en la RC₁ y RC₂. Los tamaños y formas de semilla se desarrollan como en el maíz normal, y es posible aprovechar el vigor de la planta debido a una posible heterosis residual del teocintle, similar al efecto encontrado por Márquez-Sánchez (1992) en retrocruzamientos con maíz-maíz. Otra ventaja adicional al utilizar la RC₃, es que a pesar de que las "líneas recobradas" tienen mucha similitud con las originales, se ha observado que dentro de éstas existe diversidad, cuya porción superior puede ser capitalizada para fijar los caracteres mediante autofecundación.

Aún quedan muchas preguntas sin resolver que deberán ser estudiadas en nuevas líneas de investigación como son: a) Estudios de aptitud combinatoria de líneas recobradas o derivadas de poblaciones que contienen teocintle, para confirmar si en las líneas recobradas se mantiene el patrón heterótico de la línea original; b) Patrones heteróticos entre poblaciones de teocintle; y c) Mediante marcadores moleculares, para verificar si se introdujeron alelos que confieren resistencia genética para condiciones adversas como sequía y resistencia a enfermedades, como lo señalan Reeves (1950) y Nault y Findley (1981).

CONCLUSIONES

Se encontraron indicios de que los parientes silvestres y arvenses del maíz conocidos como teocintles, son fuentes importantes de alelos que se pueden aprovechar en el mejoramiento genético del maíz cultivado.

El método de retrocruzamiento fue efectivo para transferir genes de teocintle a líneas élite de maíz cultivado. Esta transferencia de germoplasma incrementó el rendimiento de grano, el vigor de las plantas y la precocidad de las líneas.

Las fuentes *Zea mays* ssp. *parviglumis* Iltis & Doebley fueron las que tendieron a incrementar más el rendimiento de grano de las líneas, mientras que la muestra Chalco de *Zea mays* ssp. *mexicana* (Schrader) Iltis, confirió mayor precocidad.

La RC₃ (6.25 % de teocintle) resultó la mejor dosis de teocintle en las líneas modificadas, porque logró ganancias en rendimiento, vigor de la planta y precocidad, en comparación con las líneas originales, aunque los porcentajes de acame de la raíz y del tallo fueron similares a los de estas últimas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue parcialmente financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a través del proyecto 1588 PB y por la Fundación McKnight a través del proyecto: Conservation of genetic diversity and improvement of crop production in Mexico: A farmer-based approach.

BIBLIOGRAFÍA

- Casas S J F, J J Sánchez G, J L Ramírez D, J Ron P, S Montes H (2001) Rendimiento y sus componentes en retrocruzas maíz-teocintle. Rev. Fitotec. Mex. 24: 17-25.
- Chapman S, G Edmeades (1999) Selection improves drought tolerance in tropical maize populations: II. Direct and correlated responses among secondary traits. Crop Sci. 39: 1315-1324.

- Cohen J I, W C Galinat (1984) Potencial use of alien germplasm for maize improvement. *Crop Sci.* 24: 1011-1015.
- Doebley J, M M Goodman, C W Stuber (1984) Isoenzymatic variation in *Zea* (Gramineae). *Syst. Bot.* 9(2): 203-218.
- Edmeades G O, J Bolaños, S C Chapman, H R Lafitte, M Bänzinger (1999) Selection improves drought tolerance in tropical maize populations: I. Gain in biomass, grain yield, and harvest index. *Crop Sci.* 39: 1306-1315.
- Edwards J W, J O Allen, J G Coors (1996) Teosinte cytoplasm genomes: I. Performance of maize inbreds with teosinte cytoplasm. *Crop Sci.* 36: 1088-1091.
- Edwards J W, J G Coors (1996) Teosinte cytoplasm genomes: 2. Performance of maize hybrids with teosinte cytoplasm. *Crop Sci.* 36: 1092-1098.
- Fehr W R (1987) Principles of Cultivar Development. Volume 1. Theory and Technique. McGraw-Hill. New York. pp: 360-366.
- Hallauer A R, J B Miranda (1988) Quantitative Genetics in Maize Breeding. 2nd Ed. Iowa State University Press. Ames, IA. USA. pp: 267-294.
- Hallauer A R (1990) Methods used in developing maize inbreed. *Maydica* 35:1-16.
- Lambert R J, E R Leng (1965) Backcross response of two mature plant traits for certain corn-teosinte hybrids. *Crop Sci.* 5: 239-241.
- Márquez S F (1988) Genotecnía Vegetal. Métodos-Teoría-Resultados. Tomo. II. AGT Editor. México, D. F. pp: 393-401 y 611-618.
- Márquez-Sánchez F (1992) Backcross theory for maize. II. Additive genetic variance and response to selection. *Maydica* 37: 225-229.
- Miranda C S (1998) El mejoramiento genético del maíz en la época prehispánica. In: *Lecturas en Etnobotánica*. J A C Cuevas S, E Cedillo P, A Muñoz O, P Vera C (eds). Serie Didáctica en Etnobotánica No. 1. Universidad Autónoma Chapingo. México. pp: 267-282.
- Nault L R, W R Findley (1981) *Zea diploperennis*: A primitive relative offers new traits to improve corn. *Home Economics and Natural Resources* 66 (6): 90-92.
- Ramírez D J L, J Ron P, O Cota A (1995a) H-315, híbrido de maíz de ciclo intermedio para la zona subtropical y tropical de México. Folleto Técnico Núm. 3. Campo Experimental Centro de Jalisco, CIPAC, INIFAP. Tlajomulco, Jalisco, México. 20 p.
- Ramírez D J L, J Ron P, J B Maya L, O Cota A (1995b) H-357 y H-358: híbridos de maíz de cruza simple para la zona subtropical y tropical de México. Folleto Técnico Núm. 4. Campo Experimental Centro de Jalisco, CIPAC, INIFAP. Tlajomulco, Jalisco, México. 24 p.
- Reeves R G (1950) The use of teosinte in the improvement of corn inbreds. *Agron. J.* 42: 248-251.
- Ron P J, J L Ramírez D (1991) Establecimiento de ensayos y colección de datos para la evaluación de variedades mejoradas de maíz para el CCVP en el estado de Jalisco. Instructivo. Tema Didáctico No.1. Campo Experimental Forestal y Agropecuario. Zapopan, Jal., México. 25 p.
- Sánchez G J J, J A Ruiz C (1996) Distribución del teocintle en México. In: *Flujo Genético entre Maíz Criollo, Maíz Mejorado y Teocintle: Implicaciones para el Maíz Transgénico*. J A Serratos, M C Willcox, F Castillo (eds). México, D. F. CIMMYT. pp: 20-38.
- Sánchez G J J, T A Kato Y, M Aguilar S, J M Hernández, A López, J A Ruiz C (1998) Distribución y Caracterización del Teocintle. Libro Técnico No. 2. INIFAP, México. 149 p.
- SAS (1983) Guía Introductoria al SAS: Edición revisada. Cary, N. C., USA: SAS Institute Inc. 104 p.
- Sehgal S M (1963) Effects of teosinte and "tripsacum" introgression in maize. *Bussey Inst., Harvard Univ., Cambridge, MA.* 63 p.
- Sehgal S M, W L Brown (1965) Introgression in corn belt maize. *Econ. Bot.* 19 : 83-88.
- Smith J S C, M M Goodman, R N Lester (1981) Variation within teosinte. I. Numerical analysis of morphological data. *Econ. Bot.* 35:187-203.
- Sneep J, A J T Hendriksen (1979) Plant breeding perspectives 1879-1979. Ed. PUDOC. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen. The Netherlands. pp: 242-249.
- Stringfield G H (1950) Heterozygosis and hybrid vigor in maize. *Agron. J.* 42:145-152.