

CRUZAS DE POBLACIONES NATIVAS DE MAÍZ DE LA RAZA CHALQUEÑO: II. GRUPOS GENÉTICOS, DIVERGENCIA GENÉTICA Y HETEROSIS

CROSSES OF NATIVE POPULATIONS OF MAIZE FROM CHALQUEÑO RACE: II. GENETIC GROUPS, GENETIC DIVERGENCE AND HETEROSIS

Jorge Romero Peñaloza^{1*}, Fernando Castillo González¹ y Rafael Ortega Paczka²

¹Colegio de Postgraduados, Instituto de Recursos Genéticos y Productividad, Especialidad de Genética. Km. 36.5 Carr México-Texcoco. CP. 56230 Montecillo, Estado de México. Tel y Fax: 01 (595) 952-0200 y 952-0262. Correo electrónico: fcastill@colpos.colpos.mx. ²Universidad Autónoma Chapingo, Dirección de Centros Regionales. Km. 38.5 Carr. México-Texcoco. CP. 56230 Chapingo, Estado de México. Tel y Fax: 01 (595) 954-5020. Correo electrónico: paczka@taurus1.chapingo.mx

* Autor responsable

RESUMEN

Dentro de la raza Chalqueño de maíz se pueden reconocer diferentes grupos genéticos regionales (GGR) principalmente con base en su origen geográfico y características de grano. El objetivo de esta investigación fue determinar el comportamiento agronómico de esos GGR y su heterosis, así como las relaciones entre la heterosis y la divergencia genética. Cuarenta y nueve poblaciones nativas sobresalientes de Chalqueño, agrupadas en 12 GGR y once de razas cercanas, se cruzaron con tres probadores de esta misma raza (VS-22, Méx-301 y Prob-3). Las 111 cruvas intervarietales obtenidas y sus progenitores fueron evaluadas en 1998 en dos ambientes. La heterosis estuvo asociada con la divergencia genética. En orden decreciente la heterosis con el grupo de probadores fue como sigue: GGR Oaxaca (Cajete), Razas cercanas a Chalqueño, Durango-Zacatecas, Michoacán I (Bajío) e Hidalgo; con los GGR restantes en promedio no hubo heterosis. La divergencia genética dentro de la raza Chalqueño se explicó como respuesta al proceso de selección bajo diferentes condiciones naturales, agronómicas, para distintos usos, así como también por infiltración genética de otras razas.

Palabras clave: *Zea mays* L., recursos genéticos, cruvas intervarietales, divergencia genética, heterosis intrarracial, México.

SUMMARY

Within the Chalqueño maize race, different regional genetic groups (RGG) can be distinguished, mainly on the basis of geographic origin and kernel traits. The objective of this research was to determine the agronomic performance of these RGG and their heterosis, as well as the relationship between the heterosis and genetic divergence. Forty-nine outstanding native populations of Chalqueño, grouped in twelve RGG and eleven races closely related to Chalqueño, were crossed with three Chalqueño testers (VS-22, Mex-301, and Tester-3). The 111 intervarietal crosses obtained and their parents were evaluated in 1998 in two environments. Heterosis was associated with genetic divergence. In decreasing order, heterosis within the group of testers was as follows, the highest were the RGG Oaxaca (Cajete), races closely related to Chalqueño, Durango-Zacatecas, Michoacán I (Bajío) and Hidalgo; no heterosis was found on the other RGG. The genetic divergence within the Chalqueño race was explained mainly as a response to different natural, agronomic and cultural conditions of selection processes, and also by introgression with other races.

Recibido: 4 de Diciembre del 2000.

Aceptado: 22 de Noviembre del 2001

Index words: *Zea mays* L., genetic resources, intervarietal crosses, genetic divergence, intrarracial heterosis, México.

INTRODUCCIÓN

Los maíces de la raza Chalqueño se cultivan principalmente en extensas áreas de los Valles Altos Centrales de México (1 900 a 2 700 msnm). En estos valles las variedades criollas ocupan más de 95 % de la superficie cultivada de maíz (Vasal *et al.*, 1995) El color del grano es diverso, blanco, crema, amarillo, rojo, azul o negro, cada cual con características agronómicas y usos antropocéntricos específicos (Herrera, 1999). La planta es usualmente alta, con tolerancia a la sequía y a bajas temperaturas pero susceptible a las heladas. La mayoría de los productores conservan poblaciones nativas por periodos de 20 o más años. Esto porque son maíces que están bien adaptados y producen grano de calidad; también las mejoran genéticamente mediante la selección tradicional, la cual consiste en escoger para semilla a las mejores mazorcas, por su tamaño, tipo de grano, sanidad y otras características deseables, en función de los usos específicos que les dan.

El origen del maíz Chalqueño se ubica probablemente en la región de Chalco-Amecameca, Edo. de México, de donde toma su nombre (Wellhausen *et al.*, 1951), esta región podría ser el centro de dispersión hacia el resto de país.

La diversidad genética del maíz de la raza Chalqueño es amplia. La correspondiente a la región de Chalco-Amecameca, Herrera (1999) la subdivide en tres grupos: Chalqueño Cremas, Chalqueño Palomos y Elotes Chalqueños. Este autor además identifica formas intermedias entre Chalqueño y otras razas, manifestándose dicha diversidad como resultado de los procesos de selección bajo

domesticación. Wellhausen *et al.* (1951) señalan que en otras regiones ubicadas a altitudes entre 2000 y 2400 msnm se siembran formas semejantes al Chalqueño en condiciones de humedad residual. Es de esperarse que estas formas tengan diferencias genéticas por la evolución bajo domesticación diferencial.

El Chalqueño guarda relaciones y semejanzas con otras razas. El parentesco entre las razas Palomero Toluqueño, Cónico, Chalqueño y Cacahuacintle está bien documentado entre varios autores, entre otros por Wellhausen *et al.* (1951), Doble *et al.* (1985), y Sánchez y Goodman (1992). Sin embargo, presentan diferencias genéticas como resultado del proceso de selección natural y artificial a que han estado sujetas y que hacen a dichas razas en lo específico distintas o divergentes entre sí (Wellhausen *et al.*, 1951; Ortega y Sánchez, 1989).

En ocasiones los productores rurales realizan cruza intervarietales mezclando las semillas que son de su interés o sembrándolas en surcos intercalados y dejándolas en polinización libre. Sin embargo, fue Beal en 1881 quien propuso las cruza intervarietales como método de mejoramiento, a partir de que obtuvo cruza con mayor rendimiento que el promedio de los progenitores (Molina, 1964).

La heterosis que se expresa en las cruza intervarietales es variable, y guarda relación con la divergencia genética de los progenitores (Moll *et al.*, 1962; Rivera, 1977). Generalmente es mayor entre razas que dentro de razas (Rivera, 1977), o entre progenitores de diferentes regiones que de una misma región (Moll *et al.*, 1962), aunque existen ciertos límites de divergencia genética para la expresión de heterosis (Moll *et al.*, 1965).

La heterosis se define como el incremento en tamaño, rendimiento, vigor, resistencia a plagas y enfermedades, resistencia a factores ambientales adversos, etc., de la descendencia sobre los progenitores (Shull, 1948). También es un indicador de la divergencia genética como causa, pero su ausencia no necesariamente infiere falta de divergencia, debido a la cancelación de efectos de dominancia de alelos desfavorables en algunos locus (Cress, 1966).

No obstante que diversos estudios (Rivera, 1977; Hernández, 1994; Balderrama, 1996) han mostrado que la heterosis dentro de poblaciones de la raza Chalqueño es reducida, se consideró conveniente hacer una investigación amplia para corroborar esos resultados, ya que es muy conveniente encontrar combinaciones que conserven la adaptación y características de esta raza.

Con base en los antecedentes señalados y como parte del proyecto "Milpa"¹, que entre otros propósitos busca mejorar los maíces criollos de la región Chalco-Amecameca, se realizó la presente investigación con los siguientes objetivos: a) Contribuir al conocimiento de la diversidad genética de la raza de maíz Chalqueño y sus grupos genéticos regionales; b) Estimar la heterosis intraracial y su relación con la divergencia genética; y c) Conocer la posible relación filogenética entre grupos genéticos regionales, particularmente con el grupo de probadores por la eventual expresión de heterosis.

La hipótesis central de la investigación es que la expresión de heterosis intervarietal dentro de la raza de maíz Chalqueño puede guardar relación con la divergencia geográfica y ésta a su vez con la divergencia genética de los progenitores. A mayor divergencia geográfica o divergencia genética mayor heterosis intraracial.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material genético

El material genético se integró por 49 poblaciones nativas de la raza Chalqueño sobresalientes en rendimiento de grano, 11 poblaciones de seis razas cercanas a Chalqueño, tres probadores (Méx-301, VS-22 y Prob-3), 111 cruza intervarietales de las poblaciones con los probadores, donde las primeras fungieron como hembras y los segundos como machos (en la mayoría de las poblaciones se lograron sólo dos cruza y en pocas las tres), más 8 híbridos utilizados como testigos. Las poblaciones nativas de Chalqueño se agruparon, según su origen geográfico y características de grano, en 12 grupos genéticos regionales (Cuadro 1).

El grupo de Razas cercanas lo formaron las poblaciones: Méx-555 y Pue-75 de Cónico; Oax-28, Oax-39 y Oax-46 de Bolita; Gto-144 de Cónico Norteño; Méx-5 de Palomero Toluqueño; Méx-7 de Cacahuacintle; Mich-55, Gto-142 y Gto-208 de Celaya. Los ocho híbridos recomendados para las condiciones de Valles Altos, fueron: CP-HS-2, CDH101D, HV-Campesino-3, H-Jornalero-2, Chapingo-3, Halcón, H-33 y H-129.

Algunas de las poblaciones nativas usadas en las cruza fueron seleccionadas por haber sido sobresalientes en rendimiento de grano *per se* por LAMP (1991), Hernández (1994), Balderrama (1996) y Herrera (1999), por ser progenitores de híbridos (Pue-75 y Tlax-151) (Gámez *et al.*, 1996), o por tratarse de muestras típicas de alguna de las razas según Wellhausen *et al.* (1951) u Ortega *et al.* (1991). En cambio, los probadores se eligieron por su buen comportamiento *per se* y alta aptitud combinatoria

Cuadro 1. Grupos genéticos regionales de poblaciones nativas de la raza Chalqueño que intervinieron en los cruzamientos.

Grupo genético regional	Poblaciones nativas de la raza Chalqueño
Durango-Zacatecas	Dgo-2, Dgo-31, Dgo-189 y Zac-66
Hidalgo	Hgo-3, Hgo-4, Hgo-7, Hgo-86, Hgo-88 e Hgo-128
Toluca-Atlaquemulco	Méx-2, Méx-158, Méx-177 y Criollo de Almoloya
Texcoco-Cuautitlán	Méx-43, Méx-263, Méx-304, Méx-475, Méx-490, Méx-495, Méx-518, Méx-552 y Méx-701
Chalco Cremas	Méx-520, Méx-524, Méx-525, Méx-527, Méx-529, Méx-530, Méx-547, Méx-548, Méx-567, Méx-568, Méx-568 y Méx-682
Chalco Palomos	Méx-528, Méx-531, Méx-566 y Méx-661
Michoacán I (Región Bajío)	Mich-21, Mich-22 y Mich-391
Michoacán II (Región Mtsseta Purépecha)	Mich-323, Mich-329 y Mich-331
Oaxaca (Maíz de "Cajete")	Oax-492
Puebla	Pue-359
Querétaro	Qro-46
Tlaxcala	Tlax-151

general. Las cruces se llevaron a cabo en 1997 en Montecillo, Edo. de México, bajo punta de riego, usando a las poblaciones como hembras y a los probadores como machos.

Localidades de evaluación y diseño experimental

La evaluación se realizó en dos localidades o ambientes representativos de las condiciones de cultivo del Chalqueño: Poxtla bajo humedad residual con presencia de una fuerte sequía después de la siembra (ambiente desfavorable) y Tecamac en punta de riego (ambiente favorable), ambas en el Estado de México (Cuadro 2).

Cuadro 2. Características de los ambientes de evaluación de cruces intervarietales, progenitores e híbridos testigos. 1998.

Variable	Localidad o ambiente	
	Poxtla	Tecamac
Municipio	Ayapango, Edo. de México.	Tecamac, Edo. de México.
Altitud (msnm)	2 440	2 260
Clima*	C(w ₂)	BS _{ik} '
Precipitación pluvial (mm)	800 a 1 000, con sequía en abril y mayo.	550 a 650, con dos riegos.
Relieve	Llanura	Llanura lacustre
Suelos	Regosol o Andosol	Feozem
Sistema de cultivo	Humedad residual	Punta de riego

*: C(w₂): Clima templado subhúmedo el más húmedo de los subhúmedos, temperatura media anual entre 12°C y 18°C, relación precipitación/temperatura mayor que 55. De igual forma el BS_{ik}': Clima semiseco templado con verano fresco, temperatura promedio anual entre 12°C y 18°C, relación precipitación/temperatura mayor que 22.9 (García, 1973).

El diseño experimental fue un látice triple rectangular 13x14 (repetiendo algunos testigos para completar los 182 tratamientos). La parcela experimental constó de dos surcos de cinco metros de largo y 90 cm de ancho, 50 cm entre matas, dos plantas por mata, 44 plantas por parcela equivalente a 48 000 plantas ha⁻¹. En la localidad de Poxtla el experimento se sembró el 24 de abril con escasa humedad residual, y el de Tecamac el 7 de mayo de 1998.

A este último le proporcionaron dos riegos: el de siembra y uno de auxilio 15 días después. Las prácticas agrícolas en ambos experimentos fueron con apego a la tecnología regional: eliminación del teocintle (*Zea mexicana* raza Chalco), dos escardas, aporque y tercera escarda (o cajón), eliminación de la maleza "chayotillo" (*Sicyos deppei*), fertilización con la fórmula 100-40-0 en dos aplicaciones (en la primera escarda todo el fósforo y la mitad del nitrógeno, y en el "cajón" o último aporque el resto del nitrógeno). No hubo problemas de plagas.

Variables

Las variables estudiadas fueron rendimiento de grano (kg ha⁻¹) estandarizado a 14 % de humedad, sobrevivencia de plantas en porcentaje (población real por parcela/población teórica, en la etapa de floración femenina), días a 50 % de plantas con floración femenina, altura de planta y de mazorca (cm) con base en tres plantas representativas por parcela; ancho y longitud de mazorca (cm), número de hileras de grano, cantidad de grano en porcentaje (relación grano/mazorca). Para estas últimas se tomó una muestra representativa de cuatro mazorcas por parcela. Asimismo, se midió longitud y ancho de grano (cm) con una muestra al azar de 10 de ellos.

Análisis estadístico

El diseño de látice mostró escasa ventaja en eficiencia respecto al bloques completos al azar con base en el cociente de los errores experimentales (de 0 a 8 % en la mayoría de las variables), razón por la cual los análisis estadísticos se realizaron sin considerar los bloques incompletos. El modelo combinado o con ambas localidades fue: $Y_{ijk} = \mu + L_k + B(L)_{j(k)} + GGR_i + GGRL_{ik} + E_{ijk}$ (Martínez, 1988), donde: Y_{ijk} es el valor observado del grupo genético regional i en la localidad k del bloque j . μ es la media general, L_k es el efecto de la k -ésima localidad, $B(L)_{j(k)}$ es el efecto del j -ésimo bloque anidado en la

k-ésima localidad, GGR_i es el efecto del i-ésimo grupo genético regional, $GGRL_{ik}$ es el efecto de interacción del i-ésimo grupo genético regional con la k-ésima localidad, y E_{ijk} es el error experimental del j-ésimo bloque en la k-ésima localidad del i-ésimo grupo genético regional.

Para la comparación múltiple de medias se utilizó la Diferencia Significativa Honesta de Tukey (DSH) y en pocos casos la DMS cuando la primera no detectó las diferencias significativas entre promedios dados por la prueba de F en el análisis de varianza, ambas con 0.05 de probabilidad de error Tipo I. Asimismo, se obtuvo el coeficiente de correlación lineal simple entre heterosis con la distancia geográfica y la distancia cuadrada de Mahalanobis, esta última como indicador cuantitativo de divergencia genética (Goodman, 1967), obtenida con el análisis canónico discriminante de SAS.

Heterosis

La heterosis se obtuvo respecto al promedio de los dos progenitores (HP), de la población nativa o hembra (HH) y del probador o macho (HM), así: $HP = \text{Cruza} - (H + M)/2$; $HH = \text{Cruza} - H$ y $HM = \text{Cruza} - M$, donde H = Hembra o población nativa y M = Macho o probador.

Análisis por taxonomía numérica

Los análisis de agrupación y validación de grupos genéticos regionales se realizaron con los análisis canónico discriminante y de conglomerados, este último con el coeficiente de distancia euclidiana y ligamiento promedio,

como medida de distancia y método de agrupamiento, respectivamente. Estos análisis se efectuaron con las variables seleccionadas por su mayor estabilidad a través de localidades, estabilidad medida por el índice $r = \text{CMP}/(\text{CML} + \text{CMLP})$, donde CMP, CML y CMLP, son el cuadrado medio de poblaciones, localidades y de la interacción de localidades por poblaciones, respectivamente (Goodman y Paterniani, 1969). Se utilizó el promedio de ambas localidades y el paquete SAS (SAS, 1995).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Grupos genéticos regionales, divergencia genética y heterosis

El análisis de varianza combinado (ambas localidades) se realizó tanto reuniendo cruza y poblaciones nativas, como separándolas. Hubo diferencias altamente significativas ($p \leq 0.01$) en los análisis de cruza más poblaciones, cruza solas y poblaciones solas, entre promedios de grupos genéticos regionales en rendimiento de grano, floración femenina y altura de planta. En cambio, en la interacción de grupos genéticos con localidades sólo se presentó significancia estadística en las dos primeras variables (Cuadro 3). En el análisis por separado de las cruza la interacción de grupos genéticos con probadores resultó altamente significativa para el rendimiento de grano y floración femenina, mas no para altura de planta. No hubo diferencias estadísticas significativas en porcentaje de sobrevivencia de plantas (a la floración femenina) para los promedios de grupos genéticos regionales ni en la interacción de este factor con ambientes.

Cuadro 3. Cuadros medios del análisis de varianza combinado de los grupos genéticos regionales. Tecamac y Poxtla, Edo. de México, 1998.

Variables	Cuadros medios y significancia de la prueba de F					CV(%)
	Localidades	Bloques(Loc)	GGR ⁺	GGR Loc	Error	
a) Cruzas intervarietales y poblaciones nativas:						
Rendimiento (kg ha ⁻¹)	1374213413**	22892887	16988650**	8630927**	1292033	26.1
Floración femenina (días)	74597.1**	121.92	1632.13**	81.85*	43.73	6.3
Altura de planta (cm)	619217.9**	4712.34	11021.36**	1087.0ns	722.4	9.8
Sobrevivencia de plantas (%)	41968.7*	4578.6	243.6ns	134.5ns	231.9	22.9
b) Sólo poblaciones nativas:						
Rendimiento (kg ha ⁻¹)	506245829**	21323187	2174443*	2958187**	1184058	29.1
Floración femenina (días)	26519.5**	72.6	608.8**	28.19ns	52.0	6.7
Altura de planta (cm)	279117.8**	4103.3	7560.4**	788.4ns	690.4	9.7
Sobrevivencia de plantas (%)	46253.7ns	12072.2	107.5ns	82.1ns	161.5	19.8
c) Sólo cruza intervarietales:						
Rendimiento (kg ha ⁻¹)	973845234**	9419921	10354629**	5100065**	936923	21.5
Floración femenina (días)	63260.5**	158.3	1238.3**	65.1*	30.9	5.3
Altura de planta (cm)	425135.3**	4193.6	5585.9**	1033.1ns	635.2	9.1
Sobrevivencia de plantas (%)	15412.5**	350.0	304.5ns	71.9ns	190.1	20.3

** , * y ns: Diferencias estadísticas con $P \leq 0.01$, $P \leq 0.05$ y no significativo, respectivamente.

⁺: Grupos genéticos regionales.

Considerando juntas a cruzas y poblaciones, los grupos genéticos regionales con mayor promedio en rendimiento de grano *per se* de ambas localidades o combinado fueron: Michoacán I (Bajío), Durango-Zacatecas y Oaxaca (Cajete), los cuales igualaron estadísticamente al grupo de probadores y testigos, con 4 628 kg ha⁻¹ a 4 679 kg ha⁻¹, mientras que los testigos produjeron 5 566 kg ha⁻¹ (Cuadro 4). Estos mismos grupos también sobresalieron por el buen comportamiento de sus poblaciones nativas solas, con rendimientos de 3 980 a 4 114 kg ha.

El grupo Oaxaca, constituido por Oax-492 y sus cruzas con VS-22 y Prob-3, se diferenció del resto por ser muy tardío (133 días a floración femenina), así como por el mayor porte o altura de planta (318 cm); esta muestra procede del municipio de Santiago Tillo de la región de las Mixtecas Oaxaqueñas donde se le conoce como maíz de "Cajete".

En el grupo genético regional Michoacán I (Bajío) participaron Mich-21, Mich-22, Mich-391 y siete de sus cruzas. Las poblaciones provienen de la Ciénega de Zacapu y de Zamora-Jiquilpan, cultivadas en punta de riego y quizá también en humedad residual. Por su parte, el grupo Durango-Zacatecas se integró por Dgo-2, Dgo-31, Dgo-189, Zac-66, y 12 de sus cruzas; tales poblaciones son originarias de áreas con clima BSik o semiseco templado (500 a 600 mm de lluvia anual), al igual que Oax-492, de modo que han evolucionado a una condición ambiental y quizá

también de manejo agronómico bastante similares. Entre los grupos de menor rendimiento de grano se ubicaron: Toluca-Atlaconulco, Chalco Cremas, Chalco Palomos y Tlaxcala, éste último seguramente por ser de ciclo precoz (96 días a floración femenina).

La ausencia de significancia estadística en la sobrevivencia de plantas, fue un indicador de la capacidad de adaptación similar a los ambientes de evaluación de los distintos grupos genéticos regionales. Esto es relevante, ya que entonces las diferencias estadísticas en el rendimiento de grano y demás variables agronómicas obedecieron principalmente a la expresión genética promedio de cada grupo genético regional, pero no a problemas por diferencias en emergencia (toda la semilla era del ciclo anterior) ni a la posterior sobrevivencia mayor de plantas de alguno de los grupos. Con esto no se quiere negar la existencia de este problema en algunos materiales genéticos, sino mostrar que no es la explicación de las diferencias en el comportamiento de dichos grupos genéticos en las variables estudiadas.

La interacción de grupos genéticos regionales con los probadores fue altamente significativa ($p \leq 0.01$), ya que en el rendimiento de grano hubo una respuesta diferencial de los primeros en función de los segundos y por ende la posibilidad de identificar al probador más apropiado para cada grupo genético regional. Los rendimientos superiores (de 5 125 a 5 694 kg ha⁻¹) se obtuvieron entre Méx-301

Cuadro 4. Promedios ignorando localidades de rendimiento de grano, floración femenina, altura de planta y porcentaje de sobrevivencia por grupos genéticos regionales, híbridos testigos y probadores. Tecamac y Poxtla, Edo. de México. 1998.

Grupo genético regional	Número de cruzas más poblaciones, probadores y testigos	Rendimiento juntas cruzas y poblaciones (kg ha ⁻¹)	Rendimiento sólo de cruzas (kg ha ⁻¹)	Número de poblaciones nativas	Rendimiento sólo de poblaciones nativas (kg ha ⁻¹)	Floración femenina sólo de poblaciones nativas (días)	Altura de planta sólo de poblaciones nativas (cm)	Sobrevivencia de plantas sólo de poblaciones nativas (%)
Híbridos (testigos)	8	5 566	-	-	-	100	259	66
Probadores	2	4 713	-	-	-	101	265	71
Michoacán I (Bajío)	10	4 679	4 921	3	4 114	114	280	65
Durango-Zacatecas	16	4 654	4 879	4	3 980	110	280	63
Oaxaca (Cajete)	3	4 628	4 935	1	4 016	133	318	64
Hidalgo	19	4 392	4 687	6	3 753	108	278	63
Texcoco-Cuautitlán	28	4 383	4 525	9	4 081	105	276	65
Razas cercanas	28	4 332	4 936	11	3 306	101	238	62
Querétaro	3	4 312	4 521	1	3 894	117	293	62
Michoacán II (Región Meseta Purépecha)	11	4 296	4 542	3	3 640	105	274	65
Puebla	1	4 207	-	1	4 207	103	280	62
Toluca-Atlaconulco	14	3 842	3 946	4	3 493	100	266	64
Chalco Cremas	27	3 809	3 847	12	3 744	107	270	65
Chalco Palomos	9	3 666	3 706	4	3 615	105	268	64
Tlaxcala	2	3 564	3 936	1	3 192	96	240	52
DSH (0.05)	181	1 053	902	60	835+	10	34	ns

+: Sólo aquí corresponde a la DMS (0.05).

ns: No hubo diferencias estadísticas significativas en el análisis de varianza ($P \leq 0.05$), tampoco en el análisis por de las cruzas solas o por separado, ni en el de las cruzas más poblaciones nativas juntas.

con el grupo Razas cercanas, así como entre VS-22 con Oaxaca (Cajete), Durango-Zacatecas y Michoacán I (Bajío). Estas relaciones plantean que para el logro de mejores resultados en las cruzas intervarietales dentro del Chalqueño, es conveniente contar con poblaciones nativas de buen potencial de rendimiento de grano y con un probador que posea cierto grado de mejoramiento genético, situación que al parecer no exigen las cruzas intervarietales del Chalqueño con otras razas en razón de su mayor divergencia genética (cruzas interraciales).

En la Figura 1 los grupos genéticos aparecen ordenados de menor a mayor distancia geográfica promedio respecto al grupo de probadores, y puede apreciarse un incremento del rendimiento promedio de las cruzas conforme aumenta dicha distancia. Asimismo, desde el punto de vista gráfico se observa que el Méx-301 tendió a ser el mejor probador en cinco grupos genéticos regionales, VS-22 en cuatro y el Prob-3 únicamente en uno.

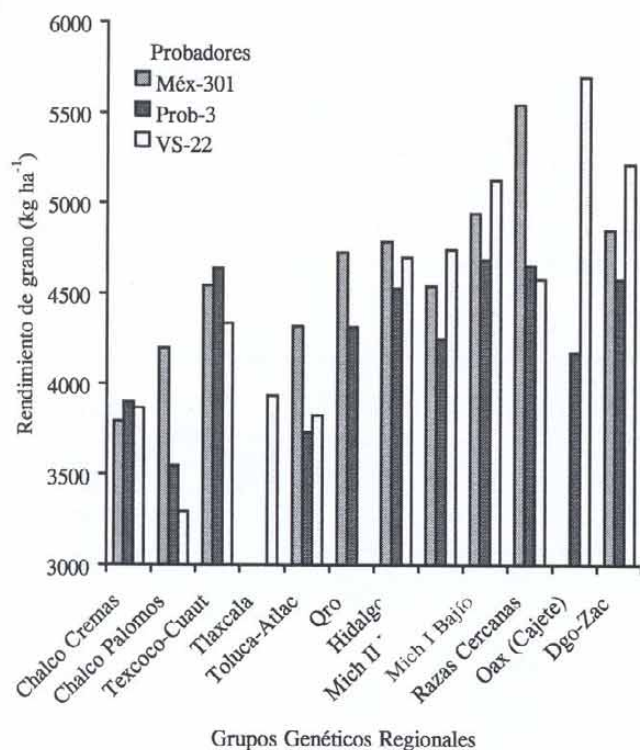


Figura 1. Rendimiento de grano (ignorando localidades) de cruzas intervarietales por grupos genéticos regionales en función de la distancia geográfica (de menor a mayor) a los probadores. Tecamac y Poxtla, Edo. de México. 1998.

Los grupos genéticos regionales exhibieron diferencias estadísticas significativas en los tres tipos de heterosis del rendimiento de grano: respecto al promedio de los dos progenitores (HP), de la población nativa (HH) y del probador (HM); éste último fungió generalmente como el

mejor progenitor. En esta investigación se consideró a la heterosis con respecto al probador la de mayor interés, al poder relacionarla más directamente con la divergencia geográfica y genética, mientras la heterosis respecto a la población nativa está asociada con la capacidad de expresión promedio de heterosis dentro de cada grupo genético regional.

Entonces, la heterosis en rendimiento respecto al probador en Oaxaca (Cajete), Razas cercanas, Durango-Zacatecas, Michoacán I (Bajío) e Hidalgo (Cuadro 5), significa que en promedio las cruzas superaron a los probadores y que tales grupos genéticos expresaron los mayores efectos heteróticos. Dichos grupos genéticos sobresalieron también por el alto rendimiento de sus cruzas y poblaciones nativas, exceptuando razas cercanas cuyas poblaciones se ubicaron entre las inferiores. Estos grupos genéticos y los probadores exhibieron mayor divergencia genética en razón de la mayor expresión de heterosis, lo que se pudo confirmar también con su respectiva distancia cuadrada de Mahalanobis la cual fue estadísticamente significativa. En los grupos restantes dicha heterosis fue nula (o negativa), lo que explica su escasa divergencia genética y, en congruencia con esto, la distancia cuadrada de Mahalanobis no resultó significativa en la mayoría de ellos; fueron Tlaxcala, Toluca-Atzacomulco, Chalco Cremas y Chalco Palomos los que observaron la menor heterosis, con valores de -551 a -937 kg ha^{-1} , además de resultar estadísticamente inferiores en rendimiento (por $\text{DMS} \leq 0.05 = 725$ kg ha^{-1}).

Los Chalco Cremas y Chalco Palomos mostraron divergencia genética con los probadores, a pesar de tener un origen geográfico muy cercano, pero no exhibieron heterosis respecto al probador. Es decir, dos grupos genéticos con origen geográfico similar pueden ser genéticamente disímiles y no presentar heterosis al cruzarse. La expresión de heterosis es un indicador o consecuencia de divergencia genética como causa, aunque la ausencia de ella no necesariamente infiere falta de divergencia (Cress, 1966). Es probable que las cruzas intervarietales no sean un buen esquema de mejoramiento para rendimiento en los grupos Chalcos, en particular en los Palomos, los cuales tienen además la particularidad del grano blanco y semiharinoso, cuyo uso es también específico para tamales, características que en la cruce intervarietal se ven alteradas al utilizar un probador de grano crema semicristalino, lo que se evitaría si el probador fuera del mismo grupo genético. Para los Chalcos parece más adecuada la selección recurrente por la necesidad de conservar mejor sus buenas características de mazorca y grano, a la vez que puede funcionar para reducir la altura de planta y con ello el acame.

Cuadro 5. Heterosis combinada (ignorando localidades) del rendimiento de grano respecto al promedio de los dos progenitores, población nativa y probador, por grupos genéticos regionales. Tecamac y Poxtla, Edo. de México, 1998.

Grupo Genético Regional	F	Heterosis respecto al probador		Heterosis respecto al progenitor medio		Heterosis respecto a la población		DIS	DIS
		kg ha ⁻¹	%	kg ha ⁻¹	%	kg ha ⁻¹	%	MAH	GEO (km)
Oaxaca (Cajete)	2	506a	11.2	712a	16.7	920a	22.8	61.1**	368
Razas cercanas	17	317a	6.6	660a	15.2	1 028a	32.8	11.5*	525
Durango-Zacatecas	12	280a	6.3	589a	14.2	899a	25.5	25.9**	700
Michoacán I (Bajío)	7	273a	6.1	525a	12.0	778a	19.5	13.0*	385
Hidalgo	13	27a	0.7	475a	11.1	923a	25.1	12.9*	105
Michoacán II (Meseta Purépecha)	8	-84a	-1.6	402a	9.8	899a	24.6	9.3ns	297
Texcoco-Cuautitlán	19	-85a	-1.5	97a	2.2	278a	6.9	4.5ns	60
Querétaro	2	-133a	-2.7	247a	5.7	627a	16.1	16.7ns	160
Tlaxcala	1	-551b	-12.2	96a	2.5	743a	23.2	24.5ns	90
Toluca-Atlatomulco	10	-641b	-14.0	-107b	-2.8	460a	13.4	11.4ns	125
Chalco Cremas	15	-789b	-16.7	-311b	-6.7	23b	1.3	17.3*	20
Chalco Palomos	5	-937b	-20.3	-112b	-2.8	714a	28.0	21.1**	20
DMS (P ≤ 0.05)	111	725	-	673	-	823	-	-	-

F: Número de cruzas que participaron en ese grupo genético regional.

DISMAH: Distancia cuadrada de Mahalanobis entre el grupo de probadores y de las poblaciones nativas como grupo genético regional. Estimador de divergencia genética, que debe ser tomado con cautela debido al reducido número de variables involucradas (sólo ocho) en la estimación.

DISGEO: Distancia geográfica promedio horizontal (km) entre el lugar de origen de los probadores y de las poblaciones nativas, según grupo genético regional.

*, ** y n.s: Diferencias estadísticamente significativa ($P \leq 0.05$), altamente significativa ($P \leq 0.01$) y no significativa, respectivamente.

a y b: Grupo estadísticamente superior e inferior, respectivamente, en cada columna.

El coeficiente de correlación lineal simple entre la heterosis respecto al probador (HM) y distancia geográfica como medida de divergencia genética se estimó en 0.79*, siendo el mismo valor entre ésta y la heterosis sobre el progenitor medio (HP), mientras la correlación entre la distancia de Mahalanobis con la HM se estimó en 0.75* y con la HP en 0.69*. Por su parte, entre la medida empírica de divergencia genética y la HP, Rivera (1977) obtuvo una correlación de 0.81** y Moll *et al.* (1965) de 0.97**, quienes asignaron un número como indicador de divergencia genética en función del origen regional de los genotipos progenitores de maíz que cruzaron. Esto significa que a mayor divergencia genética hay mayor expresión de heterosis (Moll *et al.*, 1962; Rivera, 1977), aunque existen ciertos límites donde la heterosis es máxima (Moll *et al.*, 1965).

Puede apreciarse que el valor de las correlaciones entre la heterosis y la distancia geográfica fue sensiblemente mayor que entre aquélla y la distancia cuadrada de Mahalanobis. Esto se explica porque la distancia geográfica puede ser grande en función de las regiones de origen de los progenitores, pero ello no necesariamente se expresa en altas diferencias genéticas y tampoco en una mayor distancia cuadrada de Mahalanobis.

La divergencia genética entre probadores y razas cercanas (Cuadro 5), estimada mediante la distancia cuadrada de Mahalanobis, puede deberse a que se trata de cruzas interraciales de Chalqueño con Celaya, Bolita, Cónico, Cacahuacintle y Cónico Norteño. En el Cuadro 5 también resalta la divergencia de los probadores con Oaxaca (Ca-

jete) y Durango-Zacatecas, lo que se explica porque en las regiones de origen de las poblaciones con respecto a los probadores existen diferentes formas de manejo y condiciones ambientales, en particular climáticas. Por su parte, la divergencia genética entre probadores y poblaciones nativas del grupo Michoacán I (Bajío) e Hidalgo presumiblemente se pueden deber a manejo.

La distancia geográfica como indicador de divergencia genética tiene sentido en la medida en que cada grupo genético ha estado sujeto a procesos de selección e introgresión genética distintos, al haber en cada región alguno o varios aspectos disímiles de manejo, tecnológicos, de usos del maíz y ambientales. Sin embargo, la distancia cuadrada de Mahalanobis como medida de divergencia genética y la distancia geográfica no mostraron una asociación clara, ya que la correlación entre ambas fue de 0.66 no significativa. Con base en esto no es posible establecer una relación consistente entre divergencia genética y la distancia geográfica. Es decir, si bien la relación entre ambas variables es positiva, la distancia geográfica, como medida de divergencia geográfica, no es condición necesaria para la divergencia genética o viceversa. No es casual que Moll *et al.* (1962) y Moll *et al.* (1965) definan a la divergencia genética como una combinación de la divergencia geográfica y las relaciones ancestrales de los progenitores, suponiendo implícitamente que la divergencia geográfica no es un indicador suficiente de divergencia genética. Por su parte, Rivera (1977) hace lo propio con base en las relaciones ancestrales entre las razas mexicanas de maíz, mas no con la distancia geográfica o altitudinal.

Los grupos genéticos Oaxaca (Cajete), Razas cercanas, Durango-Zacatecas y Michoacán I (Bajío) exhibieron los mayores porcentajes de heterosis sobre el probador (o mejor progenitor), la población nativa y respecto al progenitor medio; en el otro extremo se ubicó a Chalco Cremas. Todos observaron heterosis positiva respecto a la población nativa, lo que significa que en promedio las cruas superaron a sus respectivas poblaciones dentro de cada grupo geográfico regional.

Relaciones filogenéticas entre grupos genéticos regionales

Para este análisis se utilizaron sólo las variables que resultaron más estables o que cambiaron menos al pasar de un ambiente a otro, las cuales (con $r > 1.5$) fueron: floración femenina, altura de mazorca, porcentaje de grano, número de hileras, longitud y ancho de mazorca, longitud y ancho de grano.

El análisis de conglomerados, que se presenta en la Figura 2, ubica en la distancia euclidiana de 0.658 la formación de 11 grupos, entre ellos: a) El integrado por Chalco Cremas y Chalco Palomos, con la alta similitud entre ambos, coincidiendo con lo encontrado por Herrera (1999); b) El de Durango-Zacatecas, Michoacán II (Meseta) y Querétaro, en donde el primero y tercero comparten la condición climática templada semiseca (BS₁k) y manejo agronómico similar; c) Toluca-Atlamolco, Probadores, Texcoco-Cuautitlán y Tlaxcala.

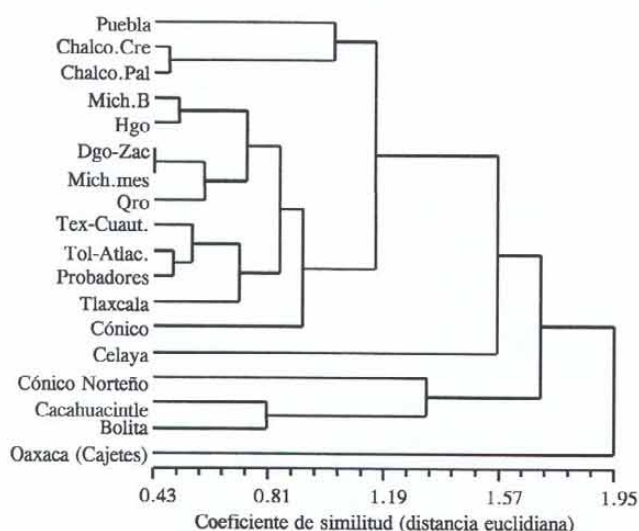


Figura 2. Relaciones filogenéticas entre grupos genéticos regionales de la raza de maíz Chalqueño y razas cercanas. Tecamac y Poxtla, Edo. de México. 1998.

A una distancia de 1.038 se encuentran constituidos seis grupos, que son: a) El grupo formado por los dos

Chalqueños de la región de Chalco-Amecameca y de Puebla; b) El que incluye el resto de los Chalqueños procedentes de otras regiones del país, a los cuales se les unió la raza Cónico, presumiblemente por tratarse de la raza más cercana emparentada con Chalqueño, según lo señalado por Wellhausen *et al.* (1951); y c) El integrado por Cacahuacintle y Bolita que se encuentran unidos, mientras Celaya, Cónico Norteño y Oaxaca (Cajetes) se hallan cada uno formando un grupo. A la distancia de 1.19 los Chalqueños junto con la raza Cónico se separaron de resto de Razas cercanas y también de Oaxaca (Cajetes). La separación de las Razas cercanas (Celaya, Cónico Norteño, Bolita y Cacahuacintle) se explica por la clara divergencia genética respecto a Chalqueño, mientras que la divergencia con Oaxaca (Cajete) puede deberse al largo ciclo reproductivo y mayor altura de planta de éste. Habrá que estudiar la posibilidad de considerar a los maíces de "Cajete" de Oaxaca como una raza diferente al Chalqueño.

De ser los Chalqueños de la región Chalco-Amecameca la base genética inicial de los restantes grupos regionales de Chalqueño, parece ser que han tendido a separarse debido a la introgresión de otras razas y a la selección diferencial a diferentes condiciones ambientales, de manejo y tecnológicas.

CONCLUSIONES

La heterosis para rendimiento estuvo positivamente correlacionada con la divergencia geográfica y divergencia genética, pero la asociación entre estas dos últimas fue débil o inconsistente.

Los grupos genéticos regionales que exhibieron mayor heterosis en rendimiento de grano fueron Oaxaca (Cajete), Razas cercanas, Durango-Zacatecas, Michoacán I (Bajío) e Hidalgo. A pesar de la divergencia genética entre Chalco Cremas y Chalco Palomos con los Probadores, no se manifestaron efectos heteróticos importantes.

De acuerdo con el análisis de conglomerados, entre los pares de grupos genéticamente poco divergentes se ubicaron Chalco Cremas y Chalco Palomos, Michoacán I (Bajío) e Hidalgo, así como Durango-Zacatecas y Michoacán II (Meseta), ello a pesar de que algunos son de regiones distintas. En cambio, las Razas cercanas con excepción de Cónico mostraron alta disimilitud con los grupos Chalqueños, al igual que Oaxaca (Cajete), que es demasiado tardío y de porte muy alto, lo cual es un indicativo de que los maíces de "Cajete" de Oaxaca constituyen una raza diferente de Chalqueño.

Chalco Cremas y Chalco Palomos se separaron del resto de los grupos genéticos hasta cierta distancia para después unirse con el GGR Puebla y posteriormente con la mayoría de los grupos Chalqueños, incluyendo a los probadores. Ello permite concluir que si la raza Chalqueño es originaria de la región de Chalco-Amecameca y algunas de sus poblaciones se llevaron a otras regiones, la introgresión de otras razas y los procesos de selección natural y artificial han propiciado una mayor divergencia con las poblaciones originales.

BIBLIOGRAFÍA

- Balderrama C S (1996) Efectos de aptitud combinatoria en poblaciones de maíz nativas de Valles Altos de México. Tesis de Maestría, Centro de Genética, Instituto de Recursos Genéticos y Productividad, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Méx. 94 p.
- Cress P E (1966) Heterosis of the hybrid related to gene frequency difference between the populations. *Genetics* 53: 269-274.
- Dobley J F, M M Goodman, Ch W Stuber (1985) Isozyme variation in races of maize from Mexico. *Amer. J. Bot.* 72: 629-639.
- García E (1973) Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). UNAM, Instituto de Geografía. 246 p.
- Gómez V A J, M A Ávila P, H Angeles A, C Díaz H, H Ramírez V A, Alejo J, A Terrón I (1996) Híbridos y Variedades de Maíz Liberados por el INIFAP hasta 1996. Publicación especial No. 16, INIFAP, SAGAR. Toluca, Méx. 103 p.
- Goodman M M (1967) The races of maize: I. The use of Mahalanobis generalized distances to measure morphological similarity. *Fitotecnia Latinoamericana* 4:1-22.
- , E Paterniani (1969) The races of maize: III. Choices of appropriate characters for racial classification. *Econ. Bot.* 23: 65-73.
- Hernández C J M (1994) Estimación de efectos genéticos en poblaciones nativas de maíz sobresalientes en Valles Altos Centrales, Bajío y Trópico. Tesis de Doctorado, Centro de Genética, Instituto de Recursos Genéticos y Productividad, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Méx. 190 p.
- Herrera C B E (1999) Diversidad genética y valor agronómico entre poblaciones de maíz de la raza Chalqueño. Tesis de Doctorado, Centro de Genética, Instituto de Recursos Genéticos y Productividad, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Mex. 141 p.
- Martínez G A (1988) Diseños Experimentales: Métodos y Elementos de Teoría. Editorial Trillas. México, D.F. 756 p.
- Molina G J (1964) Comportamiento de razas de maíz y sus cruces con Tuxpeño, Vandeño y Stiff Stalk Synthetic en Cotaxtla, Ver. Tesis de Maestría, Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo, Méx. 61 p.
- Moll R H, W S Salhuana, H F Robinson (1962) Heterosis and genetic diversity in variety crosses of maize. *Crop Sci.* 2: 197-198.
- , J H Lonquist, J Vélez Fortunato, E C Johnson (1965) The relationship of heterosis and divergence in maize. *Genetics* 52: 139-144.
- Ortega P R, J J Sánchez G (1989) Aportaciones al estudio de la diversidad de maíz de las partes altas de México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 12: 105-119.
- , J J Sánchez G, F Castillo G, 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*. Sociedad Mexicana de Fitogenética, A.C. pp: 161-185.
- Proyecto Latinoamericano de Maíz (LAMP) (1991) Catálogo de Germoplasma de Maíz. Tomo II. pp: 394-634.
- Rivera F C H (1977) Efecto de la divergencia genética en la heterosis de cruces intervarietales de maíz. Tesis de Maestría, Especialidad de Genética, Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo, Méx. 86 p.
- Sánchez G J J, M M Goodman (1992) Relationships among the Mexican races of maize. *Econ. Bot.* 46(1): 72-85.
- SAS Institute Inc (1995) SAS/STAT User's guide, version 6. Cary, N.C.
- Shull G H (1948) What is the heterosis *Genetics* 33: 439-446.
- Vasal S K, G Srinivasan, N Vergara A, F González C (1995) Heterosis y aptitud combinatoria en germoplasma de maíz de Valles Altos. *Revista Fitotecnia Mexicana* 18: 123-139.
- Wellhausen E J, L M Roberts, E Hernández X, en colaboración con P C Mangelsdorf (1951) Razas de Maíz en México: Su Origen, Características y Distribución. Folleto Técnico No. 5, Oficina de Estudios Especiales, Secretaría de Agricultura y Ganadería. México, D. F. 237 p.