

RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES EN RETROCRUZAS MAÍZ-TEOCINTLE

YIELD AND THEIR COMPONENTS IN MAIZE-TEOSINTE BACKCROSSES

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

¹ Universidad de Guadalajara. Carr. a Nogales, Km 15.5, Zapopan, Jal. Tel y Fax: (01) 3682-0213. E-mail: jfcasas@cucba.udg.mx. ² Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. CIPAC. Carr. Tlajomulco-San Miguel Cuyutlán, Km 10, Tlajomulco de Zuñiga, Jal. ³ Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. CAEB. Carr. Celaya-San Miguel de Allende, km 6.5, Celaya, Gto.

* Autor responsable.

RESUMEN

Los mejoradores de maíz (*Zea mays* L.) prefieren las fuentes de germoplasma tradicionales, desaprovechando poblaciones de teocintle (*Zea* spp) que pueden ampliar la variación genética en sus programas de mejoramiento. Uno de los problemas en el uso de especies silvestres, es su bajo rendimiento económico, debido a que no han estado sujetas al proceso de selección a que han sido sometidas las especies cultivadas. Sin embargo, constituye un reto el poder valorar la utilidad del teocintle en los programas de mejoramiento genético. El presente trabajo tuvo como objetivo principal evaluar en seis líneas élite de maíz recobradas, los cambios en el rendimiento económico y sus componentes en función de la fuente de teocintle y el nivel de retrocruzamiento utilizado. Las líneas se evaluaron en Celaya Gto. (1996 y 1997) y Tlajomulco, Jal. (1996). Se utilizó el diseño experimental bloques completos al azar, con tres repeticiones y un arreglo de tratamientos en parcelas subdivididas, que incluyó como parcela principal las seis líneas de maíz, como subparcelas las seis fuentes de teocintle y como sub-subparcelas los cuatro niveles de retrocruzamiento. Los resultados indicaron que las líneas modificadas con germoplasma de teocintle se pueden aprovechar en la formación de poblaciones para programas de selección recurrente con amplia base genética o bien, combinar las líneas modificadas en RC₂ y RC₃ de manera que sintetizaran la diversidad total de las líneas y de las fuentes de teocintle. Si se quiere recuperar las líneas para programas de hibridación, sería a partir de la RC₃ con la fuente de teocintle que confiera alelos favorables para rendimiento de grano y el menor número de alelos desfavorables para otros caracteres agronómicos.

Palabras clave adicionales: Parientes silvestres, transferencia de genes.

SUMMARY

Maize breeders prefer traditional sources of germplasm instead of taking advantage of teosinte (*Zea* spp) populations which can increase genetic variability in their breeding programs. One of the problems in using wild relatives species is that their economical yield is too low, because they have not had the same selection process than those crop species. Nevertheless, to appraise the utility of teosinte populations in the maize breeding programs constitutes a challenge. The objective in

this study was to evaluate in six elite modified maize lines, the changes in economic yield and their components in function of teosinte population and backcrossing levels used. Lines were evaluated at Celaya, Gto. (1996 and 1997) and Tlajomulco, Jal. (1996). The experimental design was a randomized complete block with three replications under a split-split-plot arrangement. The six lines were included as main plots. The six races of teosinte were considered in the subplots and the four backcrosses were in the sub-subplots. Results showed that the modified lines with teosinte germplasm could be used in the formation of populations for a recurrent selection program with broad genetic variability to combine the modified lines in BC₂ and BC₃ to combine the total diversity of the lines and the teosinte sources. If it is required to recover the lines for hybridization programs, it should be in BC₃ with the teosinte source that have favorable alleles for grain yield and less unfavorable alleles for other agronomic traits.

Additional index words: Wild relatives, gene transfer.

INTRODUCCIÓN

Los objetivos de los programas de recursos genéticos son coleccionar, conservar, caracterizar y utilizar la diversidad genética disponible en los cultivos, tanto en sus formas cultivadas como en las de sus parientes silvestres. Merecen especial mención los parientes silvestres de las plantas cultivadas como una de las categorías de recursos genéticos. Estas especies juegan un papel importante en la sobrevivencia y evolución de los cultivos; una fracción de su material genético es exclusivo y es recurso potencial en el mejoramiento de las especies cultivadas. Varios investigadores han utilizado especies silvestres en el mejoramiento de los cultivos (Stalker, 1980; Burdon y Jarosz, 1989; LeRoy *et al.*, 1991; García *et al.*, 1995; Tanksley *et al.*, 1996; Murphy *et al.*, 1997); sus resultados confirman el enorme potencial genético para mejorar el rendimiento económico y, en especial, para resolver problemas de estrés tanto biótico como abiótico.

Con respecto al maíz (*Zea mays* L.), existe un grupo de especies silvestres del género *Zea*, llamadas colectivamente teocintle (*Zea* spp.), que agrupa a varias especies anuales y dos perennes que se localizan en varias regiones tropicales y subtropicales de México, Guatemala, Honduras y Nicaragua (Sánchez y Ruíz, 1996).

Se han hecho intentos por usar las formas silvestres para mejorar el maíz cultivado, pero en muchos de los casos los resultados han sido poco exitosos (Goodman, 1985a). No obstante, existen resultados alentadores que justifican el continuar en esta línea de investigación. Los primeros estudios de cruza entre maíz y teocintle se realizaron en la década de 1920 y se orientaron a tratar de descifrar el origen y evolución del maíz (Mangelsdorf, 1947).

Posteriormente, hubo otros trabajos enfocados al uso del teocintle en el mejoramiento genético del maíz; sobresalen los de Reeves (1950), quien intentó transferir genes de resistencia a sequía y calor; así como los de Lambert y Leng (1965), Sehgal (1963) y Cohen y Galinat (1984), quienes estudiaron el efecto del germoplasma de teocintle en relación con la aptitud combinatoria y la heterosis en caracteres cuantitativos. Algunas de las conclusiones más sobresalientes de tales trabajos fueron las siguientes: 1) se demostró que algunos segmentos cromosómicos provenientes del teocintle contribuyen de manera significativa en el incremento del rendimiento y la heterosis en maíz; 2) la posibilidad de éxito en el mejoramiento de líneas de maíz depende de los antecedentes de esas líneas de maíz por mejorar, las fuentes de teocintle utilizadas y de la proporción de germoplasma incorporado en las líneas de maíz.

En términos de variedades comerciales, Goodman (1985a) refiere que sólo una línea de maíz con alrededor de 8 % de germoplasma de teocintle se ha usado en forma comercial en los Estados Unidos; sin embargo, no existe más información de este tipo, ya que la mayoría de los estudios publicados han sido orientados a aspectos académicos más que a fines comerciales (Goodman, 1985b).

Uno de los principales aspectos que ha restringido el uso de especies silvestres en el mejoramiento genético, es que su rendimiento económico (tamaño de semillas, sobre todo) es muy bajo, debido a que no han estado sujetas al proceso de selección al que el hombre ha sometido a las especies cultivadas. En el caso del teocintle, la inflorescencia femenina (mazorca) tiene dos hileras que sostienen de seis a 12 granos pequeños, cubiertos cada uno de ellos por un segmento de raquis y una gluma inferior, siendo ambas estruc-

turas altamente endurecidas. En contraste, el maíz presenta mazorcas más largas que llegan a presentar más de 18 hileras de granos de mayor tamaño y aplanados,* que se separan con facilidad de la mazorca en la madurez (Mangelsdorf, 1974; Randolph, 1976).

La situación anterior ejemplifica el reto que tienen los mejoradores de maíz, al buscar incrementos en el rendimiento económico y sus componentes, mediante el aprovechamiento de germoplasma de teocintle en los programas aplicados de mejoramiento genético, ya que las líneas recobradas, además de contener el germoplasma de teocintle deseado, deberán tener un alto valor genético y agronómico, para que su uso comercial sea costeable. El presente trabajo tuvo como objetivo principal evaluar en seis líneas élite de maíz recobradas, así como los cambios en el rendimiento económico y sus componentes en función de la fuente de teocintle utilizada (anual o perenne) y del nivel de retrocruzamiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

El proceso de obtención de las retrocruzas se inició en 1992 en el Campo Experimental Centro de Jalisco, perteneciente al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), localizado en el km 12 de la carretera Tlajomulco - San Miguel Cuyutlán, en el Municipio de Tlajomulco, Jal., México, y concluyó en el ciclo de primavera - verano (PV) de 1995. El material genético usado en el presente trabajo consistió de cinco líneas mexicanas subtropicales de maíz: LPC1, LPC2, LPC5, LPC18 y LPC21, y 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 INIFAP para la zona subtropical de México y fueron descritas por Ramírez *et al.* (1995a; 1995b). Mo17W es una versión de grano blanco de la línea original Mo17, proporcionada por el Dr. M. M. Goodman, de la Universidad Estatal de Carolina del Norte en 1991. 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 Méx. (CH) y Churintzio, Mich. (MC); b) tres poblaciones de *Zea mays* ssp. *parviglumis* Iltis & Doebley, colectadas en La Lima, Jal. (JA), Mazatlán, Gro. (MA) y San Cristobal Honduras, Oax. (OA), y c) una población de *Zea diploperennis* Iltis, Doebley & Guzmán, colectada en Las Joyas, Jal. (ZD). En total se obtuvieron 36 cruzamien-

tos, cada uno de los cuales se retrocruzó hacia la línea progenitora de maíz respectiva por tres generaciones: RC_1 , RC_2 y RC_3 .

Las líneas originales y sus retrocruzas (RC_0 , RC_1 , RC_2 y RC_3) formadas por la combinación de las seis líneas y las seis fuentes de teocintle, se evaluaron en ensayos de rendimiento uniformes sembrados en el ciclo de PV de 1996 en la localidad de Tlajomulco, Jal. y en PV de 1996 y de 1997 en Celaya, Gto., en condiciones de temporal y riego, respectivamente. Se utilizó el diseño experimental de bloques completos al azar, tres repeticiones en Celaya, Gto. y dos en Tlajomulco, Jal., con un arreglo de tratamientos en parcelas subdivididas, que incluyó como parcelas grandes a las seis líneas de maíz, como subparcelas a las seis fuentes de teocintle y como sub-subparcelas a los cuatro niveles de retrocruza. La unidad experimental consistió de un surco de cuatro metros de longitud, distanciada 0.85 m. El manejo agronómico de los experimentos se hizo siguiendo las recomendaciones de producción de maíz generadas por el Programa de Maíz del INIFAP en cada una de las localidades de evaluación.

Variables medidas

Rendimiento de grano en kg/ha al cero por ciento de humedad; se obtuvo aplicando la ecuación:

$$\text{Rend} = 1/10\ 000 [(\text{Peso de campo}) (100 - \% \text{ humedad}) (\% \text{ grano}) (\text{FC})]$$

donde:

Peso de campo = peso de mazorcas cosechadas, registrado en kilogramos por parcela.

% de humedad = porcentaje de humedad del grano a la cosecha.

% de grano = cociente entre el peso de grano y el peso de mazorca (grano + olote) multiplicado por 100.

FC = Factor de Conversión a kg/ha, estimado como el cociente entre $10\ 000\ m^2$ y el tamaño de la parcela útil cosechada en m^2 .

Se midieron los componentes del rendimiento siguientes: Número de mazorcas/planta; número de hileras/mazorca; número de granos/hilera; peso de 200 semillas y número de granos por m^2 ; esta última variable se estimó como el

producto: número de plantas/unidad de área sembrada x número de mazorcas/planta x número de hileras/mazorca x número de granos/hilera.

Para cada variable se hizo análisis de varianza por ambiente (la combinación años-localidades fueron considerados como ambientes) y análisis combinado. Se utilizó el procedimiento GLM incluido en el paquete estadístico SAS (SAS Institute, 1983). En este trabajo sólo se presentan los resultados correspondientes al análisis combinado.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el análisis de varianza combinado se determinó que para las líneas de maíz, fuentes de teocintle, nivel de retrocruzamiento y la interacción líneas de maíz x nivel de retrocruza, hubo diferencias significativas en todas las variables estudiadas. La interacción líneas de maíz x fuentes de teocintle presentó diferencias significativas en rendimiento de grano, número de hileras/mazorca y número de granos/hilera. La interacción líneas de maíz x ambiente mostró diferencias significativas en todas las variables, excepto para el número de granos/hilera. La interacción fuentes de teocintle x ambiente sólo presentó diferencias significativas en el número de hileras/mazorca. En la interacción líneas de maíz x nivel de retrocruzamiento x ambiente hubo diferencias significativas en rendimiento de grano, número de hileras/mazorca y número de granos/hilera (resultados no mostrados).

Líneas de maíz

En el Cuadro 1 se presentan los valores del rendimiento de grano y algunos de sus componentes para las líneas de maíz en promedio de las combinaciones respectivas con fuentes de germoplasma y a través de los niveles de retrocruzamiento en los tres ambientes de evaluación.

Las diferencias significativas encontradas entre las líneas de maíz para rendimiento de grano, indicaron que LPC21 fue la línea de mayor rendimiento y resultó estadísticamente diferente del resto de las líneas, excepto a LPC1. En los componentes de rendimiento: a) LPC18 y LPC2 fueron las líneas con mayor número de mazorcas/planta; b) LPC2 tuvo el mayor número de hileras/mazorca; c) Mo17W y LPC21 mostraron el mayor número de granos/hilera; d) LPC1 y Mo17W el peso más alto de 200 semillas; y e) LPC1, LPC2 y LPC21 el mayor número de granos/metro cuadrado. Los valores anteriores son referencias importantes porque indican el valor genético de cada línea en cuanto

RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES EN RETROCRUZAS

Cuadro 1. Rendimiento de grano y sus componentes para cada una de las seis líneas de maíz, a través de fuentes de teocintle y niveles de retrocruzamiento. Tlajomulco, Jal. (1996 PV) y Celaya, Gto. (1996; 1997 PV)^{1/}.

¡Error! Mar- cador no definido. Línea	Rendimiento de grano (kg ha ⁻¹)	Mazorcas por planta	Hileras por mazorca	Granos por hilera	Peso 200 semillas (g)	Granos por m ²
LPC21	4198a ^{2/}	1.7b	13.1b	27.6a	42.0b	2782ab
LPC1	3804ab	1.9a	11.6c	24.7b	48.7a	2893a
LPC2	3689bc	1.4c	14.0a	24.1bc	41.5bc	2976a
MO17W	3415cd	1.8ab	10.9d	28.3a	48.6a	2464cd
LPC5	3353cd	1.7b	13.1b	23.8bc	38.0cd	2601bc
LPC18	3204d	2.1a	12.9b	22.9c	37.1d	2290d
DMS _{0.05}	395	0.3	0.2	1.3	3.7	270

^{1/}: 192 observaciones (2 rep. en Tlajomulco y 3 rep. en Celaya).

^{2/}: Valores con igual letra de una columna no son estadísticamente diferentes ($P \leq 0.05$).

Cuadro 2. Rendimiento de grano y sus componentes para seis fuentes de teocintle, a través de líneas de maíz y niveles de retrocruzamiento. Tlajomulco, Jal. (1996 PV) y Celaya, Gto. (1996 PV y 1997 PV)^{1/}.

¡Error! Marca- dor no definido. Fuente	Rendimiento de grano (kg ha ⁻¹)	Mazorcas por planta	Hileras por mazorca	Granos por hilera	Peso 200 semillas (g)	Granos por m ²
JA ^{2/}	3971a ^{3/}	1.6c	12.8a	26.2a	42.9b	2782ab
OA	3731b	1.9ab	12.6a	25.1b	41.8b	2893a
MA	3704b	2.0a	12.2b	24.9c	41.3b	2976a
CH	3553bc	1.7bc	12.6a	25.3b	46.0a	2464cd
MC	3476cd	1.7bc	12.7a	25.1b	41.9b	2601bc
ZD	3275d	1.7bc	12.7a	24.8c	41.9b	2290d
DMS _{0.05}	221	0.2	0.2	0.6	2.7	207

^{1/}: 192 observaciones (2 rep. en Tlajomulco y 3 rep. en Celaya).

^{2/}: CH: Chalco; MC: Mesa central; JA: Jalisco; MA: Mazatlán; OA: Oaxaca, ZD: *Zea diploperennis*.

^{3/}: Valores con igual letra en una columna no son estadísticamente diferentes ($P \leq 0.05$).

a su rendimiento y sus componentes, los cuales serán muy útiles para interpretar las interacciones líneas de maíz x fuentes y líneas de maíz x nivel de retrocruzamiento.

Fuentes de teocintle

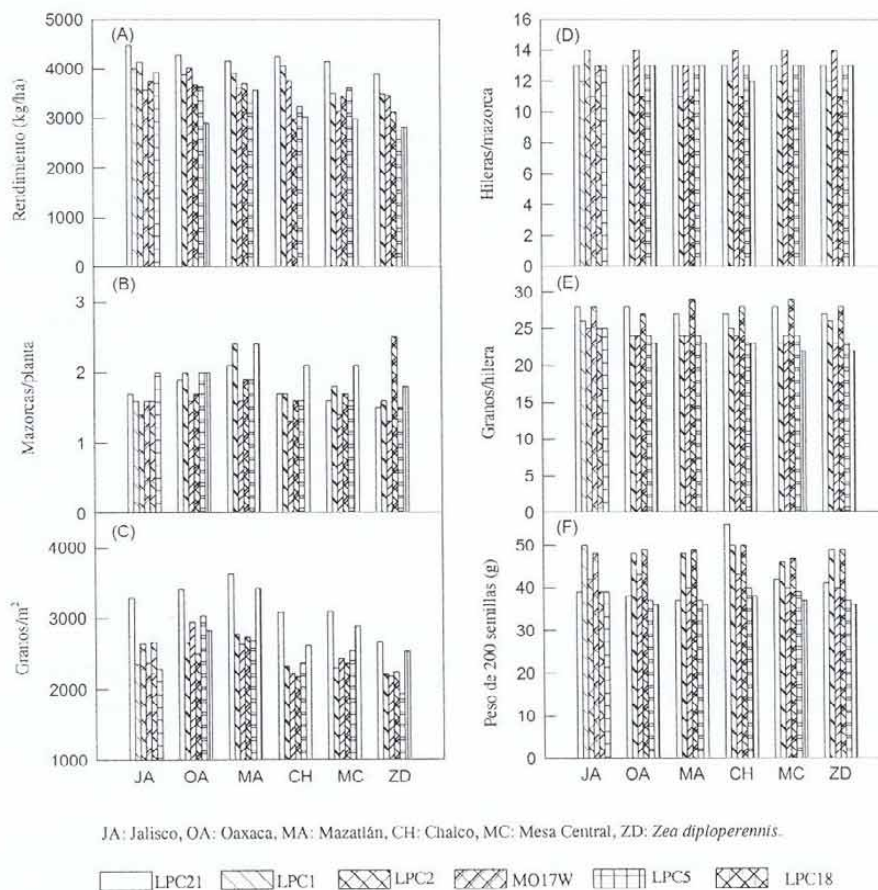
Al comparar las fuentes de teocintle para rendimiento de grano, se encontró que Jalisco (**JA**) aportó más genes para rendimiento y resultó estadísticamente diferente del resto de las fuentes evaluadas (Cuadro 2). Para las componentes del rendimiento, las mejores fuentes fueron: a) Mazatlán (**MA**) y Oaxaca (**OA**), para número de mazorcas/planta y número de granos/m²; b) Chalco (**CH**) para el peso de 200 semillas; y c) Jalisco (**JA**) para número de hileras/mazorca y número de granos/hilera (Cuadro 2). Con base en los resultados anteriores se puede señalar que las fuentes de teocintle contribuyen en forma diferencial a la expresión de las componentes del rendimiento; además, la combinación de una alta expresión de dos o más componentes dentro de una misma fuente se traducen en un alto rendimiento, como

sería el caso de **JA** cuyo rendimiento se explica porque fue la fuente que tuvo mayor número de hileras, número de granos/hilera y número de granos/m².

Fuentes de teocintle x líneas de maíz

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 diferentes combinaciones con las fuentes de teocintle (Figura 1A). En general, la línea LPC21 mostró el rendimiento más alto a través de todas las fuentes de teocintle; de similar manera, la fuente JA sobresale combinada con todas las líneas, excepto Mo17W, que fue superior con la fuente MA y LPC1 con CH.

Para el número de hileras/mazorca (Figura 1D), la línea LPC2 mostró el mayor valor con todas las fuentes de teocintle. La interacción significativa se dio por una disminución del número de hileras en la línea LPC18 con



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

Legend: LPC21 (white), LPC1 (diagonal lines), LPC2 (cross-hatch), MO17W (diagonal lines), LPC5 (grid), LPC18 (cross-hatch).

Figura 1. Rendimiento y algunos componentes en seis líneas élite de maíz retrocruzadas con seis fuentes de teocintle. Tlajomulco, Jal. (1996 PV) y Celaya, Gto. (1996 PV, 1997 PV).

(A) rendimiento de grano; (b) mazorcas/planta; (C) granos/m²; (D) hileras/mazorca; (E) granos/hilera; (F) peso de 200 semillas.

Cuadro 3. Rendimiento de grano y sus componentes en promedio de cuatro niveles de retrocruzas maíz-teocintle. Tlajomulco, Jal. (1996 PV) y Celaya, Gto. (1996 PV y 1997 PV)^{1/}

Retrocruza	Rendimiento de grano (kg ha ⁻¹)	Mazorcas por planta	Hileras por mazorca	Granos por hilera	Peso 200 semillas (g)	Granos por m ²
RC ₁	4008 a ^{2/}	3.0 a	11.1 d	23.6 c	40.1 b	4087 a
RC ₂	3855 b	1.7 b	12.6 c	26.3 a	43.0 a	2638 b
RC ₃	3832 b	1.3 c	13.2 b	26.6 a	43.6 a	2326 c
RC ₀	2747 c	1.1 c	13.6 a	24.4 b	43.9 a	1620 d
DMS _{0.05}	137	0.2	0.1	0.4	2.1	154

^{1/}: 288 observaciones (2 rep. en Tlajomulco y 3 rep. en Celaya).

^{2/}: Valores con igual letra en una columna no son estadísticamente diferentes (P ≤ 0.05).

la fuente CH y de LPC1 y LPC2 con MA, ya que las otras líneas mostraron valores consistentes a través de todas las fuentes.

En lo referente a número de granos/hilera (Figura 1E), la interacción se dio por cambios en la magnitud de respuesta de las líneas de maíz hacia las fuentes de teocintle. La línea Mo17W mostró el valor mayor a través de todas las fuentes, seguida por LPC21, aunque con OA esta línea fue superior a Mo17W. Por otra parte, es importante señalar que las líneas de maíz LPC1 y Mo17W con la fuente CH poseen los mayores tamaños y pesos de semilla *per se* (Figura 1F).

Dosis de germoplasma de teocintle

Las retrocruzas con teocintle fueron superiores a las líneas originales (RC_0) en rendimiento de grano, número de mazorcas/planta y número de granos/m² (Cuadro 3). Se observó la mayor expresión en la RC_1 (25 % de germoplasma de teocintle). Conforme se redujo la dosis de teocintle disminuyó la expresión de las características anteriores y en contraste se observó un incremento en el número de hileras/mazorca, número de granos/hilera y peso de 200 semillas de la primera a la tercera retrocruza.

Dosis de germoplasma de teocintle x líneas de maíz

Como se observa en la Figura 2A, las líneas de maíz en la RC_1 mostraron su mayor expresión en el rendimiento de grano. En las tres retrocruzas donde hubo teocintle se encontró que el rendimiento de la línea LPC21 disminuyó conforme se redujo el germoplasma de teocintle; mientras que las líneas LPC2, Mo17W, LPC5 y LPC18 no siguieron la misma tendencia, ya que su rendimiento se redujo al pasar de la RC_1 a la RC_2 , pero tuvieron un incremento en la RC_3 . En cambio LPC1 tuvo un rendimiento bajo en RC_1 , pero en la RC_2 y en la RC_3 fue superior al resto de las líneas.

En el caso de mazorcas/planta (Figura 2B) la mayor influencia del germoplasma de teocintle se observó en la RC_1 , que fue donde se presentó el mayor valor para todas las líneas. En la RC_2 hubo una marcada disminución en el número de mazorcas para la línea LPC2, mostrando un número similar al de la línea original; sin embargo, para LPC18 en la RC_3 el número de mazorcas superó al original, mientras que para Mo17W la línea original fue superior a RC_3 e igual a RC_2 .

En el número de granos por m² (Figura 2C), la RC_1 fue muy superior a los otros niveles de retrocruzamiento. En esta componente de rendimiento, las retrocruzas don-

de hubo teocintle tuvieron valores mayores que las líneas originales. Este resultado es interesante, debido a que el número de granos/m² es una componente integradora, ya que se estimó como el producto del número de mazorcas/planta, número de hileras/mazorca, número de granos/hilera y número de plantas/m².

Para el número de hileras/mazorca (Figura 2D) se detectó que la RC_1 mostró los valores más bajos en todas las líneas, lo cual se explica porque el teocintle en su forma original sólo tiene dos hileras de granos; mientras, la RC_0 fue superior a todas las retrocruzas en las que hubo teocintle. Sin embargo, las líneas Mo17W, LPC21, LPC2 y LPC5 mostraron valores iguales a las líneas originales en la RC_3 . En lo que se refiere a número de granos/hilera (Figura 2E), también en la RC_1 las líneas presentaron los valores más bajos, los cuales se fueron incrementando a medida que se redujo la dosis de teocintle; pero las líneas tuvieron un comportamiento diferencial a través de las retrocruzas: LPC21 tuvo en RC_3 valores similares a la línea original (RC_0), LPC1, LPC2 y LPC5 tuvieron su máxima expresión en RC_2 y RC_3 ; en cambio, en la RC_3 fue donde las líneas Mo17W y LPC18 alcanzaron su máximo valor.

Para el peso de 200 semillas (Figura 2F) se encontró una tendencia similar a las dos variables descritas anteriormente, con los valores más bajos en la RC_1 , que se incrementaron a medida que se redujo la proporción del germoplasma de teocintle. En la RC_2 fue donde LPC1 mostró el mayor peso, mientras que en la RC_3 las líneas LPC2, Mo17W y LPC18 tuvieron el mayor valor, y sólo LPC21 fue superior al resto de las líneas en la RC_0 . La línea LPC5 no sufrió cambios a través de las retrocruzas.

Los resultados obtenidos en el presente estudio concuerdan en lo general con los obtenidos por Reeves (1950) y Lambert y Leng (1965), en lo referente a que diferentes fuentes de teocintle determinan a su vez considerables diferencias en su respuesta al retrocruzamiento con líneas de maíz. Adicionalmente, las posibilidades de transferencia de alelos favorables de teocintle a maíz dependen en gran medida de la línea por mejorar, de la fuente donadora y de la proporción de germoplasma de teocintle incorporada a las líneas de maíz, debido a la ocurrencia de interacciones significativas entre las fuentes de teocintle y dosis de germoplasma de teocintle con las líneas de maíz.

Las diferencias que se presentaron entre las fuentes de teocintle en su respuesta al retrocruzamiento con líneas de maíz pueden ser explicadas en función de la heterosis remanente en los diferentes niveles de retrocruzamiento y

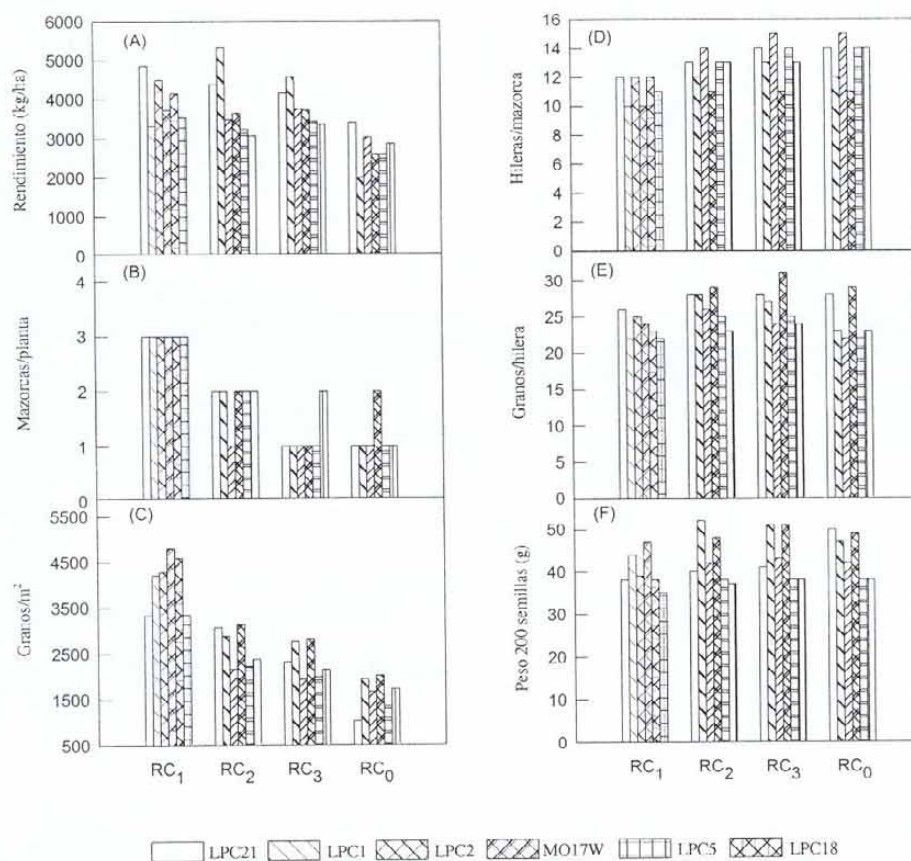


Figura 2. Rendimiento y algunos de sus componentes en seis líneas élite de maíz cruzadas con teocintle para obtener cuatro niveles de retrocruzamiento. Tlajomulco, Jal. (1996 PV) y Celaya, Gto. (1996 PV, 1997 PV). (A) rendimiento de grano; (B) mazorcas/planta; (C) granos/m²; (D) hileras/mazorca; (E) granos/hileras; (F) peso de 200 semillas.

la asociación de ésta con los niveles de divergencia genética de las fuentes de teocintle. Moll *et al.* (1965) encontraron que los niveles de heterosis estuvieron asociados con niveles de divergencia genética entre los progenitores de una cruce, y que hay un óptimo de divergencia para la máxima expresión de heterosis. En cruces extremadamente diferentes, se observó un decremento en la heterosis.

En este estudio, el rendimiento y varios de sus componentes fueron de mayor magnitud cuando se usó *Z. mays* ssp. *parviglumis* (JA, OA, MZ), intermedios con *Z. mays* ssp. *mexicana* (CH, MC) y bajos con *Z. diploperennis*. De acuerdo con Doebley *et al.* (1984; 1987) el maíz es prácticamente indistinguible de *Z. mays* ssp. *parviglumis* desde el punto de vista isoenzimático, tiene asociación intermedia con *Z. mays* ssp. *mexicana* y lejana con *Z. diploperennis*; en este sentido, la hipótesis de divergencia genética y asociación con heterosis parece no ser una explicación congruente con lo obtenido en este

estudio; sin embargo, pudiera tenerse explicación con base en el hecho que los marcadores genéticos como las isoenzimas son considerados como selectivamente neutrales, es decir, no tienen efecto sobre el valor adaptativo; mientras que los caracteres cuantitativos, y en particular los componentes de rendimiento, han estado sujetos a gran presión selectiva por el hombre.

Por otra parte, aun cuando se acepta la teoría de Doebley (1990) de que *Zea mays* ssp. *parviglumis* es el ancestro del maíz, éstos han tenido menor oportunidad de flujo genético en tiempos evolutivos recientes con respecto al que han tenido maíz y *Z. mays* ssp. *mexicana* (Wilkes, 1977), debido sobre todo al aislamiento geográfico y estacional.

Tomando en cuenta lo anterior, los niveles de divergencia genética para caracteres cuantitativos pudieran ser menores entre maíz y *Z. mays* ssp. *mexicana*, intermedios con *Z. mays* ssp. *parviglumis* y extremos con *Z. diploperennis*,

lo cual concuerda con los resultados del presente estudio.

Es relevante señalar el efecto significativo del germoplasma de teocintle en incrementar el número de mazorcas/planta y el número de granos/m². Como mecanismo de sobrevivencia el teocintle tiende a producir varias mazorcas con pocos granos en muchos nudos del tallo principal, así como en sus ramas laterales, mientras que durante la domesticación del maíz el hombre ha seleccionado con gran presión para reducir el número de mazorcas en las ramas laterales y concentrar los recursos de la planta en una sola mazorca (Doebley y Stec, 1993). Si bien estos caracteres parecen ser responsables en mayor medida de los rendimientos observados, es importante señalar que en las primeras retrocruzadas, las mazorcas son pequeñas y distribuidas por grupos en varios nudos, lo cual es indeseable desde la perspectiva de los criterios de selección que aplican en los programas modernos de mejoramiento genético y producción comercial.

CONCLUSIONES

Si se desea formar poblaciones para programas de selección recurrente con amplia base genética, se podrían combinar las líneas modificadas en RC₂ y RC₃ de tal forma que englobaran de manera conveniente a la diversidad total tanto de las líneas como de las fuentes de teocintle.

Si se desean recuperar las líneas para programas de hibridación, es recomendable hacerlo a partir de la RC₃ con la fuente de teocintle que confiera alelos favorables para rendimiento de grano y el menor número de alelos desfavorables para otros caracteres agronómicos.

AGRADECIMIENTO

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

BIBLIOGRAFÍA

- Burdon, J.J. and A.M. Jarosz. 1989. Wild relatives as sources of disease resistance. *In*: A.H.D. Brown, D.R. Marshall, O.H. Frankel, and J.T. Williams (eds.). *The Use of Plant Genetic Resources*. Cambridge University Press pp: 280-296.
- Cohen, J. I. and W. C. Galinat. 1984. Potencial use of alien germplasm for maize improvement. *Crop Sci.* 24: 1011-1015.
- Doebley, J. 1990. Molecular evidence and the evolution of maize. *Econ. Bot.* 44: 6-27.
- Doebley, J., M. M. Goodman, and C. W. Stuber. 1984. Isoenzymatic variation in *Zea* (Gramineae). *Syst. Bot.* 9 (2): 203-218.
- _____. 1987. Patterns of isoenzyme variation between maize and Mexican annual teosinte. *Econ. Bot.* 41 (2): 234-246.
- Doebley, J. and A. Stec. 1993. Inheritance of the morphological differences between maize and teosinte: Comparison of results for two F₂ populations. *Genetics* 134: 559-570.
- García, G.M., H.T. Stalker, and G. Kochert. 1995. Introgression analysis of an interspecific hybrid population in peanuts (*Arachis hypogaea* L.) using RFLP and RAPD markers. *Genome* 38: 166-176.
- Goodman, M. M. 1985a. Exotic maize germplasm: Status, prospects, and remedies. *Iowa St. J. Res.* 59: 497-527.
- Goodman, M.M. 1985b. Use of tropical and subtropical maize and teosinte germplasm in temperate conditions. *In*: A. Brandolini and F. Salamini (eds.). *Breeding Strategies for Maize Production Improvement in the Tropics*. Food and Agriculture Organization of U.N. and Instituto Agronomico per L'Ottomare Firenze. Rome, Italy. pp: 93-103.
- Lambert, R. J. and E. R. Leng. 1965. Backcross response of two mature plant traits for certain corn-teosinte hybrids. *Crop Sci.* 5: 239-241.
- LeRoy, A.R., W.R. Fehr, and S.R. Cianzio. 1991. Introgression of genes for small seed size from *Glycine soja* into *G. max*. *Crop Sci.* 31: 693-697.
- Mangelsdorf, P. C. 1947. The origin and evolution of maize. *Advances in Genetics* 1:161-207.
- _____. 1974. *Corn. Its Origin, Evolution and Improvement*. Harvard University Press., Cambridge, MA. pp: 15-52, 121-131.
- Moll, R. H., J. H. Lonquist, J. Velez Fortuno, and E. C. Johnson. 1965. The relationship of heterosis and genetic divergence in maize. *Genetics* 52: 139-144.
- Murphy, J.P., C.A. Griffey, P.L. Finney, and S. Leath. 1997. Agronomic and grain quality of *Triticum aestivum* x *Aegilops tauschii* backcross populations. *Crop Sci.* 37: 1960-1965.
- Ramírez D., J. L., J. Ron P., y 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., y O. Cota A. 1995 b. H-357 y H-358, híbridos de maíz de cruz 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.
- Randolph, L. F. 1976. Contributions of wild relatives of maize to the evolutionary history of domesticated maize: I. A synthesis of divergent hypotheses. *Econ. Bot.* 30: 321-345.
- Reeves, R. G. 1950. The use of teosinte in the improvement of corn inbreds. *Agron. J.* 42: 248-251.
- Sánchez G., J. J. y J. A. Ruiz C. 1996. Distribución del teocintle en México. *In*: J.A. Serratos, M.C. Willcox y F. Castillo (eds.). *Flujo Genético entre Maíz Criollo, Maíz Mejorado y Teocintle: Implicaciones para el Maíz Transgénico*, México, D.F. CIMMYT. pp: 20-38.
- SAS Institute Inc. 1983. *Guía Introductoria al SAS: Edición revisada*. Cary, NC, 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.
- Stalker, H.T. 1980. Utilization of wild species for crop improvement. *Adv. Agron.* 33:111-147.

- Tanksley, S.D., S. Grandillo, T.M. Fulton, D. Zamir, Y. Eshed, V. Petiard, J. López, and T. Beck-Bunn. 1996. Advanced backcross QTL analysis in a cross between an elite processing line of tomato and its wild relative *L. pimpinellifolium*. *Theor. Appl. Genet.* 92: 213-224.
- Wilkes, H. G. 1977. Hybridization of maize and teosinte in Mexico and Guatemala and the improvement of maize. *Econ. Bot.* 31: 254-293.