

CONTRIBUCIONES DE LA GENÉTICA AL MEJORAMIENTO DEL MAÍZ¹

Arnel R. Hallauer^{2,3}

INTRODUCCION

La genética ha provisto la información básica necesaria para el mejoramiento del maíz (*Zea mays* L.). Desde el redescubrimiento de las investigaciones de Mendel con chícharo (*Pisum sativum*), el maíz ha sido un importante organismo de prueba en las investigaciones sobre genética vegetal. No es posible enfatizar demasiado la importancia de los estudios genéticos, puesto que han provisto la fundación para el desarrollo de conceptos como los de hibridación y para el mejoramiento genético del germoplasma. Los estudios genéticos básicos para determinar la organización del genomio, localización de genes, modos de herencia, relaciones del ligamiento, interacciones dentro de loci (dominancia) y entre loci (epistasia), y varios tipos de aberraciones cromosómicas (translocaciones, inversiones y supresiones) proveyeron la estructura para la comprensión y manipulación de los materiales genéticos. La información obtenida a partir de estudios genéticos en maíz, ha sido continúa y las técnicas han llegado a ser muy refinadas. Los geneticistas moleculares están proporcionando más penetración en la organización del genomio, la estructura del gene y la acción génica. Elementos que se transponen, por ejemplo, fueron detectados y descritos primero en maíz (McClintock, 1950). Se están logrando avances rápidos en el conocimiento de la transducción, la transposición, la secuenciación del ADN, el cultivo de tejidos, la estructura de los genes, el ADN mitocondrial, la fusión de protoplastos, y las funciones de los genes. Aunque el maíz no ha sido dócil a todos los aspectos de la genética molecular, es una de las especies cultivadas considerada como más importante para la aplicación de las diferentes técnicas de genética molecular.

¹Ponencia presentada en la Reunión Conmemorativa del Vigésimo Aniversario de la Sociedad Mexicana de Fitogenética. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Saltillo, Coah. Febrero, 1985.

²Research Geneticist, USDA/ARS. Dept. Agronomy, Iowa State University. Ames, IA. 50011.

³Traducción del Dr. Alfredo Carballo Quirós, Profesor Investigador Titular, Colegio de Postgraduados. Centro de Genética. 56230 Chapingo, México. Revisión a cargo del Dr. Eulogio Pimienta Barrios, editor de la Revista Germen, Sociedad Mexicana de Fitogenética, A.C., Apdo. Postal 21, 56230 Chapingo, México.

GENETICA CLASICA

La genética ha causado impactos directos e indirectos en el mejoramiento del maíz. Los geneticistas han estado primordialmente interesados en caracteres que son de herencia particular; es decir, aquéllos cuya expresión fenotípica puede ser asignada a clases basándose en los efectos de la sustitución alélica. Este tipo de caracteres son usualmente descritos como de herencia cualitativa, porque los fenotipos pueden ser asignados a genotipos específicos. En contraste, los mejoradores de maíz están usualmente interesados en caracteres que tienen una herencia compleja y cuya expresión fenotípica representa una combinación de efectos genéticos y ambientales. A estos tipos de caracteres se les describe como heredados cuantitativamente. Los mejoradores de maíz reconocen, sin embargo, que independientemente de la naturaleza de la herencia de los caracteres, en sus investigaciones aplican los principios fundamentales de la genética.

Las contribuciones directas de la genética han incluido la identificación de genes específicos que han tenido uso en materiales de mejoramiento; el desarrollo de aberraciones cromosómicas para localizar genes dentro del genomio; estudios genéticos básicos sobre las funciones de los genes, y la herencia citoplasmática. Localizaciones específicas de genes y la expresión de alelos en loci específicos han sido identificados y descritos (Neuffer *et al.*, 1968). Aunque no todos los genes hayan sido útiles directamente en el mejoramiento del maíz, varios de ellos han sido valiosos sirviendo como marcadores genéticos en el genomio del maíz. Pero, a la vez, varios genes específicos han sido incorporados a programas de mejoramiento y han extendido los usos posibles del maíz. Por ejemplo, los genes opaco-2 (σ_2) y harinoso-2 (fl_2) fueron descritos y probados por geneticistas y se encontró que ambos incrementaban la calidad de la proteína en el endospermo del maíz, la cual es deficiente en los aminoácidos lisina y triptófano, que son esenciales en las dietas de humanos y animales monogástricos (Mertz *et al.*, 1964). Aunque se encontró algunos problemas con la transferencia de los genes σ_2 y fl_2 en el endosperma normal, ambos genes han extendido el uso potencial del maíz, particularmente para consumo directo como un alimento balanceado para humanos. Alexander y Greech (1977) han listado 94 genes que afectan el endospermo del maíz. Cada gene tiene un efecto específico, pero han sido reportadas varias interacciones que alteran las propiedades químicas del endospermo. Algunos de los genes mutantes endospermicos importantes incluyen: azucarado-1 (sugary-1, δu_1) y azucarado-2 (sugary-2, δu_2), que alteran las propiedades de los carbohidratos del endospermo del maíz; extensor de amilosa (amylose-extender, ae) que aumenta el contenido de amilosa sin dismi-

nuir el contenido total de almidón; arrugado-1 (shrunken, δh_1) que reduce la cantidad de almidón; ceroso (waxy, wx) que aumenta la amilosa en el almidón y la combinación δh_2 y δu_1 que afecta la distribución de los carbohidratos del endospermo. Estos genes mutantes han probado ser muy útiles para usos específicos del maíz, aunque el volumen total de producción de cada uno es relativamente limitado con respecto al tipo de endospermo normal.

Han sido identificados otros genes que modifican la fenología de la planta, la mayoría de los cuales no han sido tan extensamente usados como los mutantes endospermicos. Genes que afectan el desarrollo de la espiga (ts_1 , ts_2 , ts_3 , ts_4 , ts_5 , y ts_6), orientación de las hojas (lg_1 , lg_2 y lg_3), altura de la planta (br_1), conformación de la mazorca (ra_1 , ra_2 y ra_3) y color de la nervadura central de la hoja (bm_1 , bm_2 , bm_3 y bm_4), han sido todos incluidos en programas de mejoramiento genético; pero excepto por br_1 en algunos programas tropicales, estos genes no han causado gran impacto en el mejoramiento del maíz. Los genes tienen expresiones específicas y fueron de interés para modificar ciertos caracteres morfológicos. Pero su expresión modifica también otras funciones de la planta del maíz, las cuales fueron usualmente indeseables.

La resistencia monogénica a plagas del maíz, no ha sido tan frecuente como en otras especies cultivadas. Las razones específicas para esto puede que no sean siempre claras; pero debido a que el maíz es una especie de polinización cruzada, la evolución de la resistencia tiende a ser poligénica. Una excepción fue el descubrimiento del gene Ht_1 que suprime la esporulación del patógeno causante del tizón norteño foliar, *Helminthosporium turcicum* (Hooker, 1961). A partir del descubrimiento de Ht_1 , se ha reportado que Ht_2 , Ht_3 y Htr_1 , condicionan resistencia a *H. turcicum*. Todos son genes dominantes simples que pueden ser transferidos con relativa facilidad, pero ha habido casos en los que el patógeno puede superar la resistencia de los genes individuales. El uso de genes individuales junto con selección para resistencia poligénica, pudiera ser el modo futuro de resistencia general. Los genes para resistencia a *H. turcicum*, sin embargo, no fueron descubiertos por geneticistas sino más bien por fitopatólogos y mejoradores durante la valoración de progenies para nuevas fuentes de resistencia.

Un descubrimiento que tuvo un impacto directo sobre la industria de semillas de maíz híbrido, fue la herencia citoplasmática de la androesterilidad (Rhoades, 1931). Este descubrimiento fue hecho por un geneticista y extensamente incorporado en los linajes progenitores para facilitar la producción de maíz híbrido. Aunque la esterilidad masculina citoplasmática no mejoró el maíz *per se*, sí permiti-

tió la producción económica de semilla de maíz híbrido, lo cual la puso al alcance del agricultor a un precio aceptable. La androesterilidad citoplasmática fue rápidamente incorporada en líneas, pero desafortunadamente una fuente (Texas androestéril) fue preferida sobre las otras y era susceptible a la cepa de la raza T de *Helminthosporium maydis*. La epidemia de la raza T. de *H. maydis* de 1970 en los Estados Unidos, causó la eliminación del uso de la fuente Texas de androesterilidad citoplasmática. Geneticistas y mejoradores han identificado otras fuentes de citoplasmas androestériles (Becket, 1971) y éstas están siendo usadas hasta cierto punto (Zuber y Darrah, 1980)

Este breve resumen ilustra que los geneticistas han contribuido directamente al mejoramiento del maíz, pero las contribuciones han sido para caracteres específicos, muchos de los cuales tienen apenas un impacto pequeño sobre el mejoramiento genético. La identificación de genes y de aberraciones cromosómicas, sin embargo, han apoyado a los fitomejoradores en la manipulación de genes que afectan otras características y su herencia. El uso de cepas con translocaciones ha permitido a los mejoradores identificar segmentos cromosómicos que contribuyen a la expresión de caracteres específicos (Onukogu *et al.*, 1978). Los geneticistas han desarrollado recientemente series B-A de translocaciones y éstas serán también de utilidad para identificar cuáles brazos cromosómicos tienen genes que contribuyen a la expresión de caracteres específicos (Beckett, 1978). Las investigaciones conducidas por geneticistas continuarán contribuyendo al mejoramiento del maíz. Hasta el momento es especulativo el impacto que la genética molecular y disciplinas asociadas tendrán sobre el mejoramiento del maíz. Pero una mayor resolución del genomio del maíz y de la herencia de los genes, serán de interés para todos los programas de mejoramiento de este cereal.

GENETICA CUANTITATIVA

Los caracteres cuantitativamente heredados son aquellos que se aproximan a una distribución normal de densidad; la variación es continua y los efectos individuales de los genes normalmente no pueden ser identificados y aislados. En consecuencia, se requiere de diferentes técnicas para el análisis genético de los caracteres cuantitativos. Como la variación continua se aproxima a una distribución normal de densidad, se hace uso de parámetros estadísticos (i.e. medias, variancias y covariancias) para describir los caracteres y hacer inferencias con relación a la distribución de densidad normal. La mayoría de los caracteres económicamente importantes en maíz, son heredados de una manera cuantitativa; i.e., rendimiento, calidad de

tallo, madurez, calidad física del grano, fortaleza radical, tamaño de mazorca, resistencia al barrenador del tallo, etc. Debido a la importancia de los caracteres cuantitativos en el mejoramiento del maíz, se ha acumulado una amplia base de datos en los últimos 40 años, con respecto a la herencia de los caracteres cuantitativos. Al igual que con los estudios genéticos clásicos, el maíz fue también un buen organismo de prueba para la conducción de estudios de genética cuantitativa. Investigación básica sobre la herencia de caracteres cuantitativos en maíz, ha provisto los modelos para otras especies cultivadas.

Aunque el estudio de los caracteres cuantitativos requiere de supuestos y técnicas diferentes al de los caracteres cualitativos, los modelos genéticos básicos, sin embargo, están basados en la genética Mendeliana. El desarrollo rápido de estudios sobre genética cuantitativa en maíz, no hubiera sido posible sin una prolija comprensión de los mecanismos genéticos básicos. Las expresiones de los caracteres cuantitativamente heredados, dependen de un número grande y desconocido de loci dentro del genoma. Cada uno de este gran número de loci tiene un efecto pequeño sobre la manifestación total del carácter y la expresión de los alelos de cada locus depende de los efectos ambientales a los cuales están expuestos. Por lo tanto, la expresión fenotípica de un carácter cuantitativo depende de los efectos conjunto del genotipo y el ambiente. Si se usan los procedimientos experimentales apropiados, el fenotipo (F) de un individuo puede ser expresado mediante un modelo aditivo que incluye los efectos genotípicos (G) y ambientales (E):

$$F = G + E$$

Además de los efectos genotípico y ambiental, puede ocurrir una interacción de los genotipos y los ambientes (GE). Cada uno de los componentes del genotipo puede ser estimado a partir de ensayos experimentales repetidos en ambientes y la expresión fenotípica puede ser expresada como $\sigma_F^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2 + \sigma_{GE}^2$. Los datos son recolectados en ensayos repetidos y sometidos a un análisis de variancia que divide la variación total en los componentes del modelo lineal:

$$Y_{ijk} = \mu + e_i + r_j + g_k + (eg)_{ik} + Y_{ijk}$$

en el que μ , e , r , g , eg , γ son, respectivamente, la media general y los efectos debidos al ambiente, la repetición, el genotipo, la interacción genotipo-ambiente y el error experimental. La variación total es dividida para cada fuente de variación del modelo y se puede calcular los componentes de variancia para determinar la heredabilidad del carácter bajo estudio (Cuadro 1). A partir de este cuadro, se pue-

de determinar la variación entre genotipos (σ_G^2) en relación con la variación fenotípica (σ_F^2), manipulando los cuadrados medios esperados. La proporción de la variación fenotípica que es debida a la variación entre genotipos, provee una estimación de la heredabilidad (h^2) del caracter bajo estudio:

$$h^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma^2/re + \sigma_{GE}^2/e + \sigma_G^2}$$

Las estimaciones de la heredabilidad son valores relativos, porque son específicos para la población de la que han sido derivados los genotipos, para los ambientes en los cuales los genotipos fueron evaluados, para los tipos de progenies evaluadas y al grado hasta el cual fueron conducidos los experimentos. De ahí que se necesita un cuidado extremo de interpretar estimaciones de heredabilidad (Hansen, 1963).

Cuadro 1. Análisis de variancia de genotipos evaluados en ambientes diferentes.

| F u e n t e | Grados de Libertad | Cuadrados Medios Esperados |
|----------------|--------------------|---|
| Ambientes (E) | e-1 | $\sigma^2 + g\sigma_{R/E}^2 + rg\sigma_E^2$ |
| Repeticiones/E | e (r-1) | $\sigma^2 + g\sigma_{R/E}^2$ |
| Genotipos (G) | g-1 | $\sigma^2 + r\sigma_{GE}^2 + re\sigma_G^2$ |
| G x E | (e-1) (g-1) | $\sigma^2 + r\sigma_{GE}^2$ |
| Error conjunto | e(r-1) (g-1) | σ^2 |
| Total | erg-1 | |

e, r y g, se refieren a ambientes, repeticiones y genotipos, respectivamente.

La información derivada del Cuadro 1, provee datos sobre la variación total entre genotipos, pero no sobre los tipos de variación genética. La variación entre genotipos puede ser dividida aún, para incluir los efectos aditivos (A) y de dominancia (D) de alelos dentro de loci, y los de interacción entre alelos entre loci (J):

$$G = A + D + I$$

Con los sistemas de apareamiento y los supuestos adecuados a los modelos genéticos (Hallauer y Miranda, 1981), la variación genética total (σ_G^2) puede ser estimada como:

$$\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2$$

donde σ_A^2 , σ_D^2 y σ_I^2 son la variancia debida a los efectos aditivos, de dominancia y epistáticos, respectivamente. Esta división de la variancia genética total es de interés para el fitomejorador, para planear métodos de selección efectivos y eficientes. Si la mayor porción de σ_G^2 es debida a σ_A^2 , esto sugiere que los efectos genéticos son fijables y una selección directa con base en progenies sería efectiva. Si la mayor porción de σ_G^2 es debida a los efectos de interacción (σ_D^2 y σ_I^2), serán más apropiados los métodos de selección que enfatizan hibridación.

Las definiciones usadas en la estimación de los componentes de variancia para caracteres cuantitativos, son de naturaleza estadística y reclaman los diseños de apareamiento y de campo apropiados para proveer estimaciones válidas. La división de la variancia genética total en la debida a σ_A^2 , σ_D^2 y σ_I^2 , también se basa en conceptos estadísticos para la partición ortogonal de la variación. Pero los conceptos fundamentales de la genética Mendeliana se usan para derivar las expresiones para σ_A^2 , σ_D^2 y σ_I^2 . Suponga un locus con dos alelos (A_1 y A_2) con frecuencias de p para A_1 y q para A_2 y unión aleatoria de alelos para dar los genotipos listados en el Cuadro 2. La información incluida en este Cuadro está basada en el modelo genético Mendeliano en equilibrio de Hardy-Weinberg. En este punto, sin embargo, hacemos una digresión del uso de conceptos genéticos, hacia el de conceptos estadísticos, para determinar la variación genética total entre los tres genotipos (2 g.l.) y las porciones de σ_G^2 debidas a σ_A^2 (1 g.l.) y σ_D^2 . Esta partición es ortogonal y responde por las fuentes de variación posibles para un locus con dos alelos, la cual involucra las mismas divisiones empleadas en el análisis de regresión con 2 grados de libertad (Cuadro 3).

Cuadro 2. Valores genotípicos y frecuencias para una población en equilibrio de Hardy-Weinberg para un locus con dos alelos.

| Genotipos | Frecuencia | Número de A_1 alelos (X) | Valor genotípico | Valor genotípico codificado (Y) |
|-----------|------------|----------------------------|------------------|---------------------------------|
| $A_1 A_1$ | p^2 | 2 | $u + 2a$ | a |
| $A_1 A_2$ | $2pq$ | 1 | $u + a + d$ | d |
| $A_2 A_2$ | q^2 | 0 | u | $-a$ |

Cuadro 3. Análisis de variancia para un modelo de regresión lineal simple que incluye tres puntos con datos.

| F u e n t e | Grados de Libertad | Suma de Cuadrados |
|------------------------------|--------------------|---|
| Debida a regresión | 1 | $r^2 \sum_{i=1}^3 (y_i - \bar{y})^2 = \sigma_A^2$ |
| Desviaciones de la regresión | 1 | $(1-r^2) \sum_{i=1}^3 (y_i - \bar{y})^2 = \sigma_D^2$ |
| Total | 2 | $\sum_{i=1}^3 (y_i - \bar{y})^2 = \sigma_G^2$ |

El cálculo de las fuentes de variación para el modelo usado en el Cuadro 2 es el mismo que para el de las presentadas en el Cuadro 3, excepto que las frecuencias génicas deben ser incluidas en los cálculos. Debido a que $p + q = 1$, en algunos casos se simplifican los cálculos. Partiendo del Cuadro 2, usando las frecuencias génicas y la información incluida en las columnas X y Y, podemos calcular lo que sigue:

$$\text{edía de } Y = (p-q)a + 2pqd$$

$$\sigma_Y^2 = 2pq [a^2 + 2(q-p)ad + (1-2pq)d^2] = \sigma_G^2$$

$$\text{Media de } X = 2p$$

$$\sigma_X^2 = 2pq$$

$$\sigma_{XY} = 2pq [a + (1-2p)d]$$

Por definición (Cuadro 3), σ_A^2 es la suma de cuadrados debidos a la regresión. Por lo tanto σ_A^2 se determina como:

$$\sigma_A^2 = \frac{(\sigma_{XY})^2}{\sigma_X^2 \cdot \sigma_Y^2} \cdot \sigma_Y^2$$

La variancia debida a σ_D^2 puede obtenerse por sustracción como:

$$\begin{aligned} \sigma_D^2 &= \sigma_Y^2 - \sigma_A^2 \\ &= 4p^2q^2d^2 \end{aligned}$$

Las expresiones fueron derivadas para un locus con dos alelos, lo cual no es realista para caracteres cuantitativamente heredados; pero ilustra como están invo-

lucrados los mecanismos de la genética Mendeliana. Los principios básicos empleados para la derivación de las fórmulas, se extienden sumando sobre loci y tomando en cuenta las interacciones entre loci (Kempthorne, 1957; Falconer, 1981; Hallauer y Miranda, 1981).

Los conceptos de genética cuantitativa y sus aplicaciones, han sido extensamente usados en la planeación de programas de mejoramiento de maíz (Hallauer y Miranda, 1981). Hace treinta años, tales conceptos eran relativamente nuevos y sin comprobarse. En la actualidad, hay disponible un gran volumen de literatura sobre estudios de genética cuantitativa en maíz y muchos de los conceptos considerados únicos en su género hace 30 años, son aceptados e integrados a los métodos actuales de mejoramiento.

SELECCION RECURRENTE

La selección recurrente incluye métodos de crianza y de selección que han sido diseñados para mejorar genéticamente poblaciones de maíz de una manera sistemática. Todos los métodos de selección recurrente, excepto selección masal, incluyen tres fases que son conducidas consecutiva y repetitivamente: desarrollo de progenies representando la variabilidad genética de una población; evaluación de las progenies en ensayos repetidos de comportamiento para determinar sus valores relativos de transmisión a la progenie; y recombinación de las progenies superiores para sintetizar una población para continuar con la selección. Los objetivos primarios de la selección recurrente son el aumento de la frecuencia génica de aquellos alelos favorables de los caracteres bajo selección y mantener variabilidad genética para selección continua. Los métodos de selección recurrente fueron diseñados para mejorar los caracteres heredados de una manera cuantitativa. Por lo tanto, el desarrollo e interpretación de los diferentes métodos, corrieron paralelos con los adelantos de la teoría genética cuantitativa y el análisis e interpretación de datos empíricos. Debido al desarrollo rápido de los conceptos de hibridación, al interés en la base genética de la heterosis expresada en los híbridos, a la preocupación para mantener la variación genética para el mejoramiento genético continuo y a la importancia económica del cultivo, fueron sugeridos varios métodos de selección recurrente para el mejoramiento genético sistemático de caracteres cuantitativamente heredados en maíz. Además, la planta de maíz también se prestó para la prueba de los diferentes tipos de métodos.

Los métodos de selección recurrente actualmente en uso fueron sugeridos primeramente por Jenkins; pero los argumentos presentados por Hull para la variabilidad

genética disponible en poblaciones de maíz y la importancia de la sobredominancia en la expresión de la heterosis, fueron muy valiosos para el diseño y la prueba de los diferentes métodos. Debido a que es posible obtener cantidades adecuadas de semilla de maíz, sea de autofecundación o de polinización cruzada, fueron ideados varios esquemas de selección recurrente para probar las hipótesis con respecto a los tipos predominantes de acción génica considerados como los de mayor importancia en las poblaciones de maíz. En consecuencia, fueron sugeridos métodos que enfatizaban la selección para aptitud combinatoria general (primordialmente efectos genéticos aditivos), para aptitud combinatoria específica (primordialmente efectos genéticos no aditivos) y para ambos tipos de efectos genéticos (selección recurrente recíproca). Conforme hubo datos sobre genética cuantitativa y selección recurrente fueron sugeridas modificaciones para aumentar la efectividad de los métodos previamente usados (i, e., selección masal y mazorca-por-surco modificado).

Resúmenes de los métodos de selección recurrente y de los datos empíricos para evaluar los efectos de tal selección, han sido presentados por Sprague y Eberhart (1977) y por Hallauer y Miranda (1981). Los métodos de selección recurrente pueden ser agrupados en las categorías amplias, de selección dentro y selección entre poblaciones. La selección dentro de poblaciones hace hincapié en el mejoramiento de la población *per se*, mientras que la selección entre poblaciones lo hace en el mejoramiento del cruzamiento entre las mismas. La categoría a usar depende del carácter y de la población bajo selección, y de la importancia relativa de los efectos no aditivos en el cruzamiento de las poblaciones. Además de escoger entre la selección dentro y entre poblaciones, existen varias opciones en cuanto a la elección de los tipos de progenies a evaluar. La selección recurrente dentro de una población, puede basarse en la evaluación de progenies de medio-hermanos, de hermanos completos o autofecundados (generalmente S_1 y S_2); mientras que la selección recurrente entre poblaciones está restringida al uso ya sea de familias de hermanos completos o de medio-hermanos. La elección del método que sea más efectivo para una situación dada, tiene que ser determinada por el mejorador con base en las poblaciones de maíz disponibles, las facilidades y equipo disponible, el nivel de asistencia técnica y los caracteres bajo selección.

El progreso derivado del uso de selección recurrente en programas de mejoramiento de maíz, ha sido positivo. Las tasas de ganancia han sido similares para los diferentes métodos de evaluación de progenies tanto para la selección dentro como entre poblaciones. El mejoramiento del rendimiento ha sido el de mayor interés y las tasas de ganancia son generalmente de entre 2 y 4% por ciclo de selección

(Sprague y Eberhart, 1977; Hallauer y Miranda, 1981). Los efectos a largo plazo de la selección recurrente en maíz, no han sido determinados aún. La mayor parte de los estudios de selección han incluido de 3 a 8 ciclos y en la mayoría de ellos no se dispone de estimaciones de los efectos, a largo plazo, de los tamaños limitados de población sobre la variabilidad genética, de la deriva genética y de la endogamia en las poblaciones. Smith (1983) evaluó tres poblaciones después de ocho ciclos de selección recurrente para rendimiento y encontró que había sido efectiva, pero que eran evidentes los efectos del pequeño tamaño efectivo de población en la población *per se*.

El potencial de la selección recurrente para el mejoramiento del maíz, parece bueno porque permite la mejora genética sistemática del germoplasma. Los datos empíricos son positivos hasta el momento, pero los efectos a largo plazo de la selección recurrente, tendrán que ser determinados a partir de estudios genéticos que están en proceso. Se necesita información adicional para determinar los efectos de los tamaños efectivos de población, la cantidad y grado de recombinación entre ciclos de selección, poblaciones abiertas versus poblaciones cerradas, e integración de métodos de selección recurrente a programas de mejoramiento práctico del maíz.

La información derivada de los estudios sobre selección recurrente ha ido paralela con la teórica y empírica derivada de estudios de genética cuantitativa. Ambos han sido de importancia en los programas modernos de mejoramiento genético del maíz. Aunque los modelos usados aparecen como simplistas, la concordancia entre los desarrollos teóricos y los datos empíricos, es mejor de lo que pudiera esperarse. En muchos aspectos, el mejoramiento genético práctico del maíz, es considerado tanto un arte como una ciencia. La genética cuantitativa (basada en modelos genéticos clásicos) y la selección recurrente, sin embargo, han provisto al mejoramiento del maíz con una base científica. Conforme aparece información nueva, se hacen ajustes y refinamientos a los métodos de mejoramiento genético, para aumentar la eficiencia y la efectividad de la selección, tanto en programas de investigación básica como en los de investigación aplicada.

MEJORAMIENTO DEL MAÍZ

El maíz es una de las pocas especies cultivadas de importancia, indígena del Hemisferio Occidental. Aunque las civilizaciones PreColombinas seleccionaron efectivamente linajes diferentes y distintos, para uso de sus culturas, la selección estuvo primordialmente dirigida a los caracteres fenotípicos que eran fácilmente reconocibles. Después del arribo de los colonizadores europeos, el maíz fue

rápido asimiado en sus culturas y se convirtió en una fuente importante de alimento humano y animal. No obstante, no se llevaba a cabo un mejoramiento sistemático. Un ejemplo es el de los Estados Unidos. Hay promedios de rendimiento de maíz disponibles desde 1865 hasta hoy y los rendimientos fueron consistentemente bajos hasta los años 1930 (Fig. 1). Los rendimientos nacionales no fluctuaron mucho de 1875 a 1935 y alcanzaron a 1800 kg/ha solamente en dos años (1905 y 1920) antes de la mitad de la década de los 30 (Hallauer y Miranda, 1981). Con la introducción de los híbridos dobles en la Faja Maicera de los Estados Unidos en los años 30, los promedios nacionales han aumentado de una manera firme hasta 6000 kg/ha en 1981. Aunque los aumentos en los rendimientos ocurrieron durante la aceptación y uso de los híbridos, no todo el aumento puede ser atribuido al uso de éstos. Fue durante este período que fueron modificadas las prácticas de manejo y cuidado, debido a la aparición de pesticidas, la disponibilidad de fuentes económicas de fertilizante nitrogenado, al uso de aumentos en la densidad de plantas y a las mejoras en el equipo que permitieron una mejor oportunidad de las operaciones de campo. Pero la respuesta a los cambios en el cuidado y manejo de campo, estuvieron relacionados con el mejoramiento genético logrado en los híbridos.

Una valoración de las contribuciones relativas de mejoramiento genético de los híbridos al aumento en los rendimientos promedio del maíz en los Estados Unidos, fue publicada por Russell (1974; 1985a) y por Duvick (1977; 1984). Sus estudios estuvieron diseñados para determinar las proporciones relativas de la ganancia total en los rendimientos de los híbridos, que eran debidas al mejoramiento genético de los mismos y a las mejoras en las prácticas culturales y de manejo. En la mayoría de los casos, los estudios incluyeron híbridos que eran representativos de aquellos usados durante cada uno de los períodos de 10 años (eras) a partir de 1930. Para determinar los efectos relativos de los cambios en las prácticas culturales y de manejo sobre los rendimientos de los híbridos, algunas de las variables evaluadas incluyeron niveles de fertilizante nitrogenado, densidades de población de plantas representativas de las usadas por los agricultores en las diferentes eras y los métodos de cosecha (manual versus mecánica). En algunos experimentos fueron medidos algunos caracteres de planta y de mazorca, pero el rendimiento fue el de mayor interés.

Russell (1985b) presentó un amplio resumen de los estudios, y las estimaciones de los cambios en rendimiento debidos al mejoramiento genético de los híbridos en la Faja Maicera de los Estados Unidos aparecen incluidas en el Cuadro 4. Las últimas tres columnas de este cuadro son las de mayor interés: la ganancia total

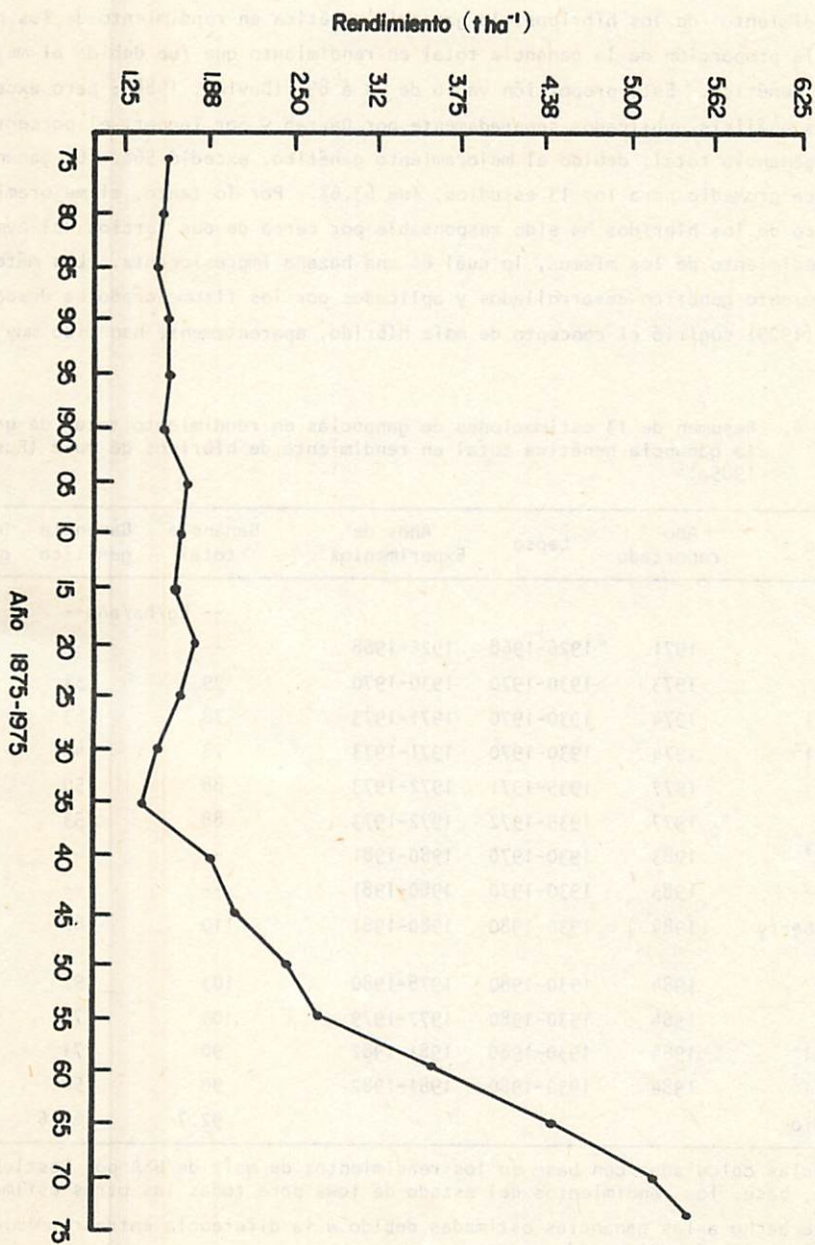


Figura 1. Promedios nacionales de rendimiento de maíz en los Estados Unidos, 1875 a 1975

en rendimiento de los híbridos, la ganancia genética en rendimiento de los híbridos y la proporción de la ganancia total en rendimiento que fue debida al mejoramiento genético. Esta proporción varió de 33 a 89% (Duvick, 1984); pero excepto por los análisis publicados separadamente por Darrah y por Tapper, el porcentaje de la ganancia total, debido al mejoramiento genético, excedió 56%. La ganancia genética promedio para los 13 estudios, fue 63.6%. Por lo tanto, el mejoramiento genético de los híbridos ha sido responsable por cerca de dos tercios del aumento del rendimiento de los mismos, lo cual es una hazaña impresionante. Los métodos de mejoramiento genético desarrollados y aplicados por los fitomejoradores desde que Shull (1909) sugirió el concepto de maíz híbrido, aparentemente han sido muy efectivos.

Cuadro 4. Resumen de 13 estimaciones de ganancias en rendimiento total de grano y la ganancia genética total en rendimiento de híbridos de maíz (Russell, 1985a)¹

| A u t o r | Año reportado | Lapso | Años de Experimentos | Ganancia total | Ganancia genética | Ganancia genética |
|------------------------------|---------------|-----------|----------------------|----------------|-------------------|-------------------|
| | | | | -- kg/ha/año-- | | % |
| Frey | 1971 | 1926-1968 | 1926-1968 | -- | -- | 56 |
| Darrah | 1973 | 1930-1970 | 1930-1970 | 99 | 33 | 33 |
| Russell | 1974 | 1930-1970 | 1971-1973 | 78 | 63 | 79 |
| Russell ² | 1974 | 1930-1970 | 1971-1973 | 78 | 49 | 63 |
| Duvick | 1977 | 1935-1971 | 1972-1973 | 88 | 50 | 57 |
| Duvick | 1977 | 1935-1972 | 1972-1973 | 88 | 53 | 60 |
| Tapper ³ | 1983 | 1930-1970 | 1980-1981 | -- | -- | 42 |
| Tapper ³ | 1983 | 1930-1970 | 1980-1981 | -- | -- | 67 |
| Castleberry <i>et al.</i> | 1984 | 1930-1980 | 1980-1981 | 110 | 82 | 75 |
| Duvick | 1984 | 1930-1980 | 1978-1980 | 103 | 92 | 89 |
| Duvick | 1984 | 1930-1980 | 1977-1979 | 103 | 73 | 71 |
| Russell | 1984 | 1930-1980 | 1981-1982 | 90 | 71 | 79 |
| Russell ² | 1984 | 1930-1980 | 1981-1982 | 90 | 50 | 56 |
| Promedio | | | | 92.7 | 61.6 | 63.6 |

¹Ganancias calculadas con base en los rendimientos de maíz de USA por Castleberry *et al.*; base, los rendimientos del estado de Iowa para todas las otras estimaciones.

²Ajuste hecho a las ganancias estimadas debido a la diferencia entre rendimientos experimentales y del estado de Iowa.

³Ganancias calculadas en relación con los híbridos de la era de 1930; Primera estimación: rendimientos totales; segunda estimación: rendimientos de cosecha mecánica.

Aunque las contribuciones del avance genético a la ganancia total en rendimiento, son muy impresionantes, debe reconocerse que los avances genéticos fueron logrados en conjunción con los cambios en las prácticas culturales y de manejo. El rendimiento *per se* no cambió tanto como los cambios genéticos logrados en líneas e híbridos que respondieran mejor a niveles altos de fertilización nitrogenada, que toleraran densidades más elevadas de planta y tuvieran niveles más altos de resistencia a las plagas comunes. Por ejemplo, Russell (1984) apunta que el rendimiento promedio de los híbridos dobles de la era de 1930, era de 8110 kg/ha contra 8390 kg/ha de los híbridos simples de la era de 1970 sembrados a 31000 plantas/ha (Cuadro 5). El aumento en rendimiento para los 40 años fue solamente de 280 kg/ha para las poblaciones de plantas comúnmente usadas en los años 30. Los rendimientos de los mismos híbridos sembrados a una densidad de 64 500 plantas/ha, fueron de 7920 kg/ha para los híbridos dobles de la era de 1930 versus 10050 kg/ha para los híbridos simples de la era de 1970; una diferencia de 2130 kg/ha o un aumento de cerca de 10 veces en relación con los híbridos dobles de la era de los 30. Los híbridos de la era de los 70 tenían la capacidad de responder a las prácticas culturales y de manejo usadas en 1970; mientras que los de los años 30 estaban adaptados a densidades de plantas más bajas. Aunque la proporción de la ganancia total en rendimiento debida al mejoramiento genético parece válida, los efectos combinados de usar prácticas más elevadas de producción y mejores híbridos, fueron inseparables en este estudio. La mayoría de los estudios, sin embargo, han mostrado que los híbridos más nuevos tenían mejores raíces y tallos, menos plantas jorras, mejor sincronización de la polinización y la emergencia de los estigmas y mejor permanencia ver de (un indicador de sanidad de planta).

Las tasas de ganancia genética han sido resumidas para el mejoramiento de poblaciones de maíz (Sprague y Eberhart, 1977; Hallauer y Miranda, 1981) y para los híbridos (Russell, 1985b). Los materiales genéticos y los métodos de mejoramiento para estas dos fases en el mejoramiento del maíz, tuvieron objetivos distintos y a menudo se les considera como esfuerzos diferentes o separados. Los programas que primordialmente se encauzan para el desarrollo de nuevas líneas e híbridos, enfatizan la endogamia en poblaciones con una base genética restringida (i.e. selección genealógica); mientras que aquéllas para el mejoramiento de poblaciones (i.e. selección recurrente) enfatizan la selección en poblaciones de amplia base genética y minimizan los efectos de la endogamia. Aunque usualmente se les considera como dos métodos distintos de mejoramiento genético, las ganancias genéticas puede maximizarse cuando se les integra dentro de un programa comprensivo (Sprague, 1972). Duvick (1977) consigna tasas promedio de ganancia de 68 y 71 kg/ha para los métodos

Cuadro 5. Rendimientos promedio y coeficientes de regresión lineales y cuadráticos para siete eras de variedades de maíz evaluadas a tres densidades de plantas. Datos promediados para cuatro localidades en dos años, 1981 y 1982 (Russell, 1984).

| E r a | Plantas por hectárea | | | Media de grupo | Regresiones ¹ | |
|---------------|----------------------|-------|-------|----------------|--------------------------|----------------|
| | 31100 | 47800 | 64500 | | b _l | b _q |
| P.L. | 63.4 | 59.9 | 57.6 | 60.3 | -2.90 | 0.20 |
| 1930 | 81.1 | 82.7 | 79.2 | 81.0 | -0.95 | -0.85 |
| 1940 | 78.0 | 77.7 | 72.6 | 76.1 | -2.70 | -0.80 |
| 1950 | 76.0 | 75.4 | 72.7 | 74.7 | -1.65 | -0.35 |
| 1960 | 83.1 | 90.5 | 91.1 | 88.2 | 4.00 | -1.13 |
| 1970 | 83.9 | 96.6 | 100.5 | 93.7 | 8.30 | -1.47 |
| 1980 | 89.3 | 99.4 | 105.5 | 98.1 | 8.10 | -0.67 |
| D.M.S. (0.05) | 6.5 | 6.5 | 6.5 | 3.2 | | |

¹Coefficiente de regresión calculados usando coeficientes polinómicos.

E.S. (b_l) = 0.74, (b_q) = 0.43

de genealogía y de selección recurrente, respectivamente. Las tasas de rendimiento fueron similares y él concluye que los dos métodos produjeron casi la misma tasa de ganancia; por lo tanto, no habría ventaja de uno sobre el otro. Pero los beneficios máximos de ambos no se realizarán si se les considera por separado. Los métodos de selección recurrente han sido efectivos para el mejoramiento de poblaciones de maíz; pero la selección genealógica será necesaria para extraer líneas e híbridos de esas poblaciones mejoradas. De igual manera, los programas de selección genealógica que tienen una base genética restringida, pueden tomar ventaja de las fuentes de germoplasma desarrolladas mediante el uso de selección recurrente. Los dos métodos de mejoramiento no deberían considerarse como entidades separadas, sino más bien se les debería usar para apoyar las ventajas de cada uno de ellos. Pueden realizarse ganancias genéticas sistemáticas, imponiendo la selección genealógica en fuentes de germoplasma que han sido mejoradas mediante métodos de selección recurrente.

FUTURO

La evidencia sugiere que se han logrado ganancias genéticas mediante los métodos de mejoramiento actualmente en uso en los Estados Unidos. Se ha presentado datos sobre el uso de selección recurrente para el mejoramiento de poblaciones de maíz y de selección genealógica para el de híbridos. La evidencia acumulada es

alentadora y proporciona un fuerte apoyo a los métodos de mejoramiento genético actualmente en uso. Una preocupación de importancia, es si estas tasas de avance documentadas, pueden continuar en el futuro. Evidencia circunstancial sugiere que es posible. Aunque los rendimientos del maíz son afectados por los caprichos del ambiente, no tenemos evidencia para esperar una disminución de la tasa de ganancia genética en el futuro inmediato.

La variabilidad genética es el ingrediente esencial para programas exitosos de mejoramiento. La evidencia acumulada proveniente de estudios sobre genética cuantitativa y de experimentos sobre selección, sugiere que existen cantidades significativas de variabilidad genética aditiva como para esperar avances continuos (Hallauer y Miranda, 1981). El avance logrado en los Estados Unidos provino del uso de menos de 5% del germoplasma de maíz a disposición de los mejoradores (Brown, 1975). Aunque no parece que la variabilidad genética sea un factor que limite las ganancias genéticas continuas hasta el momento, hay disponible una tremenda reserva de germoplasma por si pareciera que hay un estancamiento en la respuesta a la selección. La mayor parte del germoplasma no está adaptado y, en consecuencia no es directamente utilizable en los programas de mejoramiento de la Faja Maicera de los Estados Unidos. Por lo tanto, los mejoradores necesitan introducir, adaptar y evaluar la mayor parte (más de 95%) del germoplasma, para tenerlo disponible para usos futuros (Hallauer, 1978).

Un ejemplo específico es el progreso logrado con los programas de selección recurrente conducidos en "Iowa Stiff Stalk Synthetic" (BSSS), que es una población de maíz desarrollada a partir de la recombinación de 16 líneas que tenían una fortaleza de tallo arriba del promedio (Hallauer *et al.*, 1983). La selección recurrente fue comenzada en BSSS en 1939 y el programa ha sido continuo dentro del proyecto cooperativo (federal y del estado) de maíz. Los resultados de estos estudios de selección por largo tiempo, fueron resumidos por Hallauer *et al.* (1983). La respuesta a métodos diferentes de selección se realizó y no ha habido evidencia de un efecto de meseta en la tasa de ganancia genética. Smith (1983) y Oyervides García (1984), también evaluaron los estudios de selección y consignan una respuesta positiva a la selección; pero también apuntan que los efectos de la deriva genética son significativos en las poblaciones *per se*. Un aspecto de gran importancia fue, sin embargo, las líneas derivadas de las poblaciones seleccionadas y sus contribuciones a la industria semillera de maíz en los Estados Unidos. Las selecciones recombinadas para formar la población para el siguiente ciclo de selección, también fueron incluidas en los viveros de cruzamiento de prueba y del programa aplicado de mejora-

miento, para más selección y pruebas. Con base en el mejoramiento y las pruebas prácticas, las líneas superiores son liberadas para su uso por la industria de la semilla híbrida de maíz. Cuatro líneas derivadas de los experimentos sobre selección recurrente conducidos en BSSS, han tenido un uso extenso en la producción de semilla comercial durante las últimas tres décadas (Hallauer *et al.*, 1983). Russell (1985b) resumió los datos para cuatro líneas cruzadas con Mo 17, un probador común. Se obtuvo datos de 33 ambientes por un período de 9 años (Cuadro 6). B84 fue extraída del 7° ciclo de selección y liberada en 1978. En comparación con B14, extraída de la población BSSS original sin selección, B84 x Mo17 fue 32.2% más rendidor que B14 x Mo17. El avance genético en comportamiento del híbrido simple fue 4.6% para rendimiento, por ciclo de selección, que es similar a las ganancias en el comportamiento de la población *per se*. Las ganancias genéticas realizadas con la selección recurrente, se reflejan en las de los híbridos desarrollados a partir de los productos de la misma. Debido a que los métodos de selección recurrente han sido un componente relativamente menor de programas aplicados de mejoramiento, parece que el uso de la selección recurrente puede contribuir a ganancias continuas en los rendimientos de los híbridos. La aplicación de métodos de selección recurrente con objetivos prácticos de mejoramiento, también contribuirá a ganancias genéticas sistemáticas.

Cuadro 6. Datos agronómicos para cuatro líneas extraídas de BSSS y cruzadas en un probador común (Mo17). Los cruzamientos simples fueron evaluados en cuatro localidades por 9 años (1976-1984) en Iowa (Russell, 1985b)¹

| Cruzamiento | Ciclo de selección ² | Rendimiento ³ | Humedad | Acame | | Mazorcas caídas |
|---------------------------|---------------------------------|--------------------------|---------|-------|-------|-----------------|
| | | | | Raíz | Tallo | |
| | | t/ha | | % | | |
| B14A x Mo17 | C0 (1953) | 7.08 | 20.4 | 12.3 | 7.5 | 1.1 |
| B37 x Mo17 | C0 (1958) | 7.63 | 22.5 | 17.3 | 16.4 | 1.2 |
| B37 x Mo17 | C0 (1972) | 8.31 | 22.2 | 15.7 | 9.4 | 1.7 |
| B84 x Mo17 | C7 (1978) | 9.36 | 22.6 | 11.9 | 10.8 | 0.9 |
| Aprox. D.M.S. (p=0.05) | | 0.28 | 0.4 | 3.3 | 2.2 | -- |

¹33 ambientes localidad-año, tres ensayos descartados.

²Ciclo de selección del que fue derivada la línea y año de liberación.

³Rendimiento: B84 > B73 > B37 > B14A = 12.6%, 8.9%, 7.8%, respectivamente.

Otra indicación de que los rendimientos de los híbridos continuarán siendo altos, es sugerida por los rendimientos comparativos obtenidos a partir de híbridos

sembrados bajo buen manejo, frente al promedio para Iowa (Fig. 2). Estas tendencias pueden estar relacionadas con diferencias en manejo más bien que con cambios genéticos; pero los híbridos deben tener el potencial genético para responder a situaciones de mejores prácticas culturales y de manejo. Los datos incluidos en la Fig. 2 comparan los rendimientos obtenidos por ganadores de concursos y el promedio para el estado, de 4.0 a 5.6 millones de hectáreas de maíz. Los agricultores entraron voluntariamente a los concursos para determinar cual podía cosechar el rendimiento más alto. Todos los campos que entraron en el concurso y reportaron rendimientos en exceso de 11250 kg/ha, fueron verificados por un juez independiente. Los datos son de 1954, cuando fueron medidas por primera vez parcelas cosechadas a máquina, hasta 1984, y los aumentos en rendimiento fueron casi paralelos para el concurso y el promedio estatal. Pero el rendimiento de las parcelas del concurso fue casi 6000 kg/ha mayor que el promedio para el estado. Las tasas de aumento en rendimiento para el período de 30 años, fueron 131 kg/ha para el promedio estatal y 156 kg/ha para el concurso. Si las tasas de aumento en rendimiento durante los últimos 30 años son proyectados hasta el año 2000, el promedio estatal predicho de rendimiento para Iowa es 9610 kg/ha y 16560 kg/ha para el concurso de maíz. En ambos casos, los niveles de rendimiento continuarán ascendiendo debido a híbridos mejores, mejores prácticas culturales y mejor manejo.

Aunque las ganancias genéticas logradas en maíz durante los últimos 50 años han sido impresionantes, también parece que podemos esperar aumentos continuos en rendimiento (Fig. 3). Estos incluirán una combinación de híbridos mejorados y mejores prácticas culturales y de manejo. Parece razonable esperar mejoras constantes en ambos aspectos. Los métodos de mejoramiento están siendo refinados, las fuentes de germoplasma han sido mejoradas, las compañías privadas están expandiendo sus programas de mejoramiento genético y los agricultores están mejorando la eficiencia de sus prácticas de producción. La genética ha hecho contribuciones importantes al mejoramiento del maíz y lo continuará haciendo en el futuro. Aunque el impacto de las técnicas más nuevas en biotecnología (genética molecular, fusión de protoplastos, cultivo de tejidos, transformación, elementos que se transponen, etc.) no son predecibles actualmente, los productos de la biotecnología contribuirán a las ganancias genéticas predichas del futuro.

BIBLIOGRAFIA

- Alexander, D.E., and Roy G. Greech. 1977. Breeding special industrial and nutritional types. In: G. F. Sprague (ed.). Corn and Corn Improvement. American Society of Agronomy, Madison, WI. pp. 363-390.

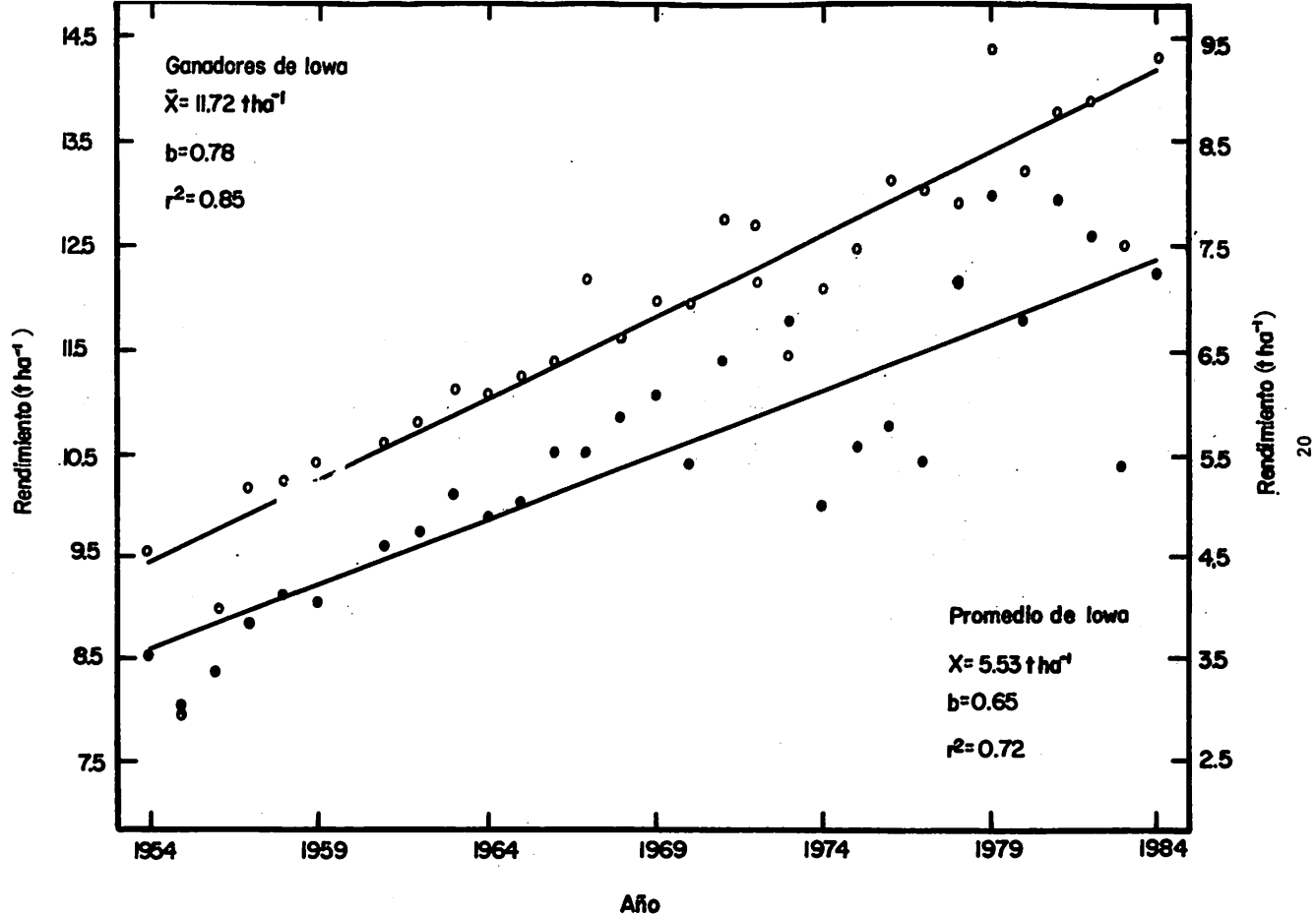


Figura 2. Rendimientos observados de los principales ganadores del concurso y rendimientos promedio en Iowa y respuestas lineales predichas para ganadores principales de concursos y promedio estatal para 1954 a 1983. (Russell, 1985)

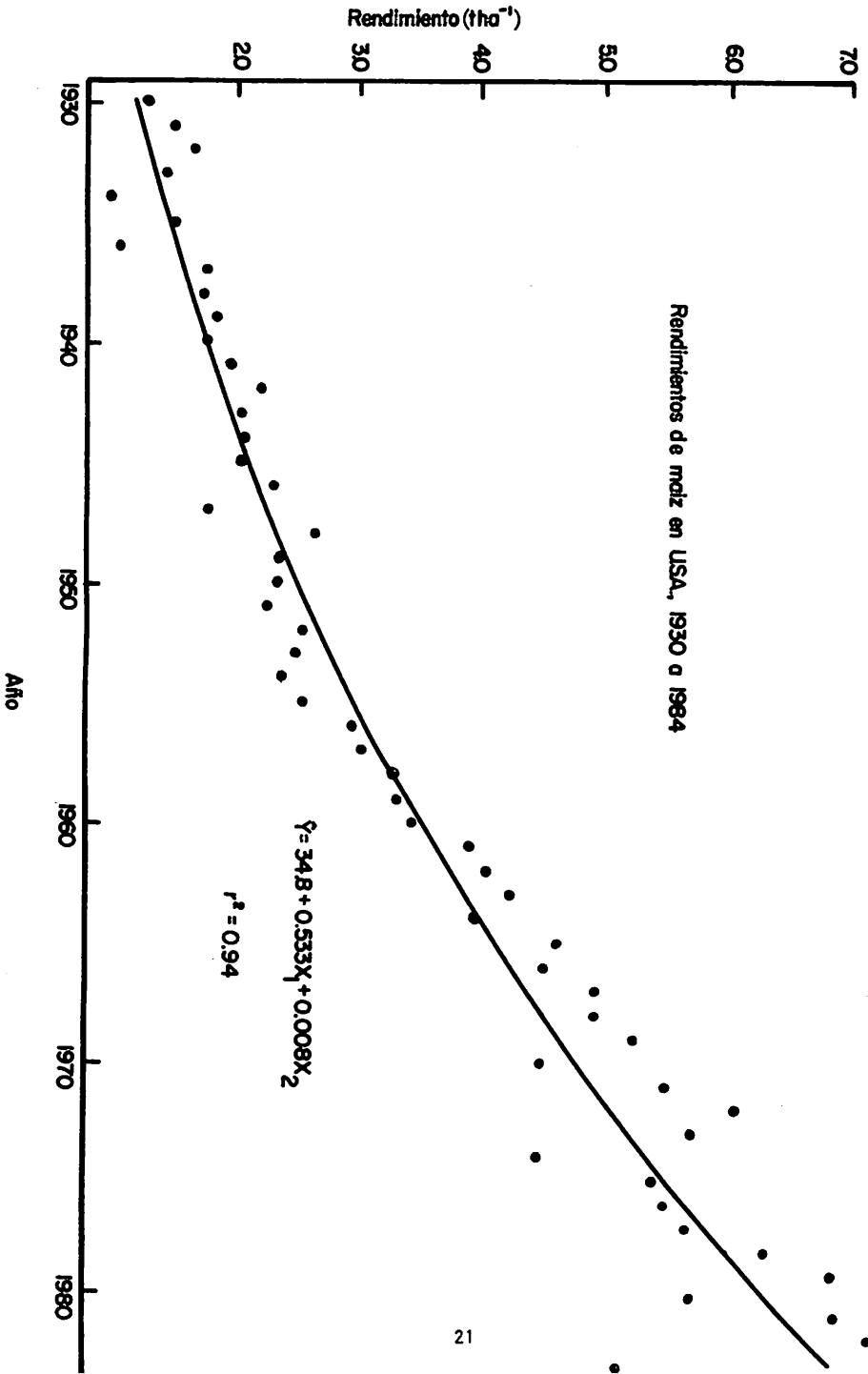


Figura 3. Rendimientos observados y predichos en los Estados Unidos, para 1930 a 1984 (Russell, 1985)

- Beckett, J.B. 1971. Classification of male-sterile cytoplasm in maize (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 11: 724-727.
- _____ 1978. B-A Translocation in maize. *J. Heredity* 69: 27-36.
- Brown, W.L. 1975. A broader germplasm base in corn and sorghum. *Proc. Annu. Corn Sorghum Res. Conf.* 30: 81-89.
- Duvick, D.N. 1977. Genetic rates of grain in hybrid maize during the last 40 years. *Maydica* 22: 187-196.
- _____. 1984. Genetic contributions to yield gains in U.S. hybrid maize, 1930 to 1980. In: W.R. Fehr (ed.). *Genetic Contributions to Yield Gains of Five Major Crop Plants*. Crop Science Society of America. Spec. Publ. 7. Madison, WI. pp. 15-47.
- Falconer, D.S. 1981. *Introduction to Quantitative Genetics*. Longman, New York.
- Hallauer, A.R. 1978. Potential of exotic germplasm for maize improvement. In: D.B. Walden (ed.). *Maize Breeding and Genetics*. John Wiley & Sons, New York. pp. 229-247.
- _____, and J.B. Miranda, F. 1981. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Iowa State University Press. Ames, IA. 468 p.
- _____, W.A. Russell, and O.S. Smith. 1983. Quantitative analysis of Iowa Stiff Stalk Synthetic. *Proc. Stadler Symp.* 15: 83-104.
- Hansen, W.D. 1963. Heritability. In: W.D. Hanson and H.F. Robinson (ed.). *Statistical Genetics and Plant Breeding*. Natl. Acad. Sci. Natl. Res. Council Publ. 982. Washington, D.C. p. 125-140.
- Hooker, A.L. 1961. A new type of resistance to *Helminthosporium turcicum*. *Plant Dis. Rep.* 45: 780-781.
- Kempthorne, O. 1957. *An Introduction to Genetic Statistics*. 2nd. ed. John Wiley & Sons, New York.
- McClintock, B. 1950. The origin and behavior of mutable loci in maize. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 36: 347.
- Mertz, E.T., L.S. Bates, and O.E. Nelson. 1964. Mutant gene that changes protein composition and increases lysine content of maize endosperm. *Science* 145: 279-280.
- Neuffer, M.G., Loing Jones, and Marcus S. Zuber. 1968. *The mutants of maize*. Crop Science Society of America, Madison, WI.
- Onukogu, F.A., W.D. Guthrie, W.A. Russell, G.L. Reed, and J.C. Robbins. 1978. Location of genes that condition resistance in maize to sheath-collar feeding by second-generation European corn borers. *J. Econ. Entomol.* 71: 1-4.
- Oyervides-García, Manuel. 1984. Variation among strains of Iowa Stiff Stalk Synthetic. Ph.D. Thesis. Iowa State University Library, Ames. IA.

- Rhoades, M.M. 1931. Cytoplasmic inheritance of male sterility in *Zea mays*. Science 73: 340-341.
- Russell, W.A. 1974. Comparative performance for maize hybrids representing different eras of maize breeding. Proc. Annu. Corn Sorghum Res. Conf. 29: 81-101.
- _____. 1984. Agronomic performance of maize cultivars representing different eras of maize breeding. Maydica (In press).
- _____. 1985a. Contribution of breeding to maize improvement in the United States, 1920's to 1980's. Iowa State J. Res. (In press).
- _____, 1985b. Comparison of the hybrid performance of maize inbred lines developed from the original and improved cycles of BSSS. Maydica (In press).
- Shull, G.H. 1909. A pure-line method of corn breeding. Rep. Am. breeders' Assoc. 5: 51-59.
- Smith, O.S. 1983. Evaluation of recurrent selection in BSSS, BSCB1, and BS13 maize populations. Crop Sci. 23: 35-40.
- Sprague, G.F. 1972. The genetics of corn breeding. Proc. Stadler Symp. 4: 69-82. Univ. Missouri, Columbia, MO.
- _____, and S.A. Eberhart. 1977. Corn breeding. In: G.F. Sprague (ed.). Corn and Corn Improvement. American Society of Agronomy, Madison, WI. pp. 305-362.
- Zuber, M.S., and L.L. Darrah. 1980. 1979 U.S. corn germplasm base. Proc. Annu. Corn Sorghum Res. Conf. 35: 234-249.

PROPAGACION *in vitro* DE VARIEDADES DE VIOLETA AFRICANA GENERADAS POR HIBRIDACION

Armando García Velázquez y Alfredo Carballo Quirós¹.

INTRODUCCION

De las plantas utilizadas como ornamentales, la violeta africana (*Saintpaulia ionantha*) es posiblemente una de las de más reciente domesticación, ya que fue a fines del siglo pasado cuando fue introducida al cultivo (Anderson, 1961). Originaria de Tanzania, fue llevada a Alemania alrededor de 1890-1893, de donde se ha distribuido a todo el mundo como una planta ornamental para interiores por lo atractivo de su follaje y floración (Kramer, 1977).

La violeta africana pertenece a la familia Gesneriaceae, que comprende varios géneros de ornamentales como las gloxinias, *Achimenes*, *Aeschyanthus* y *Alsobia*, entre otros. Las dos especies más conocidas como violeta africana son *Saintpaulia ionantha* y *S. confusa*, dentro de las cuales existen variaciones en forma de la planta y hojas así como de forma y color de las flores.

Posiblemente las actuales variedades cultivadas sean de origen híbrido entre *S. ionantha* y *S. confusa*.

Usualmente la reproducción de la violeta africana es asexual, utilizando dos métodos: uno de ellos consiste en sumergir el peciolo de las hojas en agua potable para estimular el enraizamiento y el otro enraizando las hojas en un medio sólido, como suelo orgánico, mezclas de suelo-arena-materia orgánica o bien agrolita. De ambas formas de propagación se obtiene una planta por hoja enraizada, lo que significa un número relativamente reducido de plantas. Además, excepto por mutación somática, que no se sabe con qué frecuencia pudiera ocurrir, se comprende que las nuevas plantas son copia fiel de aquella de la cual se tomaron las hojas.

Pocos horticultores cruzan y cultivan plantas de violeta africana proveniente de semilla, que es la manera de aumentar la variabilidad tanto en follaje como en flores.

¹ Profesores Investigadores del Centro de Genética, Colegio de Postgraduados, 56230 Montecillos, México.