



DIVERSIDAD DE POBLACIONES DE MAÍZ ADAPTADAS A VALLES ALTOS DE MEXICO ANALIZADAS MEDIANTE MARCADORES SILICODART

DIVERSITY OF MAIZE POPULATIONS ADAPTED TO THE HIGHLANDS OF MEXICO USING SILICODART MARKERS

Ana Patricia Reyes-Correa¹, Martha Hernández-Rodríguez^{1*}, J. Jesús García-Zavala¹, Ignacio Benítez-Riquelme¹, Viridiana Trejo-Pastor², Ricardo Lobato-Ortiz¹ y María Isabel López-Martínez¹

¹Colegio De Postgraduados, Campus Montecillo, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. ²Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Cuautitlán, Cuautitlán Izacalli, Estado de México, México.

*Autor de correspondencia (hernandez.martha@colpos.mx)

RESUMEN

El maíz (*Zea mays* L.) es una de las especies con mayor diversidad y plasticidad. La diversidad genética es la variabilidad en la secuencia del ADN dentro de una población o especie. La plasticidad es la capacidad de un organismo para expresar diferentes fenotipos en respuesta a variaciones en el ambiente. Este estudio tuvo como objetivo evaluar los cambios en los indicadores de diversidad en poblaciones de maíz adaptadas a Valles Altos del centro de México mediante marcadores SilicoDART. Se analizaron poblaciones de 11 razas de maíz (Pepitilla, Tabloncillo, Comitico, Celaya, Vandeño, Tepecintle, Olotillo, Nal-Tel, Zapalote Chico, Tuxpeño y Cónico Norteño) en sus versiones original y adaptada. Se extrajo ADN de hojas utilizando un protocolo basado en CTAB. Los marcadores se obtuvieron mediante la tecnología DARTseq. Se obtuvieron 37,752 marcadores, de los cuales 20,654 fueron utilizados para el análisis. A nivel de loci, los valores promedio de los estimadores fueron: heterocigosidad esperada (He) = 0.304, número de alelos efectivos (Ae) = 1.488 e índice de Shannon = 0.682. A nivel de accesiones, los promedios fueron: He = 0.418, Ae = 1.723 y rareza alélica (Ra) = 234. El agrupamiento basado en la distancia de Rogers mostró que seis de las poblaciones adaptadas y sus correspondientes versiones originales (razas Vandeño, Cónico Norteño, Tuxpeño, Tepecintle, Nal-Tel y Zapalote Chico) se agruparon en el mismo clado, mientras que las restantes se ubicaron en clados de grupos distintos. El análisis de escalamiento multidimensional confirmó la existencia de poblaciones con estructura similar entre sus versiones original y adaptada, y otras con diferenciación genética considerable. Se concluye que la selección logró preservar la diversidad genética en las poblaciones, aunque con tendencia hacia la fijación de alelos. La divergencia observada sugiere que la adaptación no fue homogénea y que factores como la respuesta a la selección, la estructura genética inicial de cada población y la plasticidad fenotípica influyeron en el proceso adaptativo.

Palabras clave: *Zea mays*, diversidad genética, marcadores silicoDART, plasticidad fenotípica, selección masal.

SUMMARY

Maize (*Zea mays* L.) is one of the species with the greatest diversity and plasticity. Genetic diversity refers to the variability in DNA sequences within a population or species. Plasticity is the ability of an organism to express different phenotypes in response to variations in the environment. This study aimed to assess changes in diversity indicators in maize populations adapted to the high valleys region of central Mexico using SilicoDART markers. Populations from 11 maize races (Pepitilla, Tabloncillo, Comitico, Celaya,

Vandeño, Tepecintle, Olotillo, Nal-Tel, Zapalote Chico, Tuxpeño and Cónico Norteño) in their original and adapted versions were analyzed. DNA was extracted from leaves using a CTAB-based protocol. Markers were obtained using DARTseq technology. A total of 37,752 markers were generated, of which 20,654 were used for the analysis. At the loci level, the average values of the estimators were: expected heterozygosity (He) = 0.304, effective allele number (Ae) = 1.488, and Shannon index = 0.682. At the accessions level, the averages were: He = 0.418, Ae = 1.723, and allelic rareness (Ar) = 234. Grouping based on Rogers' distance showed that six of the adapted populations and their corresponding original versions (races Vandeño, Cónico Norteño, Tuxpeño, Tepecintle, Nal-Tel, and Zapalote Chico) were grouped in the same clade, while the remaining populations were placed in clades of distinct groups. The multidimensional scaling analysis confirmed the existence of populations with similar structure between their original and adapted versions, and others with considerable genetic differentiation. It is concluded that selection preserved genetic diversity in the populations, although with a tendency towards fixation of alleles. The observed divergence suggests that adaptation was not homogeneous and that factors such as response to selection, initial genetic structure of each population and phenotypic plasticity influenced the adaptive process.

Index words: *Zea mays*, genetic diversity, mass selection, phenotypic plasticity, silicoDART markers.

INTRODUCCIÓN

El maíz (*Zea mays* L.) es el tercer cultivo básico de mayor producción a nivel mundial; por ello, desarrollar estrategias de adaptación es crucial para la producción agrícola y asegurar su papel futuro en la lucha contra el hambre, la inseguridad alimentaria y la mejora de la nutrición ante escenarios de cambio climático (Ahmad, 2020; Liu *et al.*, 2020). Entre las estrategias, se ha sugerido dar mayor prominencia a las razas locales de maíz y a la adaptación como factores clave para enfrentar la severidad del cambio climático en la producción de alimentos (Hellin *et al.*, 2014).

El mejoramiento genético convencional es fundamental para incrementar la producción de maíz frente a los desafíos ambientales; este ha sido responsable de aumentos significativos en la productividad agrícola, contribuyendo

con el 50 % del incremento en el rendimiento del maíz en EE. UU. desde 1930. Entre 1960 y 2000, las ganancias genéticas en el rendimiento de grano alcanzaron un promedio de 110 kg ha⁻¹ año⁻¹ en ese país (Liu *et al.*, 2021).

En México, el uso de semilla mejorada ha aumentado en los últimos años y su uso se ha concentrado en zonas de agricultura comercial (SADER, 2020; Sánchez-Toledano *et al.*, 2018); sin embargo, el padrón de adopción por pequeños productores ha sido irregular debido a las ventajas adaptativas de los materiales nativos, la preferencia por productos tradicionales que satisfacen las demandas organolépticas locales y las condiciones económicas asociadas con la superficie de siembra disponible (Uzcanga *et al.*, 2017). Esta brecha en la adopción y adaptación a ambientes marginales podría superarse al involucrar activamente a los usuarios finales en el proceso de desarrollo de variedades, incorporando en los programas de mejoramiento la perspectiva de los agricultores (Morris y Bellon, 2004).

La adaptación de las poblaciones de maíz depende en gran medida de la diversidad genética disponible (Birader *et al.*, 2023). En el contexto del mejoramiento genético, genotipos con adaptación limitada suelen presentar baja estabilidad y reducida respuesta a la selección (Bocianowski *et al.*, 2024). En genética cuantitativa, el fenotipo de un carácter está determinado por los efectos genéticos, ambientales y su interacción, de acuerdo con el modelo $F = G + A + G \times A$ (Falconer y Mackay, 1996). Bajo este modelo, la interacción genotipo \times ambiente condiciona la expresión del fenotipo, la respuesta a la selección, y en ocasiones, puede asociarse con patrones de plasticidad fenotípica (Fu y Wang, 2023).

En vista de que el mejoramiento modifica las frecuencias alélicas y la distribución de la diversidad genética (Masuka *et al.*, 2017), es importante monitorear la diversidad en poblaciones bajo selección artificial. En maíz existen numerosos estudios de caracterización genética que reportan la variación dentro y entre razas mediante marcadores moleculares (Arteaga *et al.*, 2015; Barrera-Guzmán *et al.*, 2020; Rocandio-Rodríguez *et al.*, 2014); sin embargo, son limitados aquellos que evalúan el efecto de la selección masal sobre la diversidad (Alves *et al.*, 2017; Labate *et al.*, 1999; Solomon *et al.*, 2010). Recientemente, el genotipado de alta densidad se ha vuelto accesible para estudiar la variación existente. En este aspecto, la tecnología DArTseq permite obtener un alto número de marcadores dominantes (SilicoDART) y codominantes (SNP) y facilitar estudios de diversidad y estructura poblacional (Petroli y Kilian, 2019).

El objetivo de este estudio fue determinar la diversidad

genética de poblaciones pertenecientes a 11 razas de maíz en su versión original y adaptada a Valles Altos del centro de México mediante marcadores SilicoDART. Se planteó la hipótesis de que el proceso de selección para adaptar estas poblaciones de origen tropical y subtropical a esta región de México modificó sus indicadores de diversidad genética.

MATERIALES Y MÉTODOS

Germoplasma de estudio

Se evaluaron poblaciones de 11 razas de maíz adaptadas a Valles Altos: Pepitilla, Tabloncillo, Comiteco, Celaya, Vandeño, Tepecintle, Olotillo, Nal-Tel, Zapalote Chico, Tuxpeño y Cónico Norteño en sus versiones original y adaptada. Estas poblaciones son parte del Programa de Mejoramiento Genético de Maíz de la Mesa Central del Colegio de Postgraduados.

La versión o población original se refiere al material a partir del cual se inició el proceso de adaptación, la población adaptada correspondió al material derivado de la población original después de 18-24 ciclos de selección masal (Cuadro 1) en las condiciones ambientales de Montecillo, Estado de México (19° 27' 35" N, 98° 54' 16" O). En el caso de Cónico Norteño, se evaluó la población Zacatecas 58, una población recolectada en Cantuna, Sain Alto, Zacatecas (22° 44' 56" N 102° 32' 06" W (Santacruz-Varela, Com. Pers., 2025)¹ y sujeta a 24 ciclos de selección adaptativa bajo las condiciones de Montecillo, Texcoco, Estado de México. En el caso de Olotillo, Comiteco y Tabloncillo, las poblaciones originales fueron sustituidas por accesiones de la misma raza provenientes del banco de germoplasma del CIMMYT debido a baja viabilidad ocasionada por condiciones subóptimas de almacenamiento (Cuadro 1).

Los materiales se sembraron en dos surcos de 10 m separados a 80 cm, con 28 matas de dos plantas cada 40 cm, en el ciclo primavera-verano de 2023, en Montecillo, Texcoco, Estado de México. Previamente, la semilla fue regenerada en el año 2021 con el fin de homogeneizar su calidad fisiológica, debido a que los lotes provenían de los ciclos agrícolas 2016 y 2018. En el proceso de rejuvenecimiento de semilla se aplicó un riego inicial un día después de la siembra, seguido de tres riegos complementados con precipitación pluvial. La fertilización se realizó con una dosis de 180-90-0 kg ha⁻¹ de N-P-K, aplicada en dos fracciones: la mitad del nitrógeno y todo el fósforo en la preparación del terreno, y el nitrógeno restante

¹Santacruz-Varela, A. Especialista en recursos genéticos de maíz, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México, México.

durante el aporque a los 28 días después de la siembra. El control de malezas fue manual. No hubo aplicación de insecticidas.

Extracción del ADN

Se tomaron muestras de 20 plantas por población. Se cortaron porciones de aproximadamente 20 cm de largo de hojas jóvenes, sanas y completamente extendidas, las cuales se conservaron en frío durante su traslado al laboratorio. De cada planta se obtuvo una submuestra de 200 mg, que se congeló en nitrógeno líquido y se almacenó a -80 °C hasta la extracción de ADN.

La extracción se realizó mediante un protocolo basado en bromuro mixto de alquiltrimetil-amonio (CTAB) optimizado para extracción a baja escala (CIMMYT, 2006). Brevemente, las muestras se homogenizaron con nitrógeno líquido y se incubaron con solución de lisis a 65 °C durante 1 h. Posteriormente, el extracto se purificó con cloroformo:alcohol isoamílico (24:1) mezclando a temperatura ambiente (TA) durante 10 min, y luego centrifugando para recuperar el sobrenadante (11,500 rpm, 10 min, TA). A partir del sobrenadante, el ADN se precipitó con medio volumen de isopropanol frío durante 1 h a -20 °C. El precipitado se lavó con etanol 70 %, se secó a TA y se rehidrató en 100 µL de amortiguador TE, pH 8.0.

Cuadro 1. Indicadores de diversidad de 11 poblaciones de maíz en su versión original y adaptada.

Raza	Población	Versión	He	Ae	Ra
Celaya	Guanajuato 20 C19S4#	Adaptada	0.43	1.76	270
Celaya	Guanajuato 20	Original	0.47	1.87	231
Cónico Norteño	Zacatecas 58 SMC24	Adaptada	0.45	1.80	257
Cónico Norteño	Zacatecas 58	Original	0.45	1.81	255
Comiteco	Chiapas 39 C19S4#	Adaptada	0.38	1.61	223
Comiteco [†]	Chiapas 94	Original	0.39	1.63	197
Nal-Tel	Yucatán 7 C19S4#	Adaptada	0.38	1.62	239
Nal-Tel	Yucatán 7	Original	0.42	1.73	225
Olotillo	Chiapas 56 C19S4#	Adaptada	0.44	1.78	248
Olotillo [†]	Chiapas 52	Original	0.41	1.70	204
Pepitilla	Morelos 17 C19S4#	Adaptada	0.44	1.79	247
Pepitilla	Morelos 17	Original	0.48	1.91	268
Tabloncillo	Jalisco 63 C19S4#	Adaptada	0.39	1.63	229
Tabloncillo [†]	Jalisco 23	Original	0.42	1.73	225
Tepecintle	Chiapas 76 C19S4#	Adaptada	0.38	1.61	206
Tepecintle	Chiapas 76	Original	0.39	1.65	207
Tuxpeño	Var.520C C18S4#	Adaptada	0.42	1.72	230
Tuxpeño	Var.520C	Original	0.39	1.64	234
Vandéño	Chiapas 30 C19S4#	Adaptada	0.45	1.80	236
Vandéño	Chiapas 30	Original	0.41	1.71	242
Zapalote Chico	Oaxaca 48 C18S4#	Adaptada	0.38	1.62	246
Zapalote Chico	Oaxaca 48	Original	0.44	1.77	240

[†]La población original no corresponde con la versión original en sentido estricto, pero pertenece a la misma raza y no ha sido sometida a proceso de selección. He: Heterocigosidad esperada, Ae: número. de alelos efectivos, Ra: rareza alélica.

La concentración y pureza del ADN se evaluaron mediante espectrofotometría (Nanodrop ND2000, Thermo Scientific, Waltham, Massachusetts, EUA). La integridad se verificó en gel de agarosa 1 %, migrando 2 μL de ADN mezclado con 3 μL de amortiguador de carga SGB 5X (CIMMYT, 2006), utilizando 50 ng de ADN del fago Lambda como marcador. Se consideraron adecuadas aquellas muestras que presentaron bandas de alto peso molecular sin evidencia de degradación.

Secuenciación

Se prepararon volúmenes de 100 μL a una concentración de 100 ng μL^{-1} de ADN por población. Cada volumen contuvo el ADN de 15 individuos en concentraciones equimoleculares. Se enviaron para su genotipificación al Servicio de Análisis de Genotipificación para la Agricultura (SAGA) del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo, en Texcoco, México, que emplea la tecnología DArTseq. Este tipo de secuenciación de segunda generación utiliza enzimas de restricción para reducir la complejidad del genoma a través de fragmentación dirigida (Petroli y Kilian, 2019). Para las poblaciones de este estudio se utilizaron las enzimas *Pst* I (CTGCA^AG) y *Nsp* I (RCATG^AY), siguiendo el protocolo patentado por DArT (<https://www.diversityarrays.com/services/dartseq/>) en un equipo secuenciador (NovaSeq-6000, Illumina, San Diego, California, EUA).

Los datos obtenidos por SAGA se recibieron como una matriz de secuencias con valores 1 y 0 para denotar la presencia o ausencia del marcador.

Análisis de datos

Solo se consideraron los marcadores polimórficos y presentes en todas las poblaciones. A partir de ellos, se obtuvieron los indicadores de diversidad (porcentaje de loci polimórficos, P; heterocigosidad esperada, He; heterocigosidad observada, Ho; alelos efectivos, Ae; rareza alélica, Ra) por loci y accesión, así como la matriz de distancias de Rogers, el dendrograma correspondiente y el análisis molecular de varianza (AMOVA) con el programa Bio-R (Biodiversity Analysis with R for Windows) versión 3.2 (Pacheco-Gil *et al.*, 2022). Asimismo, se obtuvieron gráficos de distribución de frecuencias de He y Ae mediante un script local diseñado para R (R Core Team, 2023).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Diversidad genética a nivel de loci

En total, se obtuvieron 37,752 marcadores SilicoDART. Esta cantidad de marcadores se filtró para elegir solamente

aquellos presentes en las 22 poblaciones, quedando 20,654 marcadores. Por lo tanto, en el análisis solo se incluyeron los marcadores con una tasa de llamado ≤ 0.975 y reproducibilidad ≥ 0.875 . El valor promedio de los indicadores de diversidad de los marcadores analizados fue el siguiente: P = 36.6, He = 0.304 ± 0.001 , Ae = 1.488 ± 0.003 e índice de Shannon (I) = 0.682 ± 0.002 , lo que sugirió una diversidad moderada que ameritó ser disectada para determinar si las frecuencias de los dos estados (presencia o ausencia) de los marcadores estaban equilibradas.

La Figura 1 muestra la distribución de la He. Se observó que la mayoría de los loci (71.2 %) mostraron He < 0.2, con loci ya completamente fijos (He = 0) y otros presentando diversidad genética baja. Los demás marcadores presentaron una He que osciló entre 0.2 y 0.5 (28.8 %). Dado que He se calcula como $2pq$, el valor máximo de He para un marcador dominante cuando ambos alelos tienen la misma frecuencia ($p = q$) es de 0.5; por lo tanto, en términos de patrones de corte enzimático, el valor de He = 0.304 encontrado en las poblaciones de este estudio significó la existencia de un moderado grado de conservación de los sitios de corte de las enzimas de restricción. Este dato indicó que la selección a la que estuvieron sometidas las poblaciones pudo haber favorecido un estado genético sobre el otro.

Al respecto, Suárez-González *et al.* (2025) reportaron una He = 0.205 en 55 genotipos de maíz de la raza Jala caracterizados con ISSR, un marcador dominante. Por su parte, Rocandío-Rodríguez *et al.* (2014) reportaron una He = 0.710 encontrada en 109 accesiones de siete razas de maíz de los Valles Centrales de México analizadas con 31 SSR, un marcador codominante. Los valores de estas investigaciones sugieren que la He de las poblaciones analizadas en este estudio se encuentran dentro de la diversidad reportada para maíz. En cuanto a la predominancia de alelos, se ha documentado que la selección no actúa de manera uniforme en el genoma, pero favorece regiones genómicas vinculadas al rasgo bajo presión selectiva. En este aspecto, estudios en maíz y otros cultivos han reportado barridos selectivos en regiones que están bajo selección para adaptación o mejoramiento. Wegary *et al.* (2019) identificaron 22 barridos selectivos en 292 líneas de maíz durante su proceso de adaptación a tierras altas de África. Asimismo, Semagn *et al.* (2021) encontraron 21 barridos selectivos en 196 líneas de trigo de invierno, algunos de ellos cercanos a genes asociados con caracteres como altura de planta, fotoperíodo, vernalización, calidad del gluten y resistencia a enfermedades.

Por otra parte, el valor de Ae = 1.488 refuerza el hallazgo de que la mayoría de los individuos están compartiendo

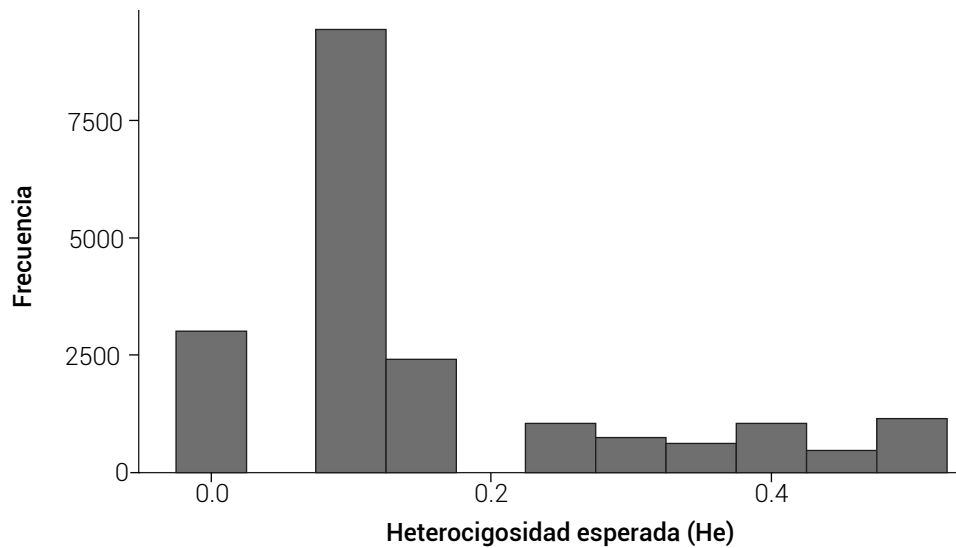


Figura 1. Distribución de la heterocigosidad esperada de 20,654 marcadores SilicoDArT de poblaciones de 11 razas de maíz en su versión original y adaptada.

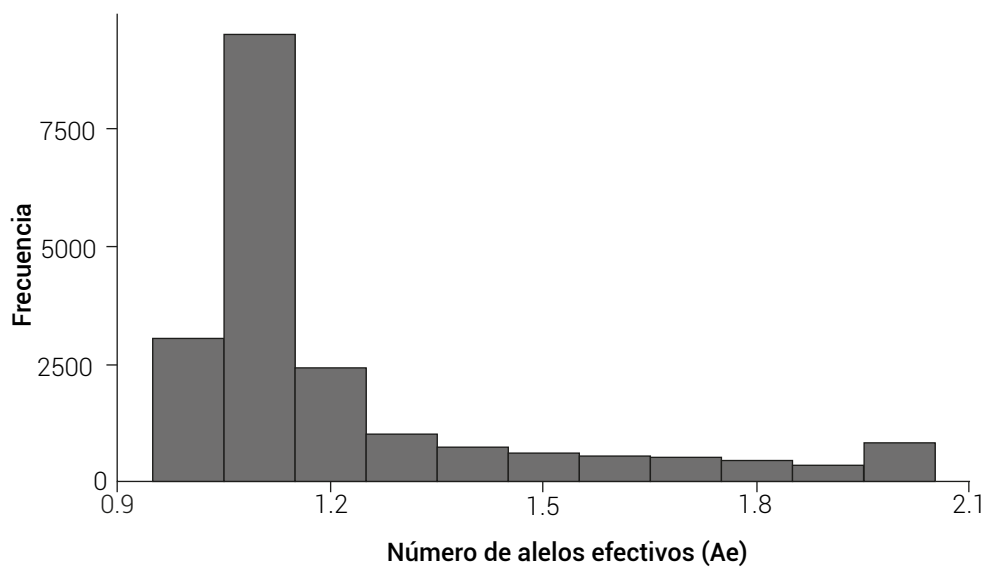


Figura 2. Distribución del número de alelos efectivos de 20,654 marcadores SilicoDArT de poblaciones de 11 razas de maíz en su versión original y adaptada.

el mismo sitio de corte enzimático. Para los marcadores dominantes, solo dos estados genéticos son posibles (presente o ausente); en consecuencia, el valor máximo de A_e debe ser 2. La Figura 2 muestra la distribución del número de alelos efectivos. Se observó que el valor de A_e osciló entre 1.19 y 2.0 con 1.19 como el valor más frecuente. Al respecto, un valor de $A_e = 1.0$ indica ausencia de variabilidad genética en ese locus; es decir, todas las poblaciones tienen el mismo alelo para una posición genómica particular. En las poblaciones naturales, la presencia de un mismo alelo ($A_e = 1.0$, alelos fijos) es promovida por selección, deriva genética o un cuello de

botella poblacional (Weir, 1996). Por lo tanto, el valor de $A_e = 1.488$ detectado en este estudio implica que uno de los alelos empieza a ser predominante, pero aún hay cierta variabilidad entre los loci evaluados.

Diversidad genética a nivel de poblaciones

A nivel de las poblaciones, el valor de H_e osciló de 0.388 (Tepecintle adaptado) a 0.477 (Pepitilla original), con un promedio de 0.418. Estos valores son mayores a los reportados por Arteaga *et al.* (2015) en un conjunto de poblaciones pertenecientes a 46 razas recolectadas

en México entre 2006 y 2010, los cuales oscilaron entre 0.234 y 0.318, con un promedio de 0.311, utilizando 36,931 SNPs. Las diferencias observadas entre ambos trabajos pueden atribuirse, en parte, al tipo de marcador utilizado, ya que los marcadores SilicoDART no son directamente comparables con los SNPs; sin embargo, considerando el origen nativo de las poblaciones analizadas y el proceso de selección para adaptación al que han estado sometidas (18-24 ciclos), el valor de H_e sugiere un grado intermedio de diversidad genética, con algunas regiones homogéneas y otras ya fijadas.

En cuanto al comportamiento de la H_e , se encontró que en tres poblaciones (Cónico Norteño, Comiteco y Tepecintle) los valores fueron similares entre versiones, en cinco disminuyeron en la versión adaptada (Celaya, Nal-Tel, Pepitilla, Tabloncillo y Zapalote Chico) y en tres aumentaron (Olotillo, Vandeño y Tuxpeño). En Olotillo, la diferencia puede atribuirse a que la población original no corresponde con la que dio origen a la población adaptada, lo que implica una base genética distinta. En Vandeño y Tuxpeño, el incremento en la H_e podría estar relacionado con la recombinación y el flujo génico.

Al respecto, la recombinación favorece la generación de nuevos arreglos alélicos y es intensa en regiones heterocigóticas, lo que provoca un aumento en la diversidad, particularmente en fondos genéticos homogéneos como los de *Arabidopsis*, una planta autógama (Szymanska-Lejman *et al.*, 2023). Mikhailov *et al.* (2025) también encontraron que regiones heterocigóticas de genotipos de maíz presentaron tasas de recombinación más altas que las de híbridos; por lo tanto, es probable que en las poblaciones del presente estudio, este fenómeno haya contribuido al incremento de H_e durante el proceso de adaptación. De igual manera, el flujo génico no intencional pudo haber incorporado variabilidad durante el periodo de adaptación, ya sea por la coincidencia en los periodos de floración entre parcelas vecinas, manipulación durante la polinización o incluso por una relajación en la presión de selección.

El A_e fue de 1.613 (Tepecintle adaptado) a 1.914 (Pepitilla original) con un promedio de 1.723. Este indicador refleja el número de alelos que contribuyen realmente a la diversidad, lo que sugirió una conservación alta de la variabilidad en las 22 poblaciones analizadas. Kondwakwenda *et al.* (2020), en un estudio de 46 líneas de maíz para evaluar su diversidad y elegir combinaciones parentales utilizando 2,623 SNPs, reportaron valores de A_e entre 1.4 y 1.6, los cuales son menores que los obtenidos en este estudio, lo que permite inferir que las 11 poblaciones adaptadas conservan aún variación considerable y un alto potencial de respuesta a la selección.

Los valores de rareza alélica fluctuaron de 190 (Comiteco original) a 270 (Celaya adaptado), con un promedio de 234 (Cuadro 1). Este parámetro refleja la especificidad de los alelos presentes en cada población y permite identificar poblaciones que contienen variantes genéticas menos distribuidas dentro del conjunto evaluado. Floriani y Lipka (2025) destacaron la importancia de las variantes genéticas poco comunes para comprender la arquitectura genética de caracteres cuantitativos y procesos de adaptación en los cultivos; por tanto, la rareza alélica observada en las poblaciones analizadas sugiere un potencial importante para el mejoramiento genético y para la conservación de este germoplasma.

Relaciones genéticas

El análisis de agrupamiento basado en las distancias de Rogers (Figura 3) reveló la existencia de dos grupos principales, lo que evidenció patrones de disimilitud genética entre las poblaciones evaluadas. El Grupo I incluyó las poblaciones de las razas Celaya, Vandeño y Tuxpeño, tanto en su versión original como adaptada, además de las poblaciones adaptadas de Comiteco y Olotillo. Por su parte, el Grupo II fue más amplio y se dividió en dos subgrupos. El primero estuvo conformado por las poblaciones originales y adaptadas de Cónico Norteño y Pepitilla, junto con la población original de Tabloncillo. El segundo subgrupo incluyó a las poblaciones originales y adaptadas de Tepecintle, Nal-Tel y Zapalote Chico, así como las poblaciones originales de Comiteco, Olotillo y Tabloncillo.

Se observó que seis de las poblaciones (Vandeño, Tuxpeño, Cónico Norteño, Tepecintle, Nal-Tel y Zapalote), en su versión original como adaptada se agruparon en el mismo clado, lo que sugiere que conservaron una estructura genética similar durante el proceso de adaptación. En contraste, las poblaciones de las razas Celaya y Pepitilla no se agruparon en un mismo clado, sino en uno de nivel superior dentro del mismo grupo, lo que indicó que comparten similitudes genéticas, pero también presentan divergencias genéticas marcadas.

Por su parte, las poblaciones de las razas Comiteco, Olotillo y Tabloncillo se ubicaron en dos grupos distintos, las versiones adaptadas en uno y las originales en otro. Esto confirmó su distinto origen, debido a que las poblaciones originales no fueron las mismas que dieron origen a las versiones adaptadas, como se describe en Materiales y Métodos (Cuadro 1). En consecuencia, la adecuada discriminación de materiales de diferente origen genético confirmó la confiabilidad del análisis.

El análisis de escalamiento multidimensional (Figura 4) reflejó diferenciación genética entre las poblaciones

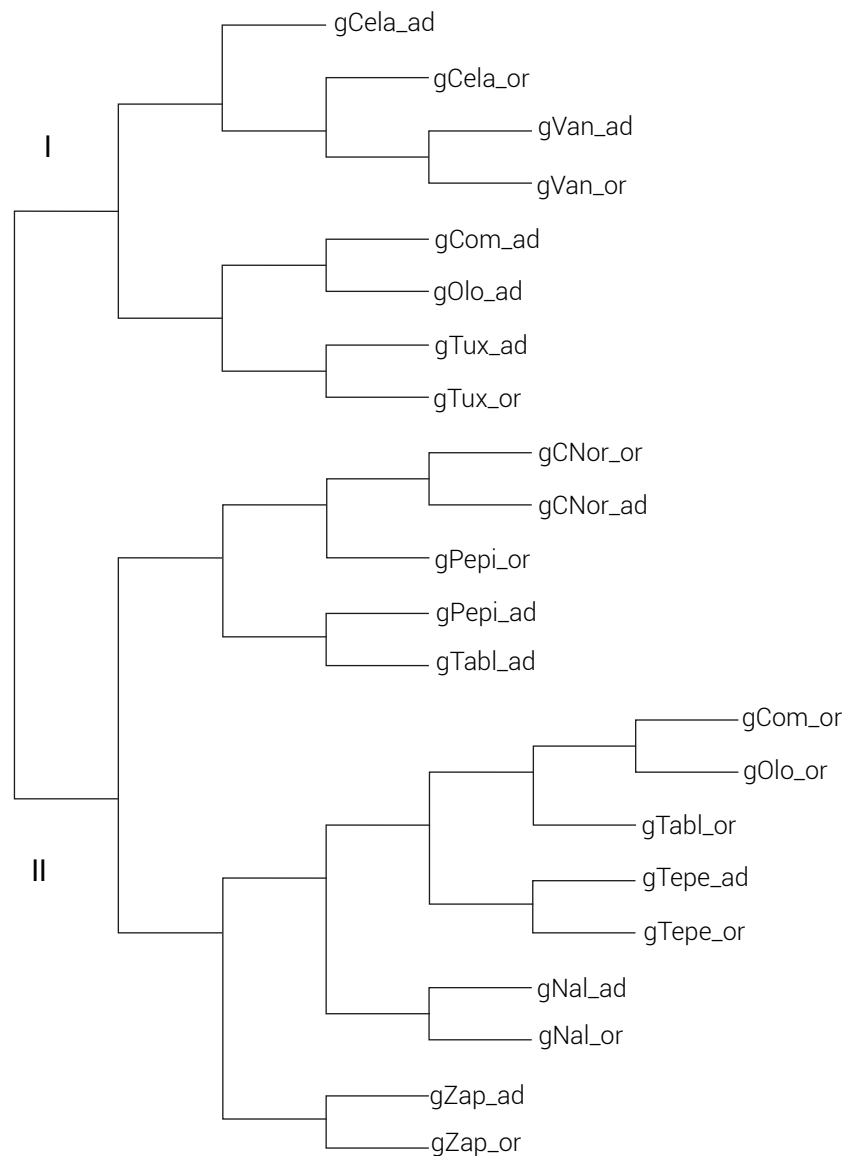


Figura 3. Dendrograma elaborado con distancias genéticas de Rogers de poblaciones de 11 razas de maíz en su versión original y adaptada.

evaluadas. Los dos primeros componentes principales explicaron el 10 (CP1) y 7.85 % (CP2) de la variación total, respectivamente, lo que indicó que una proporción importante de la variabilidad genética se distribuyó en otras dimensiones. Esta proporción de variación es similar a lo reportado por Rocandio-Rodríguez *et al.* (2014), quienes encontraron en 107 accesiones de maíz y dos parientes silvestres analizados con 31 loci SSR, que el CP1 contribuyó con el 8.35 % y el CP2 con el 4.95 % de la variación total. Asimismo, Rocandio-Rodríguez *et al.* (2020) en un estudio integral que incluyó estas accesiones y 13 rasgos morfológicos, reportaron valores comparables donde el CP1, CP2 y CP3 explicaron el 8.7, 4.9 y 4.6 % de la variación total, respectivamente.

En el plano bidimensional, las poblaciones tendieron a agruparse principalmente por su origen geográfico, y mediante este análisis las poblaciones de ocho razas quedaron más cercanas entre sí. Únicamente, las poblaciones de Pepitilla, Celaya y Olotillo quedaron alejadas unas de otras.

En el Cuadrante I, en la región distal, se ubicaron las poblaciones originales y adaptadas de Tuxpeño y Vandeño (del grupo tropical dentado), así como la población adaptada de Olotillo (maduración tardía). En ese mismo cuadrante, en la zona proximal al origen, se localizaron las poblaciones originales de Pepitilla y Celaya (tropical dentado), junto con Comiteco adaptado (maduración tardía). En el Cuadrante II, en posición distal, se agruparon las poblaciones originales y adaptadas de Cónico Norteño y Tabloncillo (cónico y ocho

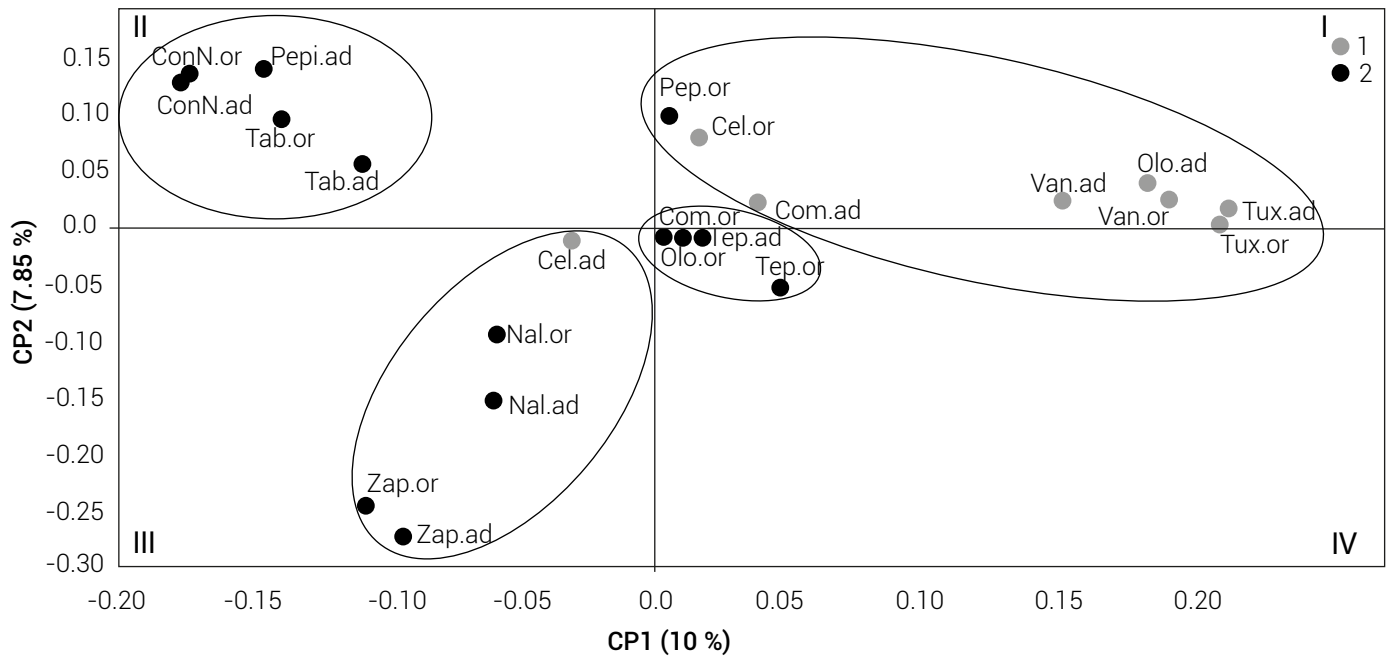


Figura 4. Gráfica MSD 2D de poblaciones de 11 razas de maíz en su versión original y adaptada. Los puntos grises refieren a las poblaciones del Grupo I y los negros a las poblaciones del Grupo II del dendrograma de la Figura 3.

hileras, respectivamente), así como Pepitilla adaptada. En el Cuadrante III se conjuntaron las poblaciones originales y adaptadas de Nal-Tel y Zapalote Chico (tropicales precoces). Asimismo, en el Cuadrante IV y con valores elevados en CP2, se posicionaron las poblaciones original y adaptada de Tepecintle y las originales de Comiteco y Olotillo (maduración tardía).

De esta manera, la tendencia de agrupamiento y la baja proporción de varianza explicada sugieren que la estructura genética de estas poblaciones es compleja y multidimensional, característica de poblaciones con alta heterogeneidad interna, sometidas a largos procesos de selección y recombinación. La alta heterogeneidad fue confirmada con el AMOVA, el cual mostró que 93.6 % de la variación fue explicada dentro de grupos y 6.4 % entre grupos. Este patrón es consistente con lo observado en maíces nativos, como fue documentado por Herrera-Saucedo *et al.* (2019), quienes encontraron que el 75.6 % de la diversidad genética reside dentro de las poblaciones de las razas de maíz cultivadas en el norte de México y el restante 24.4 % entre las mismas; incluso en germoplasma tradicional de la raza Jala, la variación más alta reside dentro de grupos (62 %) como fue reportado por Suárez-González *et al.* (2025), lo que demuestra que el proceso de adaptación al que fueron sometidas las poblaciones analizadas, no condujo a una reducción severa de su diversidad sino a su reorganización interna.

CONCLUSIONES

El análisis genético de las poblaciones de las 11 razas de maíz en sus versiones original y adaptada evidenció que el proceso de selección masal orientado a su adaptación a Valles Altos mantuvo una diversidad genética moderada, tendió a la fijación de alelos y modificó su estructura genética. El patrón de agrupamiento y la distribución de las poblaciones sugirieron que el proceso de adaptación no fue homogéneo entre las mismas y que mecanismos asociados con la selección masal, la estructura genética inicial y la plasticidad fenotípica influyeron en su diferente respuesta adaptativa. Este estudio aporta evidencia del impacto de la selección masal a largo plazo sobre poblaciones nativas de maíz y resalta su valor como material base para estudiar mecanismos adaptativos en Valles Altos.

AGRADECIMIENTOS

La autora responsable agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (actualmente SECIHTI) por la beca otorgada para la realización de sus estudios de maestría. Asimismo, se agradece el apoyo del proyecto interno RGAA-2022-03-21 del Colegio de Postgraduados, el cual permitió llevar a cabo la secuenciación utilizada en este estudio.

BIBLIOGRAFÍA

- Ahmad I., B. Ahmad, K. Boote and G. Hoogenboom (2020) Adaptation strategies for maize production under climate change for semiarid environments. *European Journal of Agronomy* 115:126040, <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126040>
- Alves M. L., M. Belo, B. Carbas, C. Brites, M. Paulo, P. Mendes-Moreira, ... and M. C. V. Patto (2017) Long-term on-farm participatory maize breeding by stratified mass selection retains molecular diversity while improving agronomic performance. *Evolutionary Applications* 11:254-270, <https://doi.org/10.1111/eva.12549>
- Arteaga M. C., A. Moreno-Letelier, A. Mastretta-Yanes, A. Vázquez-Lobo, A. Breña-Ochoa, A. Moreno-Estrada, ... and D. Piñero (2015) Genomic variation in recently collected maize landraces from Mexico. *Genomics Data* 7:38-45, <https://doi.org/10.1016/j.gdata.2015.11.002>
- Barrera-Guzmán L. A., J. P. Legaria-Solano y R. Ortega-Paczka (2020) Diversidad genética en poblaciones de razas mexicanas de maíz. *Revista Fitotecnia Mexicana* 43:121-125, <https://doi.org/10.35196/rfm.2020.1.121>
- Birader K. (2023) Genetic diversity and the adaptation of species to changing environments. *Journal of Biodiversity & Endangered Species* 11:474.
- Bocianowski J., K. Nowosad and D. Rejek (2024) Genotype-environment interaction for grain yield in maize (*Zea mays* L.) using the additive main effects and multiplicative interaction (AMMI) model. *Journal of Applied Genetics* 65:653-664, <https://doi.org/10.1007/s13353-024-00899-4>
- CIMMYT, Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (2006) Protocolos de Laboratorio: Laboratorio de Genética Molecular Aplicada del CIMMYT. Tercera edición. CIMMYT. México, D. F. 93 p.
- Falconer D. S. and T. F. C. Mackay (1996) Introduction to Quantitative Genetics. Fourth edition. Longman Group. Hong Kong. 438 p.
- Floriani T. and A. E. Lipka (2025) Rare variants in crops: theoretical insights and emerging detection strategies. *In silico Plants* 7:diaf012, <https://doi.org/10.1093/inilicoplants/diaf012>
- Fu R. and X. Wang (2023) Modeling the influence of phenotypic plasticity on maize hybrid performance. *Plant Communications* 4:100548, <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2023.100548>
- Hellin J., M. R. Bellon and S. J. Hearne (2014) Maize landraces and adaptation to climate change in Mexico. *Journal of Crop Improvement* 28:484-501, <https://doi.org/10.1080/15427528.2014.921800>
- Herrera-Saucedo V., A. Santacruz-Varela, M. Rocandio-Rodríguez, L. Córdova-Téllez, Y. R. Moreno-Ramírez y C. Á. Hernández-Galeno (2019) Diversidad genética de maíces nativos del norte de México analizada mediante microsatélites. *Agrociencia* 53:535-548.
- Kondwakwenda A., J. Sibiya, A. B. Amelework and R. Zengeni (2020) Diversity analysis of provitamin A maize inbred lines using single nucleotide polymorphism markers. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B Soil & Plant Science* 70:265-271, <https://doi.org/10.1080/09064710.2020.1718198>
- Labate J. A., K. R. Lamkey, M. Lee and W. L. Woodman (1999) Temporal changes in allele frequencies in two reciprocally selected maize population. *Theoretical and Applied Genetics* 99:1166-1178, <https://doi.org/10.1007/s001220051321>
- Liu N., Y. Du, M. L. Warburton, Y. Xiao and J. Yan (2020) Phenotypic plasticity contributes to maize adaptation and heterosis. *Molecular Biology and Evolution* 38:1262-1275, <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa283>
- Liu G., H. Yang, R. Xie, Y. Yang, W. Liu, X. Gu, ... and S. Li (2021) Genetic gains in maize yield and related traits for high-yielding cultivars released during 1980s to 2010s in China. *Field Crops Research* 270:108223, <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2021.108223>
- Masuka B. P., A. van Biljon, J. E. Cairns, B. Das, M. Labuschagne, J. MacRobert, ... and K. Semagn (2017) Genetic diversity among selected elite CIMMYT maize hybrids in East and Southern Africa. *Crop Science* 57:2395-2404, <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.09.0754>
- Mikhailov M. E., F. Boideau, M. Szymanska-Lejman, V. Botnari and P. A. Ziolkowski (2025) Enhancing local meiotic crossovers in *Arabidopsis* and maize through juxtaposition of heterozygous and homozygous regions. *Nature Plants* 11:1769-1784, <https://doi.org/10.1038/s41477-025-02085-8>
- Morris L. and M. R. Bellon (2004) Participatory plant breeding research: opportunities and challenges for the international crop improvement system. *Euphytica* 136:21-35, <https://doi.org/10.1023/B:EUPH.0000019509.37769.b1>
- Pacheco-Gil R. A., G. Alvarado, F. Rodríguez, J. Crossa and J. Burgueño (2022) BIO-R (Biodiversity Analysis with R for Windows) version 3.2. CIMMYT Research Data & Software Repository Network, V14. Mexico. <https://hdl.handle.net/11529/10820>
- Petroli C. and A. Kilian (2019) Introduction to the DArTseq genotyping method and its data outputs. CIMMYT Research Data & Software Repository Network V1. CIMMYT. Mexico. <https://doi.org/hdl:11529/10548358>
- R Core Team (2023) The R foundation for statistical computing platform: R version 4.3.0. x86_64-w64-mingw32/x64. The R Project for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>
- Rocandio-Rodríguez M., A. Santacruz-Varela, L. Córdova-Téllez, H. López-Sánchez, F. Castillo-González, R. Lobato-Ortiz and J. J. García-Zavala (2014) Detection of genetic diversity of seven maize races from the high central valleys of Mexico using microsatellites. *Maydica* 59:144-151.
- Rocandio-Rodríguez M., A. Santacruz-Varela, L. Córdova-Téllez, H. López-Sánchez, A. Hernández-Bautista, F. Castillo-González, ... and P. A. López (2020) Estimation of genetic diversity in seven races of native maize from the highlands of Mexico. *Agronomy* 10:309, <https://doi.org/10.3390/agronomy10020309>
- SADER, Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural (2020) Programa Nacional de Semillas 2020-2024. Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural. Ciudad de México, México. 50 p.
- Sánchez-Toledano B. I., Z. Kallas, O. Palmeros R. and J. M. Gil (2018) Determinant factors of the adoption of improved maize seeds in southern Mexico: a survival analysis approach. *Sustainability* 10:3543, <https://doi.org/10.3390/su10103543>
- Semagn K., M. Iqbal, N. Alachiotis, A. N'Diaye, C. Pozniak and D. Spaner (2021) Genetic diversity and selective sweeps in historical and modern Canadian spring wheat cultivars using the 90K SNP array. *Scientific Reports* 11:23773, <https://doi.org/10.1038/s41598-021-02666-5>
- Solomon K. F., I. Martin and A. Zeppa (2010) Temporal genetic structure patterns in tropical maize populations under reciprocal recurrent selection. *Euphytica* 176:239-249, <https://doi.org/10.1007/s10681-010-0238-4>
- Suárez-González G., G. López-Guzmán, A. León-Fernández y P. Bautista-Rosales (2025) Diversidad genética de maíz (*Zea mays* L.) raza Jala mediante marcadores moleculares ISSR. *Revista Internacional de Investigación e Innovación Tecnológica* 13:25-39.
- Szymanska-Lejman M., W. Dziegielewska, J. Dłuzewska, N. Kbir, A. Bieluszewska, R. S. Poethig and P. A. Ziolkowski (2023) The effect of DNA polymorphisms and natural variation on crossover hotspot activity in *Arabidopsis* hybrids. *Nature Communications* 14:33, <https://doi.org/10.1038/s41467-022-35722-3>
- Uzcanga P. N. G., B. Larqué S., A. L. Del Ángel P., M. A. Rangel F. y A. J. Cano G. (2017) Preferencias de los agricultores por semillas mejoradas y nativas de maíz en la Península de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 8:1021-1033, <https://doi.org/10.29312/remexca.v8i5.105>
- Wegary D., A. Teklewold, B. M. Prasanna, B. T. Ertiro, N. Alachiotis, D. Negera, ... and K. Semagn (2019) Molecular diversity and selective sweeps in maize inbred lines adapted to African highlands. *Scientific Reports* 9:13490, <https://doi.org/10.1038/s41598-019-49861-z>
- Weir B. S. (1996) Genetic Data Analysis II. Second edition. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts, USA. 445 p.

