

PROPUESTA PARA FORMAR HÍBRIDOS DE MAÍZ COMBINANDO PATRONES HETERÓTICOS

PROPOSAL FOR DEVELOPING MAIZE HYBRIDS BY COMBINING HETEROTIC PATTERNS

José Luis Ramírez Díaz^{1*}, Margarito Chuela Bonaparte¹, Víctor A. Vidal Martínez¹, José Ron Parra² y Filiberto Caballero Hernández¹

¹Programa de Mejoramiento Genético de Maíz, Campo Experimental Centro-Altos de Jalisco, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Km 8 Carr. Libre Tepatitlán-Lagos de Moreno. Apdo. Postal 56. 47600, Tepatitlán de Morelos, Jal. México. Tel. y Fax 01 (378)782-0355. ² Instituto de Manejo y Aprovechamiento de Recursos Fitogenéticos, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Km 15.5 Carr. Guadalajara-Nogales. Apdo. Postal 129. 45110, Las Agujas, Nextipac, Mpio. de Zapopan, Jal., México.

*Autor para correspondencia (ramirez.joseluis@inifap.gob.mx)

RESUMEN

En este trabajo se presenta una propuesta para incorporar genes de poblaciones y patrones heteróticos exóticos a patrones heteróticos adaptados de maíz, donde además de obtener las cruas originales recuperadas, mediante una estrategia de combinación entre patrones heteróticos adaptados y exóticos se puede aprovechar la diversidad genética generada para crear nuevas opciones de híbridos de maíz con los alelos de interés. Para describir la estrategia se tomó como estudio de caso la formación de híbridos de maíz de grano amarillo a partir de patrones heteróticos de grano blanco y como donadores a poblaciones o patrones heteróticos exóticos de grano amarillo. En un análisis comparativo se determinó que la estrategia propuesta podría ser más eficiente que los métodos de selección recurrente recíproca partiendo de poblaciones amarillas y el convencional de retrocruza, debido a que la prueba temprana que se incluye en la propuesta permitiría seleccionar líneas segregantes amarillas con buena aptitud combinatoria general, reduciría el costo de evaluación de líneas y sería más eficaz en la selección de líneas élite amarillas recuperadas. La combinación y complementación entre patrones heteróticos donadores exóticos y adaptados permitiría aprovechar mejor el germoplasma exótico adaptado debido a que con las líneas recuperadas se formarían diferentes tipos de híbridos amarillos, en comparación con la selección recurrente recíproca y el método clásico donde sólo se formarían cruas recuperadas similares a la original.

Palabras clave: *Zea mays*, retrocruza, métodos de selección, diversidad genética, hibridación.

SUMMARY

In this work we present a proposal to incorporate genes from exotic maize populations and heterotic patterns to adapted heterotic patterns, so that in addition to obtain the recovered original crosses, using the strategy of combining exotic and adapted heterotic patterns, it takes advantage of genetic diversity generated through developing new options of maize hybrids with the alleles of interest. To describe the strategy, a case study for developing yellow maize hybrids from adapted maize heterotic patterns of white grain and exotic yellow heterotic patterns as donors, was used. In a comparative analysis, it was

determined that the proposal could be more efficient than using reciprocal recurrent selection beginning with yellow populations and the conventional backcrossing methods. The included early test in this proposal, would lead to select segregating yellow lines with outstanding general combining ability to reduce costs in line evaluation and would allow being more successful in selecting recovered yellow lines. The combination and complementation between adapted and exotic populations or heterotic patterns would allow taking advantage of adapted and exotic germplasm, because it would be possible to develop different types of yellow maize hybrids with the recovered yellow lines, in comparison to reciprocal recurrent selection and conventional methods where only recovered crosses similar to the originals could be developed.

Index words: *Zea mays*, backcross, selection methods, genetic diversity, hybridization.

INTRODUCCIÓN

Heterosis es un fenómeno que se presenta en la mayoría de especies alógamas como el maíz (*Zea mays* L.), donde los híbridos superan a sus progenitores en uno o más caracteres entre los que sobresale el rendimiento de grano. Por tanto, los métodos de mejoramiento genético para la formación de híbridos tienen como objeto final capitalizar al máximo la heterosis entre los progenitores seleccionados. En este contexto destacan los conceptos generados por Sprague y Tatum (1942) de aptitud combinatoria general y específica, el modelo de cruas dialélicas de Griffing (1956), el trabajo de Moll *et al.* (1962) sobre heterosis y diversidad de germoplasma, los métodos de selección recurrente interpopulacionales como la selección recíproca recurrente y su relación con la heterosis (Moll *et al.*, 1978; Souza, 1998) y los modelos creados por Gardner y Eberhart (1966) para la selección de poblaciones y sus cruas o patrones heteróticos porque son el punto de

partida del mejorador para la formación de híbridos comerciales de maíz.

Los patrones o pares heteróticos son modelos de combinación de germoplasma que expresan alta heterosis. Su importancia reside en que el grado de expresión se mantiene a través del tiempo e incluso puede maximizarse mediante métodos de selección interpoblacional (Márquez, 1988), y para su mejor aprovechamiento deben conceptualizarse en sentido amplio. Estos pares heteróticos pueden formarse por: a) Dos grupos diferentes de germoplasma, como 'Lancaster' y 'Reid Yellow Dent' (Hallauer y Miranda, 1988); b) Dos criollos o razas de maíz (Crossa *et al.*, 1990); c) Dos poblaciones mejoradas, como 501 y 502 del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CYMMYT) (CIMMYT, 1998); d) Una cruza simple entre dos líneas sobresalientes, como B-73 y Mo-17; y e) Por combinaciones entre las opciones anteriores. Lo anterior permite a los mejoradores de maíz hacer un uso más racional del germoplasma para la formación de híbridos comerciales, debido a que en el mercado es cada vez más frecuente que se demanden tipos especializados de variedades para la producción de aceite, harina, calidad de proteína, almidón, etc.

Existe el problema de que en los programas de mejoramiento genético públicos o privados los patrones heteróticos de germoplasma adaptado no contienen los alelos para formar las nuevas variedades mejoradas para cubrir la demanda. Ante tal problema los mejoradores podrían optar por las opciones siguientes: a) Introducir variedades mejoradas con germoplasma exótico que contengan los alelos buscados, con el riesgo de que no superen a las adaptadas, como sucedió con las variedades de grano amarillo introducidas en la región Centro-Occidente de México (Ramírez *et al.*, 2004); b) Hacer selección en germoplasma exótico que contenga los alelos de interés con metas de mediano a largo plazo, donde quizás esta opción no respondería a la urgencia del mercado; y c) Incorporar en el germoplasma adaptado los alelos de interés y conservar las ventajas del germoplasma adaptado (Troyer, 2006).

De las tres opciones la tercera se considera como la más adecuada. Sin embargo, los mejoradores deben ser cuidadosos en elegir los donadores y dosificar el germoplasma exótico, para garantizar que los híbridos recobrados igualen o superen a los originales y sean atractivos para los productores. Para la adopción de la tercera opción aquí se presenta una propuesta de mejoramiento genético que permite introducir genes de patrones heteróticos de maíz exóticos a patrones heteróticos adaptados, donde además de obtener las cruza originales recobradas, mediante una estrategia de combinación entre patrones heteróticos adaptados y exóticos, se aproveche la diversidad ge-

nética generada para crear nuevas opciones de híbridos de maíz con los alelos de interés.

DESCRIPCIÓN DE LA PROPUESTA

Para ejemplificar la propuesta se tomó como estudio de caso la conversión de patrones heteróticos de grano blanco a amarillo, bajo la consideración que en México la demanda de maíz amarillo es de 10.7 millones de toneladas (Cámara Nacional del Maíz Industrializado, 2006).

Herencia del color amarillo del grano

En maíz el color amarillo del grano está controlado por el alelo dominante Y_1 que confiere la presencia de pigmentos carotenoides en el endospermo (Neuffer *et al.*, 1968). La cruza de una línea de maíz de grano blanco con el donador amarillo es suficiente para transmitir el carácter a la línea. La intensidad del color amarillo varía en función de la dosis de genes Y_1 en el endospermo. El endospermo se forma con la unión de los dos núcleos polares con el núcleo del polen. Los núcleos polares pueden ser Y_1Y_1 o y_1y_1 ; el núcleo del polen puede ser Y_1 o y_1 ; el endospermo puede ser $y_1y_1y_1$ (blanco), $y_1y_1Y_1$ (amarillo débil), $Y_1Y_1y_1$ (amarillo intermedio), y $Y_1Y_1Y_1$ (amarillo intenso) (Poehlman, 1979).

Elección de cruza de grano blanco y donadores de grano amarillo

Se deben elegir cruza de grano blanco que formen un par heterótico (híbrido comercial o probador de cruza simple) reconocido por su adaptación al área objetivo y capacidad de rendimiento. Elegir un donador para cada línea del par heterótico que contraste en tipo de germoplasma, intensidad del color, con antecedentes en potencial de rendimiento, ciclo de madurez y, de ser posible, capacidad de combinación. Además, debe haber heterosis entre los donadores de cada par heterótico; de esta forma se garantizará que los híbridos formados con las líneas recobradas de grano amarillo mantengan la heterosis de las líneas originales. En caso de no conocer la heterosis entre los donadores, se debe buscar que su germoplasma sea divergente porque está documentado que mayores distancias genéticas podrían producir heterosis (Souza, 1998; Goodman, 1998). También pueden usarse como donadores a patrones heteróticos amarillos reconocidos como la cruza B-73 x Mo-17 de la Faja Maicera de los EE. UU.

Mediante una estrategia de combinación de las poblaciones y patrones heteróticos de los materiales exóticos usados como donadores con los adaptados, además de los híbridos recobrados originales se pueden obtener nuevos híbridos a partir de combinaciones entre las líneas

recobradas, y aprovechar mejor la variabilidad genética. Para lograrlo se requiere conocer tanto el tipo de germoplasma de las líneas originales como el de los donadores, con el objeto de dosificar en los nuevos híbridos la participación del germoplasma exótico y alcanzar una mejor adaptación al área objetivo. Por ejemplo, si el área objetivo es una zona agrícola cuya altitud oscila entre 800 y 1900 m (regiones tropical y subtropical, principalmente) y se desea convertir dos patrones heteróticos subtropicales de grano blanco ($ST_1 \times ST_2$ y $ST_3 \times ST_4$) a amarillo, convendría elegir como donadores a un patrón heterótico tropical de grano amarillo ($TR_1 \times TR_2$) y a otro templado ($T_1 \times T_2$), ya que existe información de que hay heterosis entre germoplasma tropical y subtropical (Ramírez *et al.*, 1995), así como entre tropical y templado (Oyervides *et al.*, 1985). La conversión de las líneas originales se haría mediante intercambio de líneas o poblaciones de los patrones exóticos y adaptados, de la siguiente forma: ($ST_1 \times TR_1$) y ($ST_2 \times T_1$), y ($ST_3 \times TR_2$) y ($ST_4 \times T_2$).

De esta forma se obtienen las cruza recobradas de cada patrón: (ST_1-TR_1) \times (ST_2-T_1) y (ST_3-TR_2) \times (ST_4-T_2), que por su dosis menor de germoplasma templado pueden cubrir el área objetivo. Dado que los patrones heteróticos exóticos se separaron, es posible generar cinco nuevas combinaciones que serían: a) Dos tipos de híbridos simples que complementan los patrones heteróticos tropicales y templados; en el primer caso los híbridos simples, (ST_1-TR_1) \times (ST_3-TR_2), tendrían su mejor área de adaptación de 800 a 1500 msnm (metros sobre el nivel del mar), mientras que los híbridos (ST_2-T_1) \times (ST_4-T_2) por tener mayor dosis de germoplasma templado, su mejor área de adaptación sería de 1500 a 1900 msnm. b) Dos tipos de híbridos trilineales [(ST_1-TR_1) \times (ST_2-T_1)] \times (ST_3-TR_2) y [(ST_3-TR_2) \times (ST_4-T_2)] \times (ST_2-T_1). Y c) Un tipo de híbrido doble [(ST_1-TR_1) \times (ST_2-T_1)] \times [(ST_3-TR_2) \times (ST_4-T_2)], que por tener mayor dosis de germoplasma tropical y subtropical que el templado, podría cubrir toda el área objetivo. Con los donadores exóticos elegidos, además de obtener el o los alelos de interés, también podrían aportar alelos para corregir posibles deficiencias en los progenitores adaptados como sería mejorar la producción de polen, la cobertura de la mazorca, incrementar la precocidad, etc.

Los patrones heteróticos exóticos, adaptados o poblaciones para formarlos con los alelos de interés pueden obtenerse en instituciones públicas como el CIMMYT, en donde algunos ya se han definido para caracteres de interés como el caso de calidad de proteína; también puede recurrirse a la bibliografía donde se han hecho estudios de combinaciones entre poblaciones adaptadas y exóticas (González *et al.*, 1993; De la Cruz *et al.*, 2003; Morales *et al.*, 2005).

Conversión de líneas

Es posible hacer la conversión de líneas élite de grano blanco a amarillo por el método de retrocruza (Márquez-Sánchez, 1993). Para ello se hace sólo una retrocruza para ampliar la diversidad genética entre las líneas recobradas con 25 % de germoplasma remanente de los donadores, con lo cual se podría generar una posible heterosis adicional en las cruza recobradas por la diversidad genética entre los donadores.

Selección de líneas recobradas

La selección de líneas recobradas amarillas se podrá hacer con tres métodos de mejoramiento: pedigrí, selección recurrente recíproca y el diseño genético factorial (Diseño II de Carolina del Norte). El método de pedigrí se aplica después de obtener la primer retrocruza ($RC_1 F_1$), debido a que en cada planta, 50 % de los individuos (granos) son heterocigotos amarillos (Y_1Y_1) y 50 % blancos (y_1y_1). Aquí se seleccionan los granos amarillos de cada mazorca y se mezcla la semilla de todas las plantas; con esta mezcla de semilla se siembran dos lotes con un mínimo de 500 plantas cada uno. En el primer lote se autofecundan de 250 a 300 plantas; a la cosecha se seleccionan las plantas con buena sanidad foliar, con mínimo acame de raíz y tallo y buena sanidad de mazorca; los fenotipos esperados en los granos de cada planta autofecundada son: 75 % amarillo (25 % Y_1Y_1 y 50 % Y_1y_1) y 25 % blancos (y_1y_1); se seleccionan los granos amarillos de cada mazorca y se identifica la mazorca como familia. En el segundo lote se obtiene la generación F_2 de la RC_1 ($RC_1 F_2$) mediante cruza planta a planta o con mezcla de polen, y se polinizan alrededor de 200 plantas. En la cosecha se eliminan las mazorcas podridas, se separan los granos blancos y amarillos y se mezcla la semilla de todas las plantas para formar dos compuestos, uno blanco y otro amarillo.

La selección recíproca recurrente se aplica en familias segregantes S_1 y cumple las funciones siguientes: a) Mantener la aptitud combinatoria y la heterosis entre las líneas segregantes amarillas del par heterótico; b) Seleccionar en las líneas segregantes a la porción del germoplasma de los donadores con mejor aptitud combinatoria general (ACG) y heterosis; esto es importante porque los donadores utilizados en este caso particular, tienen germoplasma exótico; y c) Reducir hasta en 90 % el número de líneas amarillas segregantes y disminuir así el trabajo y el costo de polinización. El probador en cada grupo de líneas es la $RC_1 F_2$ de cada línea en proceso de conversión, ya que según Arbelbide y Bernardo (2004), la varianza de la $RC_1 F_2$ es mayor que la de la $RC_1 F_1$, y por tanto se espera que ésta sea más eficiente para separar líneas segregantes amarillas. Los mestizos se forman en lotes aislados en una relación de dos

surcos hembra (líneas segregantes) por uno de macho (probador), y en el probador se utilizarán sólo granos de color amarillo. En el ciclo agrícola siguiente, los mestizos se evalúan a través de localidades y simultáneamente las líneas segregantes se avanzan a S_2 ; en esta generación ya se obtienen plantas con mazorcas cuyos individuos son homocigotes amarillos; sin embargo, en la cosecha debe hacerse selección para calidad agronómica de planta y mazorca, lo que implica que algunas mazorcas de grano amarillo tengan que ser eliminadas.

El diseño II de Carolina del Norte se aplica para formar las cruza posibles entre las líneas amarillas segregantes con mayor aptitud combinatoria general; por ejemplo, 10 de cada grupo. Las cruza se evalúan en ensayos uniformes a través de ambientes y se estiman los efectos genéticos de aptitud combinatoria general (ACG) en las líneas de cada grupo y la aptitud combinatoria específica (ACE) de las cruza (Figura 1). Las líneas con mayor ACG se utilizan como probadoras para formar cruza simples y las cruza simples sobresalientes por su ACE se utilizan como híbridos comerciales o como probadores para formar híbridos trilineales y dobles con otras líneas y cruza de grano amarillo. Nótese que en esta segunda evaluación se confirma de nuevo la ACG de las líneas seleccionadas en la prueba de mestizos.

Comparación de metodologías

La propuesta de formación de híbridos de maíz amarillo a partir de la conversión de patrones heteróticos de grano blanco (PCPA) se comparó con los métodos de selección recíproca recurrente y el método convencional de retrocruza (MC), partiendo en cada caso de un patrón heterótico.

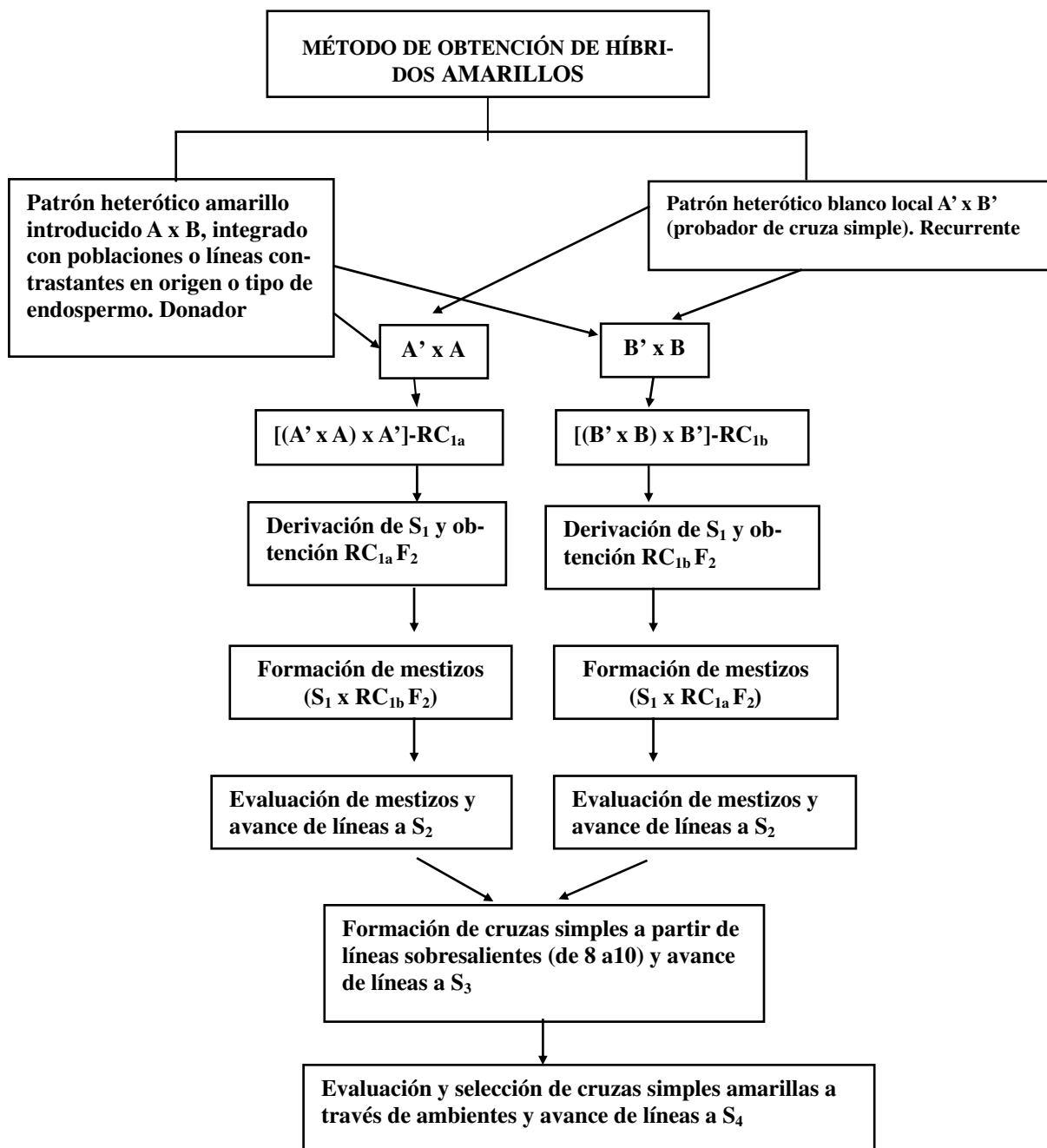
Propuesta de formación de híbridos de maíz amarillo a partir de la conversión de patrones heteróticos de grano blanco (PCPA) vs. Selección recurrente recíproca (SRR)

En la aplicación del método de selección SRR se consideró lo siguiente: a) Dado que no se tiene un patrón heterótico entre poblaciones de maíz de grano amarillo adaptado a la mayoría de las regiones maiceras de México, el proceso se inicia con la selección de pares de poblaciones heteróticas. b) Una vez seleccionado el par heterótico, autofecundar plantas de cada población y avanzarlas hasta S_4 ; esto es así porque en poblaciones exóticas resulta más económico eliminar familias de autohermanos con problemas de adaptación durante el avance generacional de S_1 a S_4 , que hacer la prueba temprana en S_1 . c) La correlación genética esperada entre el mestizo formado con líneas S_4 es de 0.98 (Bernardo, 1992), lo cual da seguridad de que el

valor genético de las líneas seleccionadas se mantendrá en las generaciones sucesivas. Y d) Además de recombinar las líneas con mayor ACG de cada población e iniciar el nuevo ciclo de selección con el método descrito de SRR (Hallauer y Miranda, 1988), se aprovechan las líneas S_4 sobresalientes por ACG de cada población para formar cruza simples mediante el diseño genético factorial (Diseño II de Carolina del Norte). De esta manera se genera la opción de liberar híbridos de cruza simple, así como identificar líneas y cruza simples probadoras para formar cruza simples, trilineales y dobles al cruzarse con líneas o cruza de otras poblaciones.

Al comparar la PCPA con la selección SRR, se encuentra que ésta tiene la ventaja de iniciar el proceso de selección con poblaciones de grano amarillo donde la intensidad del color está más estabilizada, por lo que no se requiere seleccionar por el grado de intensidad del color, como sucede en la PCPA. Pero tiene dos desventajas: 1) Para entregar al productor una variedad mejorada de maíz de grano amarillo, desde que inicia el proceso se requieren cuatro ciclos agrícolas más en la SRR que en la PCPA; esto es así porque los ciclos agrícolas requeridos en la selección de poblaciones, formación y evaluación de cruza interpopulacionales y derivación de líneas S_1 , no se hacen en la PCPA. En efecto, en la PCPA, se parte de un par heterótico adaptado conocido y en la primer retrocruza se gana 0.5 de endogamia, equivalente a una S_1 , porque el progenitor recurrente es una línea pura (Molina, 1992). Y 2) No se tiene seguridad de que los híbridos generados con las líneas seleccionadas en la SRR igualen o superen a los de grano blanco o amarillo en uso, debido a que las poblaciones amarillas base seleccionadas son exóticas, o en caso de provenir del CIMMYT tendrían pocas evaluaciones en el área objetivo y necesitarían evaluarse para seleccionar el mejor par heterótico.

Por tanto, se espera que los híbridos amarillos tengan adaptación localizada y el rendimiento de grano sea menor que los híbridos blancos en uso; esto implica que tendría que reiniciarse el segundo ciclo de SRR para ganar adaptación y heterosis en las poblaciones (Moll *et al.*, 1978), por lo que se duplicaría el tiempo de liberación de los híbridos. Una opción para aprovechar estos híbridos exóticos amarillos sería cruzarlos con una fuente adaptada, para de esta manera aumentar el rendimiento por la heterosis generada. Las desventajas señaladas justifican como mejor opción la conversión de patrones heteróticos adaptados de grano blanco a amarillo. Otra ventaja adicional de la PCPA sobre la SRR es que además de las líneas amarillas con buena ACG, con la PCPA se obtienen segregantes de grano blanco que pueden aprovecharse para formar la versión de grano blanco de los híbridos amarillos sobresalientes, o pueden cruzarse con las líneas originales del patrón heterótico



Las líneas S₁, S₂, S₃ y S₄ tienen coeficiente de endogamia de 0.75, 0.875, 0.938 y 0.969, respectivamente, debido a que las plantas en RC₁ tienen 0.5 de homocigosis (Molina, 1992). Durante el proceso de conversión se seleccionan únicamente los granos amarillos.

Figura 1. Propuesta de obtención de híbridos de maíz combinando patrones heteróticos. Estudio de caso con híbridos de maíz amarillo.

de grano blanco para aprovechar los alelos introducidos del germoplasma exótico.

Propuesta para la formación de híbridos de maíz amarillo a partir de la conversión de patrones heteróticos de grano blanco (PCPA) vs. método convencional de retrocruza (MC)

Al comparar la formación de híbridos amarillos mediante la PCPA contra el método convencional de líneas

(MC), se encuentra que ambas metodologías requieren del mismo tiempo para liberar un híbrido amarillo de cruza simple; la diferencia de fondo reside en que en el MC no se hace una prueba temprana de ACG, la cual agrega tres ventajas: 1) Seleccionar líneas de alta ACG y estabilidad en el rendimiento de grano a través de ambientes, mientras que en el MC la selección se hace en forma visual en una localidad, lo que dificulta la selección por parte del mejorador de líneas segregantes élite; 2) Seleccionar líneas amarillas heterocigóticas para el color del grano con alta ACG y lograr la homocigosis en las generaciones siguientes de autofecundación, sin perder su valor genético ya que la ACG se mantiene a través de las generaciones de autofecundación (Bernardo, 1992); y 3) Seleccionar en la población segregante la porción remanente del probador que tiene mayor heterosis para mantener o incrementar el grado de heterosis en las cruza recobradas amarillas, debido a que se usa como probadora la $RC_1 F_2$ de cada par heterótico.

Otros aspectos relevantes en la comparación de ambos métodos, es que el coeficiente de endogamia de las líneas obtenidas en el MC (0.938) es mayor que en las generadas en la PCPA (0.875), debido a que en la PCPA no se autofecundan las líneas durante la formación de mestizos; esta desventaja se compensa al realizar la prueba temprana en la PCPA. Asimismo, en la evaluación de cruza entre las líneas élite de cada grupo, al aplicar la PCPA se confirma la ACG de las líneas seleccionadas en cada par heterótico en la prueba de mestizos, lo que permitiría identificar con mayor rapidez y confianza una línea probadora para formar cruza simples; mientras que en el MC se evaluará por primera vez la capacidad de combinación de las líneas, pero no podrá determinarse si las líneas evaluadas son las de mayor ACG y ACE. Por ello, para reducir riesgos el mejorador preferirá retener mayor número de líneas para evaluarlas posteriormente, lo que haría más largo y costoso el proceso de selección.

En la PCPA es importante hacer las consideraciones siguientes: si las evaluaciones de mestizos se hacen estrictamente en temporal o secano, la cosecha de los ensayos se realizará en noviembre y diciembre; por tanto, para no perder el ciclo de otoño-invierno, la selección del grupo de líneas sobresalientes por ACG en el par heterótico para formar las cruza, se hará con base en los datos disponibles y con la selección visual que se haga en los recorridos de campo en los sitios de evaluación y el lote de mejoramiento. Concluido el análisis conjunto de los mestizos, se retienen las líneas con más alta ACG de cada grupo y que no hayan participado en el diseño factorial, las cuales se cruzarán con las líneas de mayor ACG de cada grupo identificado en el diseño factorial; este es un método sencillo y

barato, con el cual es posible aprovechar las líneas con alta ACG, porque los ensayos tendrían pocas entradas.

También existe la opción de recombinar las líneas convertidas amarillas con alta ACG y ACE dentro de cada población del par heterótico, para aprovechar la variabilidad que aportaron los donadores y realizar un nuevo muestreo de líneas.

Esta propuesta podría también aplicarse para formar híbridos de maíz con alta calidad de proteína, harinera, cerosa, etc., con las modificaciones pertinentes para cada caso específico.

Estudio de caso. Implementación de la PCPA en el Programa Nacional de Mejoramiento Genético de Maíz

El mejoramiento genético de maíces de grano amarillo en el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) se reinició en el ciclo de primavera-verano (PV) 2000 en el Campo Experimental Centro-Altos de Jalisco, y se formalizó como proyecto nacional en junio de 2004. Como antecedentes, en el periodo de 2000 a 2003 se multiplicaron 16 poblaciones tropicales de maíz de grano amarillo formadas en el CIMMYT, proporcionadas por el Dr. Alejandro Ortega Corona, investigador del Programa de Maíz del Campo Experimental Valle del Yaqui. De este grupo se seleccionaron ocho poblaciones a las que se adicionaron dos poblaciones templadas (tipo B-73 y Mo-17) proporcionadas por el Dr. José Ron Parra, profesor investigador de la Universidad de Guadalajara. Con estas diez poblaciones se formaron cruza dialélicas al usar el método IV de Griffing (1956). Las cruza se evaluaron en seis localidades de la región Centro Occidente de México en los ciclos agrícolas PV 2001 y 2002. Resultó que la Pob 28 C_{10} tuvo la mayor ACG. Las poblaciones templadas en combinación con las tropicales se expresaron mejor en regiones con 1900 m de altitud, y la cruza Pob 28 C_{10} x Pob 36 C_{11} fue la mejor con 20 % de heterosis (Ramírez *et al.*, 2002 1; Ramírez *et al.*, 2004).

También en el ciclo agrícola PV 2000 se evaluaron en cuatro localidades de la región Centro-Altos de Jalisco, dos ensayos internacionales de progenies subtropicales de maíz amarillo proporcionadas por el CIMMYT correspondientes al patrón heterótico A y B, respectivamente. En cada patrón se seleccionaron, a través de ambientes, 10 progenies por su adaptación, potencial de rendimiento,

¹ Ramírez D J L, R Valdivia B, M Chuela B, A Arregui E, H Delgado M, V A Vidal M, H L Vallejo D, J B Maya L, J Ron P y A Ortega C (2002) Aptitud combinatoria de poblaciones de maíz amarillo tropicales y templadas. In: Memorias del XIX Congreso Nacional Fitogenética. Notas científicas. Kato Y T, R Ortega P, J Molina M, F Rincón S, J Jaso M, A Santacruz V, L Córdova T, A Estrada G y A Mejía C (eds). Sociedad Mexicana de Fitogenética. Chapingo, México. p. 156.

resistencia al acame de raíz y tallo y sanidad de mazorca. Las líneas progenitoras se recombinaron para formar el C₀, y a las nuevas poblaciones se les denominó: INIFAP-Amarillo Dentado-1 e INIFAP-Amarillo Cristalino-1; la cruza entre las dos poblaciones mostró 28 % de heterosis promedio y superó el rendimiento de grano de la cruza Pob 28 C₁₀ x Pob 36 C₁₁, por lo que se le consideró como un patrón heterótico para la zona Centro Occidente de México (Ramírez *et al.*, 2004). En el periodo 2000-2003 se evaluó el comportamiento de variedades mejoradas comerciales de grano amarillo y se compararon con las de grano blanco; con raras excepciones, las variedades de grano amarillo superaron el rendimiento de las de grano blanco. Además, se evaluaron cruza experimentales amarillas exploratorias, donde se confirmó el valor genético del germoplasma adaptado. Los resultados anteriores fueron la base para seleccionar los donadores de grano amarillo usados para convertir los patrones heteróticos de grano blanco.

Patrones heteróticos de grano blanco seleccionados para su conversión a amarillo y selección de donadores de grano amarillo

Se seleccionaron tres patrones heteróticos de grano blanco. El primero para la producción de grano, integrado por la cruza simple B-48 x B-41 que dio origen al híbrido H-375, reconocido por su potencial de rendimiento y competitividad con los híbridos comerciales en uso en los ciclos agrícolas de PV y OI, en los sistemas agrícolas de riego, punta de riego y buen temporal (Ramírez *et al.*, 2005). El segundo se eligió para la producción de grano y forraje (doble propósito); se formó con la cruza simple B-39 x B-40, que dio origen al híbrido H-358 reconocido por su alto potencial de rendimiento (Ramírez *et al.*, 1995) y producción de forraje en los sistemas agrícolas de riego, punta de riego y buen temporal. Y el tercero se formó con la cruza simple probadora LPC1-9R-1-1 x LB-18, seleccionada por su ciclo de madurez intermedio (130 a 140 d)

para la producción de grano en regiones subtropicales en condiciones de regular a buen temporal (600 a 750 mm de precipitación); los híbridos anteriores podrán utilizarse en cierres de siembras en regiones con riego o muy buen temporal (más de 800 mm). El área potencial de adaptación de los híbridos generados con estos patrones heteróticos sería de 600 a 2000 m de altitud, lo cual cubre las zonas maiceras tropicales, subtropicales y de transición más importantes de México.

Los donadores de grano amarillo se eligieron con base en el color intenso del grano, capacidad de combinación y potencial de rendimiento. Asimismo, se consideró que en un progenitor del patrón adaptado (línea élite) el tipo de germoplasma del donador fuera similar y en el otro divergente; de esta forma no sólo se mantendría la heterosis del patrón heterótico original, sino que también podría potenciarse la heterosis a través de la divergencia genética del germoplasma remanente de los dos donadores y superar en rendimiento de grano al híbrido original. Por ejemplo, en el patrón B-48 x B-41, con el donador INIFAP-Amarillo Cristalino-1 (INIFAP-AC-1) se buscó que la línea B-48 no sufriera cambios drásticos en adaptación por tratarse de germoplasma casi del mismo tipo, pero se buscó que el donador usado en B-41 fuera divergente con INIFAP-AC-1 porque contiene germoplasma templado (Cuadro 1).

Otra táctica aplicada en PCPA fue la complementación de donadores entre los pares heteróticos, para aprovechar mejor la diversidad genética de las líneas convertidas y generar nuevas opciones de híbridos. De esta manera, si se hubieran utilizado los métodos SRR o MC se habría logrado superar sólo las tres cruza originales que corresponden a cada patrón heterótico; en cambio, en la PCPA usada, además de las tres cruza recobradas, con la complementación del tipo de germoplasma de los donadores se pueden

Cuadro 1. Tipo de germoplasma de patrones heteróticos de grano blanco y de donadores de grano amarillo.

Patrón heterótico	Líneas progenitoras	Tipo de germoplasma	Ciclo de madurez	Donador amarillo	Tipo de germoplasma	Ciclo de madurez
H-375	B-48	ST	Tardío	INIFAP-AC-1	ST-TR	Intermedio
	B-41	ST	Tardío	Híbrido comercial	TR-T	Interm-tardío
H-358	B-39	TR	Tardío	Pob 28 C ₁₀	TR	Tardío
	B-40	ST-T	Intermedio	Híbrido comercial	T	Precoz
REMACO-37	LPC1A	TR	Tardío	Híbrido comercial	T	Precoz
	LB-18	ST	Intermedio	INIFAP-AD-1	ST-TR	Intermedio

INIFAP-AC-1 = INIFAP-Amarillo Cristalino-1; INIFAP-AD-1 = INIFAP-Amarillo Dentado-1

Tipo de germoplasma de la línea: ST = Subtropical; TR = Tropical y T = Templado.

generar siete tipos híbridos más de cruza simple, cinco trilineales y tres dobles (Cuadro 2). Por ejemplo, las cruzas entre las líneas sobresalientes B48A x LB-18A tienen muchas posibilidades de éxito, debido a que el donador de B-48 es INIFAP-AC-1, y el de LB-18 es INIFAP-AD-1, que corresponden al patrón heterótico subtropical previamente señalado por Ramírez *et al.* (2004); un caso similar sucedería si se formara la cruza trilineal (B-48A x B-41A) x LB-18A, y en la cruza doble (B-48A x B-39-A) x (LB-18A x B-40A) se complementarían los patrones heteróticos INIFAP-AD-1 x INIFAP-AC-1 y B-39 x B-40.

También podrían generarse combinaciones donde no se complementan los donadores de los patrones heteróticos, los cuales por la naturaleza del germoplasma tendrían muchas posibilidades de éxito. Tal es el caso de la cruza doble (B48A x B-41A) x (B39A x B-40A), que sería de ciclo tardío, ideal para los sistemas de riego y punta de riego para la zona de transición (1800 a 2000 m de altitud), debido a que ambas cruzas simples tienen germoplasma templado y de acuerdo con Ramírez *et al.* (2002, *opus cit.*) es donde mejor se expresa (Cuadro 2).

AVANCE DE RESULTADOS

En los tres patrones heteróticos de grano blanco se concluyó la conversión a amarillo; en el patrón heterótico

B-48 x B-41 se está haciendo el segundo año de evaluación de las cruzas simples amarillas, en B-39 x B-40 se evalúa el primer año de cruzas simples amarillas recobradas, y en LPC1-9R-1-1 x LB-18 se está haciendo la prueba de mezizos. En trabajos posteriores se presentarán resultados para cada una de las etapas señaladas.

CONCLUSIONES

La propuesta genotécnica presentada, aplicada en la formación de híbridos de maíz amarillo a partir de pares heteróticos de grano blanco convertidos a amarillo, podría ser más eficiente que la selección recíproca recurrente de poblaciones amarillas y la retrocruza convencional, respectivamente, debido a que la prueba temprana permitiría seleccionar líneas segregantes amarillas con buena aptitud combinatoria general, reduciría costos al disminuir el número de líneas por manejar y sería más eficaz en la selección de líneas élite recobradas.

La combinación y complementación entre patrones heteróticos exóticos y adaptados permitiría diversificar el germoplasma y haría posible formar diferentes tipos de híbridos recobrados, en comparación con la selección recíproca recurrente recíproca y el método clásico de retrocruza, donde sólo se formarían cruzas recobradas similares a la original.

Cuadro 2. Combinaciones adicionales generadas a partir de las líneas convertidas a grano amarillo en función del tipo de donador utilizado.

Patrón heterótico	Cruza recobrada	Cruzas adicionales		
		Simple	Trilineales	Dobles
H-375A	B-48A x B-41A (ST-TR x ST-TR-T) [†]	B-48A x LB-18A	(B-48A x B-41A) x LB-18A	(B-48A x B-39A) x (LB-18A x B-40A)
		(ST-TR x ST-TR)	[(ST-TR x ST-TR-T) x ST-TR]	(ST-TR x TR-TR) x (ST-TR x ST-T)
		B48A x B-39A	(B-48A x B-41A) x B-39A	(B-48A x B-39A) x (LPC1A x LB-18A)
		(ST-TR) x (TR-TR)	[(ST-TR x ST-TR-T) x TR-TR]	(ST-TR x (TR-TR) x (TR-T x ST-T)
		B-39A x B-41A		(B-48A x B41A) x (B-39A x B-40A)
		(TR-TR x ST-TR-T)		(ST-TR x ST-TR-T) x (TR-TR x ST-T)
H-358A	B-39A x B-40A (TR-TR x ST-T)	B-41A x LB-18A		
		(ST-TR-T x ST-TR)		
		B-39A x LB-18A	(B-39A x B-40A) x LB-18A	
		(TR-TR x ST-TR)	(TR-TR x (ST-T) x (ST-TR)	
R-37A	LPC1A x LB-18A (TR-T x ST-TR)	B-40A x LB-18A	(B-39A x B-40A) x B-48A	
		(ST-T x ST-TR)	(TR-TR x ST-T) x (ST-TR)	
		LPC1A x B-39A	(LPC1A x LB-18A) x B-48A	
		(TR-T x TR-TR)	(TR-T x ST-TR) x (ST-TR)	
		LPC1A x B-48A	(LPC1A x LB-18A) x B-39A	
		(TR-T x ST-TR)	(TR-T x ST-TR) x (TR-TR)	

[†] En negritas, el tipo de germoplasma de la línea: ST = Subtropical; TR = Tropical y T = Templado.

BIBLIOGRAFÍA

- Arbelbide M, R Bernardo (2004) Random mating before selfing in maize BC₁ populations. *Crop Sci.* 44:401-404.
- Bernardo R (1992) Retention of genetically lines during early-generation testcrossing of maize. *Crop Sci.* 32:933-937.
- Cámara Nacional del Maíz Industrializado (2006) Estadísticas. En línea. http://www.cnmaiz.org.mx/estadisticas_nacionales.php. (Consultada el 30 de agosto de 2006).
- Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo, CIMMYT (1998) A complete Listing of Improved Maize Germplasm from CIMMYT. Maize Program Special Report. México, D. F. 94 p.
- Crossa J, S Taba, E J Wellhausen (1990) Heterotic patterns among Mexican races of maize. *Crop Sci.* 30:1182-1190.
- De la Cruz L L, J Ron P, J L Ramírez D, J J Sánchez G, M M Morales R, M Chuela B, S A Hurtado de la P, S Mena M (2003) Heterosis y aptitud combinatoria entre híbridos comerciales y germoplasma exótico de maíz en Jalisco. *Rev. Fitotec. Mex.* 26:1-10.
- Gardner C O, S A Eberhart (1966) Analysis and interpretation of variety cross diallel and related populations. *Biometrics* 22:439-452.
- González S C, J Ron P, J L Ramírez D (1993) Cruzas entre híbridos comerciales de maíz. *Rev. Fitotec. Mex.* 16:30-41.
- Goodman M M (1998) Broadening the genetic diversity in maize breeding by use of exotic germplasm. *In: The Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops*. J G Coors, S Pandey (eds). ASA-CSSA-SSSA. Madison, Wisconsin. USA. pp:139-148.
- Griffing B (1956) Concept of general and specific combining ability in relation to a diallel cross. *Austr. J. Biol. Sci.* 9:463-491.
- Hallauer A R and J B Miranda Fo (1988) Quantitative Genetics in Maize Breeding. 2nd ed. Iowa State University Press. Ames, Iowa. USA. 468 p.
- Márquez S F (1988) Genotecnía Vegetal. Métodos, Teoría, Resultados. Tomo II. AGT Editor S. A. México. 665 p.
- Marquez-Sanchez F (1993) Backcross theory for maize. I. Homozygosis and heterosis. *Maydica* 35:17-22.
- Molina G J D (1992) Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa (algunas implicaciones en genotecnía). AGT Editor, S. A. México. 349 p.
- Moll R H, W S Salhuana, H F Robinson (1962) Heterosis and genetic diversity in variety crosses of maize. *Crop Sci.* 2:197-198.
- Moll R H, C Cockerham, C W Stuber and W P Williams (1978) Selection responses, environmental interactions, and heterosis with recurrent selection in maize. *Crop Sci.* 18:641-645.
- Morales R M M, J Ron P, J J Sánchez G, J L Ramírez D, L de la Cruz L, S Mena M, S A Hurtado de la P, M Chuela B (2005) Diversidad genética y heterosis entre híbridos comerciales de maíz de Jalisco liberados en la década de 1990. *Rev. Fitotec. Mex.* 28:115-126.
- Neuffer M G, L Jones, M S Zuber (1968) The Mutants of Maize. Crop Science Society of America. Madison, Wisconsin. USA. 78 p.
- Oyervides-García M, A R Hallauer, H Cortez-Mendoza (1985) Evaluation of improved maize populations in Mexico and the U. S. Corn Belt. *Crop Sci.* 25:115-120.
- Poehlman J M (1979) Breeding Field Crops. 2nd ed. AVI Publishing Company, Inc. Westport Connecticut. USA. pp:277-320.
- Ramírez D J L, J Ron P, J B Maya L, O Cota A (1995) H-357 y H-358. Híbridos de maíz de cruza simple para la zona subtropical y tropical de México. Folleto Técnico No. 4. Campo Experimental Centro de Jalisco, CIPAC, INIFAP. Tlajomulco, Jalisco, México. 20 p.
- Ramírez D, J L, M Chuela B, L Soltero D, J Franco M, A Morfín V, V A Vidal M, H L Vallejo D, F Caballero H, H Delgado M, R Valdivia B, J Ron P (2004) Patrón heterótico de maíz amarillo para la región Centro-Occidente de México. *Rev. Fitotec. Mex.* 27:13-17.
- Ramírez D J L, M Chuela B, V A Vidal M, J J Wong P, H. Córdova O, L Soltero D, J Franco M, H L Vallejo D, A Arregui E, A Morfín V, F Caballero H, H Delgado M, J Ron P, J J Sánchez G, G Vázquez C (2005) H-375. Híbrido de maíz de grano blanco para riego y buen temporal en la región Centro Occidente, y riego en el Noroeste de México. Folleto Técnico No. 1. Campo Experimental. Centro-Altos de Jalisco. CIRPAC-INIFAP. Tepatitlán, Jal. 28 p.
- Souza Jr C L (1998) Recurrent selection and heterosis. *In: The Genetics and Exploitation of Heterosis in crops*. J G Coors, S Pandey (eds). ASA-CSSA-SSSA. Madison, Wisconsin. USA. pp:247-255.
- Sprague G G, L A Tatum (1942) General vs specific combining ability in single crosses of maize. *J. Amer. Soc. Agron.* 34: 477-492.
- Troyer A F (2006) Adaptedness and heterosis in corn and mule hybrids. *Crop Sci.* 46:528-543.