

COMPORTAMIENTO DE RETROCRUZAS DIVERGENTES Y CRUZAS ENTRE RETROCRUZAS DE MAÍCES CRIOLLOS Y MEJORADOS

BEHAVIOUR OF DIVERGENT BACKCROSSES AND CROSSES BETWEEN BACKCROSSES FOR NATIVE AND IMPROVED MAIZE VARIETIES

Carlos Alberto Ramírez Mandujano^{1,4*}, Fidel Márquez Sánchez², Sergio Alfredo Rodríguez Herrera³
y José Ron Parra¹

¹ Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Km. 15.5 Carr. Guadalajara a Nogales. Las Agujas, 45110. Zapopan, Jal., México. Tel y Fax: 0133 3682 0213. ² Centro Regional Universitario de Occidente, Universidad Autónoma Chapingo. Manuel M. Dieguez 113 Sector Hidalgo, 44680. Guadalajara, Jal., México. Correo electrónico: cruoc@udgserv.cencar.udg.mx. ³ Instituto Mexicano del Maíz, Universidad Autónoma Agraria "Antonio Narro". Buenavista, 25315. Saltillo, Coah., México. ⁴ Dirección actual: Facultad de Agrobiología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Paseo de la Revolución, Esq. Berlín, Col. Viveros. C.P.60190. Uruapan, Mich. Tel. y Fax: 01 (452) 523-6474.

* Autor responsable

RESUMEN

La retrocruza limitada se ha propuesto como un método de mejoramiento para los maíces criollos (*Zea mays* L.). Dos estudios teóricos señalan que cuando existe heterosis entre los progenitores: a) el residuo de esta heterosis en la F₁ de la primera retrocruza es considerable, y b) la media genética de las cruzas entre retrocruzas divergentes será mayor conforme mayor sea el número de retrocruzas. Aquí se plantea que el extremo superior de la dispersión de la media para cruzas entre las primeras retrocruzas puede acercarse a la heterosis de la F₁. Por ello los objetivos fueron evaluar el comportamiento de la primera retrocruza hacia ambos progenitores, y muestrear la dispersión alrededor de la media de rendimiento de las cruzas entre las primeras retrocruzas. En 1997, en Panindícuaro e Ixtlán de los Hervores, y en 1998 en Tangancicuaro, se evaluaron cuatro pares de progenitores criollos y mejorados seleccionados por heterosis para rendimiento, su cruce y su primera retrocruza en F₁ hacia ambos progenitores; se utilizó el diseño bloques completos al azar con dos repeticiones, en condiciones de riego. En 1999 en Panindícuaro y Jiquilpan, en condiciones de riego y secano respectivamente, se evaluaron cruzas entre retrocruzas hechas entre plantas segregantes de menor altura de la primera retrocruza en F₂ para tres de los cuatro pares, así como cruzamientos entre plantas de los progenitores; el diseño fue bloques completos al azar con tres repeticiones. El rendimiento de la retrocruza hacia el progenitor mejorado fue estadísticamente igual ($P \geq 0.05$) que el de la cruce original, y el de la retrocruza hacia el progenitor criollo fue menor. Las cruzas entre retrocruzas y las cruzas originales mostraron una desviación estándar respecto a la media de rendimiento de 32.2 y de 31.2 % respectivamente, lo que implica un rendimiento esperado 64 % superior a la media para la condición $\mu + 2\sigma$.

Palabras clave: *Zea mays* L., recursos genéticos, heterosis en retrocruzas, híbridos no convencionales.

SUMMARY

Limited backcross has been proposed as a methodology to improve maize (*Zea mays* L.) landraces. Two theoretical reports for the case when heterosis between parents exists, claim that: a) the magnitude of residual heterosis in the F₁ backcross is considerable, b) for the crosses between divergent backcrosses, as the number of backcrosses increases a greater genetic mean is obtained. We propose that the superior edge of the genetic mean dispersion can come near the F₁ heterosis. In this research we evaluated the behavior of the F₁ first backcross to both parents, and sampled the dispersion of the yield mean for the crosses between first backcrosses. In 1997, in Panindícuaro and Ixtlan de los Hervores, and in 1998 in Tangancicuaro, we evaluated four pairs of landraces – improved parents selected for yield heterosis, its cross and the F₁ backcross to both parents, under a randomized complete block design with two replications and irrigated conditions. In 1999, in Panindícuaro and Jiquilpan, under irrigation and rainfed conditions respectively, we evaluated crosses between backcrosses obtained by hand pollination between lower height segregants of the F₂ first backcrosses and crosses between plants of the original parents in three of the four pairs of parents, under a randomized complete block design with three replications. Yield of the improved parent backcross was the same ($P \geq 0.05$) as in the parent F₁ cross, and yield of the landrace one was lowest. Crosses between backcrosses and original parent crosses showed mean standard deviations of 32.2 and 31.2 % in relation to the mean yield; thus, the expected yield was 64 % above the mean for the condition $\mu + 2\sigma$.

Index words: *Zea mays* L., genetic resources, heterosis in backcrosses, non-conventional hybrids.

INTRODUCCIÓN

En el noroeste del estado de Michoacán se siembran 160 000 hectáreas con maíz (*Zea mays* L.), de las cuales 60 000 cuentan con riego de auxilio y el resto se siembran en temporal o secano. En toda esta superficie los suelos son fértiles y adecuados para la agricultura tecnificada y la

oferta de variedades mejoradas es amplia, y éstas están substituyendo a las variedades criollas, mismas que son desplazadas a las áreas marginales que rodean a las tierras planas. Una opción para conservar las variedades criollas es su mejoramiento, para que éstas sean atractivas al productor y las continúe sembrando; se requiere entonces aumentar su potencial de rendimiento, reducir la altura de planta y de mazorca y la susceptibilidad al acame.

La retrocruza como método de mejoramiento se utiliza para incorporar características a un cultivar que carece de ellas, y muchos trabajos han informado de su efectividad (Eagles y Lothrop, 1994; Hameed *et al.*, 1994a; Hameed *et al.*, 1994b; Holland *et al.*, 1996; Seling *et al.*, 1999; Tallury y Goodman, 1999).

La retrocruza limitada, en la que se hace una sola retrocruza, es un método de mejoramiento rápido y ha sido efectivo para reducir la altura de planta y mazorca y la susceptibilidad al acame (Márquez *et al.*, 2000); requiere de donadores de porte bajo, con alto rendimiento de grano y sin problemas de adaptación. Una opción de este tipo de donadores son las variedades mejoradas comerciales de maíz sembradas en la región.

Cuando se utiliza el método de retrocruza para mejorar caracteres de herencia cuantitativa, la selección de segregantes deseables es difícil, y requiere de pruebas de progenie de poblaciones grandes (Fehr, 1987). En el caso de la altura de planta en maíz, que es un carácter con heredabilidad alta, Márquez (1995a) señala que en la generación F₂ de un cruzamiento de maíces criollos con mejorados de porte bajo, 10 % de los segregantes tienen altura similar a la de los mejorados. En caracteres con baja heredabilidad es de esperar una proporción menor, por la cual se ha propuesto la retrocruza limitada.

Márquez-Sánchez (1993) planteó la posibilidad de utilizar la retrocruza divergente hacia ambos progenitores, para luego cruzar entre sí ambas retrocruzas; al analizar la media genética de la generación F₁ de las cruza entre retrocruzas, concluyó que ésta será mayor conforme aumente el número de retrocruzamientos divergentes, ya que la media más baja corresponde a la cruz entre las primeras retrocruzas; sin embargo, alrededor de dicha media debe existir la dispersión propia de una población de cruza en la cual contribuyen tanto la variabilidad genética presente en los progenitores, como la incorporación de nuevos genes (Márquez-Sánchez, 1992), cuyos valores más altos pueden acercarse al de la cruz original. Por tanto, si se hace un muestreo en la generación F₁ de la cruz entre las primeras retrocruzas es posible detectar y fijar la fracción superior de las progenies segregantes.

Otra opción para mejorar las variedades criollas para que puedan utilizarse en regiones ecológicas con alto potencial productivo, es el aprovechamiento de la heterosis para rendimiento, que comúnmente se encuentra en materiales de distinto origen (Holland *et al.*, 1996; Tallury y Goodman, 1999); en este caso sería aprovechada la combinación de las variedades criollas con las mejoradas.

El postulado teórico de que la generación F₁ de la primera retrocruza (RC₁F₁) puede conservar una fracción importante de heterosis residual (Márquez-Sánchez, 1990), se ha soportado con resultados experimentales (Hammed *et al.*, 1994a; Hameed *et al.*, 1994b), y se ha considerado que la RC₁F₁ podría considerarse un híbrido que puede utilizarse comercialmente.

Los objetivos de esta investigación fueron: a) Muestrear la dispersión de las progenies ubicadas alrededor de la media de rendimiento esperada de las cruza entre las primeras retrocruzas divergentes, y b) Evaluar el comportamiento de la primera retrocruza hacia ambos progenitores dentro de patrones heteróticos entre variedades criollas y mejoradas con distinto origen genético. Estos objetivos se sustentan en las hipótesis siguientes: a) La fracción del extremo superior de la cruz entre las primeras retrocruzas divergentes tendrán un valor cercano al de la cruz original, y b) La reducción en el rendimiento de grano de la RC₁F₁ no es tan importante como para desechar la posibilidad de su aprovechamiento como variedad híbrida no convencional.

MATERIALES Y MÉTODOS

A finales de 1995 se hicieron 18 colectas de maíces criollos y ocho de generaciones avanzadas de variedades mejoradas comerciales en el noroeste del Estado de Michoacán, México. Las colectas se denominaron por los nombres del lugar de origen como: Ixtlán M, El Capulín, La Angostura M, Los Quiotes, El Paracho M, Pajacuarán Blanco, Pajacuarán Amarillo M, Las Malvinas M, Cotijarán, Cotijarán Prieto, Emiliano Zapata, El Platanal, Josco M, San Juan Palmira, Chavinda Blanco M, Chavinda Amarillo M, Chavinda Pozolero M y Chavinda Pinto M. La letra M indica que las colectas se siembran en áreas marginales; el resto se siembra en tierras planas y suelos fértiles. Las características de mazorca son típicas de la raza Celaya, excepto en los materiales de color (Pajacuarán Amarillo M, Cotijarán Prieto, Chavinda Amarillo M y Chavinda Pinto M). Las generaciones avanzadas de los maíces mejorados utilizados corresponden a la generación F₂ de los cultivares siguientes: Trueno, Tornado, C-381, C-385, A-791, A-7419, A-7485 y A-7573.

En el ciclo agrícola otoño-invierno 1995/96, en la localidad de Zirimícuaro, localizada al suroeste de Uruapan, Mich., se obtuvo la craza original RC_0F_1 ; para lograr lo anterior se hicieron cruza entre los dos grupos de materiales de acuerdo con la coincidencia en sus floraciones, y se utilizaron como hembras a los criollos, donde cada criollo recibió solamente polen de una de las variedades mejoradas. Los 18 cruzamientos y sus progenitores se evaluaron en el ciclo primavera-verano 1996 en Morelia y Panindícuaro, Mich., y con base en la superioridad del rendimiento de grano de las cruza sobre la media de los padres, se seleccionaron los siguientes cuatro criollos: Emiliano Zapata (EZ), El Platanal (EP), San Juan Palmira (SJP) y Chavinda Blanco M. Los tres primeros pertenecen al grupo conocido localmente como "Argentino". En forma simultánea a la evaluación, en Panindícuaro se obtuvo la generación F_2 de las cruza RC_0 por cruzamientos fraternales, donde sólo se conservaron las correspondientes a los cuatro criollos seleccionados.

En el ciclo otoño-invierno 1996/97, en Zirimícuaro, de los segregantes de menor altura de las tres RC_0F_2 del grupo Argentino, se seleccionaron alrededor de 50 plantas de porte más bajo y se utilizaron como polinizadores para obtener la primera retrocruza (RC_1F_1) hacia ambos progenitores. Por ejemplo, ($SJP \times Tornado$) F_2 se cruzó con SJP y con Tornado; de esta forma se obtuvieron las retrocruza RC_1F_1 con $\frac{3}{4}$ de SJP y con $\frac{1}{4}$ de SJP, respectivamente; lo anterior se aplicó también a las otras dos RC_0F_2 . En el ciclo primavera-verano 97 en Panindícuaro se obtuvo la generación F_2 de las seis retrocruza.

En el ciclo Primavera-Verano 98 en Panindícuaro, se seleccionaron alrededor de 60 plantas S_0 de porte más bajo en cada una de las seis retrocruza (RC_1F_2) y se hicieron las cruza entre las retrocruza divergentes. Así mismo, se hicieron cruza entre los progenitores originales con plantas S_0 tomadas al azar, con el objeto de evaluar el muestreo de cruza entre retrocruza vs el muestreo dentro de la craza original. El número de cruzamientos cosechados fue de 122 y 83 respectivamente, con la siguiente distribución por patrón heterótico: $\frac{3}{4}$ SJP \times $\frac{1}{4}$ SJP, 48; SJP \times Tornado, 22; $\frac{3}{4}$ EP \times $\frac{1}{4}$ EP, 37; EP \times A-7485, 41; $\frac{3}{4}$ EZ \times $\frac{1}{4}$ EZ, 37 y EZ \times C-385, 20. Los grupos $\frac{3}{4} \times \frac{1}{4}$ corresponden a las cruza entre retrocruza y los otros tres a la craza original.

Para evaluar la presencia de heterosis residual, los cuatro pares de retrocruza en generación F_1 , RC_1F_1 , se evaluaron junto con sus progenitores y sus cruza originales en el ciclo primavera-verano 1997 en dos localidades, Panindícuaro e Ixtlán de los Hervores, Mich., y en el ciclo primavera-verano 1998 en Tangancícuaro, Mich. Se utilizó el diseño experimental de bloques completos al azar con

dos repeticiones; la parcela experimental fue de dos surcos de 4.0 m de longitud, distanciados a 0.80 m en la primera y tercera localidad, y a 0.70 m en la segunda; se sembraron 11 matas con dos plantas cada una para tener una densidad de población de 62 500 y 71 400 plantas/ha, respectivamente. En las tres localidades se aplicaron dos riegos de auxilio, uno en la siembra y otro al inicio del espigamiento; el agricultor cooperante aplicó riegos adicionales cuando lo consideró necesario. El manejo agronómico general fue el del agricultor cooperante complementado con el control de plagas y de malezas cuando se requirió. Se fertilizó a la siembra con 40 L ha^{-1} de la fórmula líquida MR® 8N-24P-00K a la siembra, y se aplicó la dosis 46 N-00P-60K a los 45 d después de la siembra.

Las variables evaluadas fueron: a) Rendimiento de mazorca en ocho plantas con competencia completa, ajustado a peso seco después de corregirse por el contenido de humedad medido con un determinador portátil Dickey John; se multiplicó por el factor 2.75 para obtener el correspondiente a 22 plantas y luego se hizo la conversión a $kg\ ha^{-1}$ al multiplicar por el factor de conversión 2 841 para la primera y la tercera localidades, y 3 245 para la segunda localidad; b) Altura de la mazorca principal, medida desde el ras del suelo hasta el nudo de su inserción, y altura total de planta medida desde el ras del suelo hasta la inserción de la hoja bandera, en cinco plantas tomadas al azar por parcela; y c) Porcentaje de acame de raíz, calculado al dividir el número de plantas acamadas entre el número total de ellas y el cociente multiplicado por 100. Los porcentajes de acame de raíz se transformaron utilizando la raíz cuadrada para normalizar los datos y reducir el coeficiente de variación.

Se hizo el análisis de varianza con el criterio de clasificación de tratamientos anidados en tipos, donde cada tipo incluye cuatro tratamientos propios. Los tipos son los siguientes: progenitores criollos, progenitores donantes mejorados, cruza originales, RC_0F_1 , retrocruza hacia el progenitor criollo RC_1F_1Cr y retrocruza hacia el progenitor mejorado RC_1F_1Mej .

Para determinar la dispersión alrededor de la media del rendimiento de mazorca para los conjuntos de cruza entre retrocruza, en el ciclo primavera-verano 1999 se evaluaron las cruza originales, las cruza entre retrocruza, los dos grupos de progenitores y cuatro híbridos testigos, H-358, D-880, P-3066 y Jaguar, en dos localidades de alta productividad ubicadas en Jiquilpan y Panindícuaro; la primera se sembró en temporal y la segunda en riego. Estas localidades fueron seleccionadas porque corresponden al ámbito de adaptación de las variedades criollas y mejoradas seleccionadas; además, la investigación se orientó a

conocer el comportamiento del material seleccionado en regiones con alto potencial de rendimiento.

El diseño experimental empleado fue bloques completos al azar con tres repeticiones; el tamaño de la parcela experimental fue de un surco de 4.0 m de longitud, espaciado a 0.80 m; se sembraron 11 matas con dos plantas cada una, para obtener una densidad de población de 62 500 plantas/ha. El manejo agronómico fue también el del productor cooperante, complementado en la forma descrita para la primera evaluación. La precipitación en Jiquilpan fue de 550 mm, 78 % de la media de 700 mm, y en Panindícuaro hubo exceso de humedad, con encharcamientos frecuentes causados por lluvia abundante, combinada con problemas de drenaje que provocaron fallas en la población de plantas.

De acuerdo con los objetivos planteados y por la importancia de la altura de la planta y la mazorca, las variables estudiadas fueron las mismas que en el primer experimento, excepto que a causa de las fallas en la población de plantas el rendimiento de mazorca se estimó con una muestra promedio de nueve plantas en competencia completa, ajustado en la forma descrita a 22 plantas; el acame de raíz no se evaluó porque no se presentó.

En el análisis de la varianza la suma de cuadrados de tratamientos se dividió en nueve tipos: tres correspondientes a las cruza originales, tres a las cruza entre retrocruzas, uno correspondiente a los progenitores criollos, otro a los progenitores donantes mejorados, y un último con los testigos comerciales (Cuadro 1). Para hacer los análisis de varianza se utilizó el procedimiento GLM ("General Linear Model") del paquete estadístico SAS versión 8.

Cuadro 1. Tipos en que fueron divididos los tratamientos evaluados en el análisis estadístico. Panindícuaro y Jiquilpan, Mich. 1999.

Tipo	Descripción
1 EP x A7485	Cruza original, criollo El platanal
2 EZ x C385	Cruza original, criollo Emiliano Zapata
3 SJP x Tornado	Cruza original, criollo San Juan Palmira
4 ¼ EP x ¼ EP	Cruzas entre retrocruzas, criollo El platanal
5 ¼ EZ x ¼ EZ	Cruzas entre retrocruzas, criollo Emiliano Zapata
6 ¼ SJP x ¼ SJP	Cruzas entre retrocruzas, criollo San Juan Palmira
7 Criollos	Las tres colectas criollas
8 Donantes Mejorados	Las tres colectas mejoradas, Híbridos en F ₂
9 Testigos	Híbridos mejorados comerciales en F ₁

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el análisis de varianza combinado para las tres localidades en que se evaluaron las retrocruzas en comparación con la cruza original, hubo diferencias significativas para

el rendimiento de mazorca entre tipos (Cuadro 2), debido a las diferencias en heterosis de las cruza y a la heterosis residual en las retrocruzas. Para el mismo carácter hubo diferencias significativas al nivel de probabilidad de 0.06 entre tratamientos anidados en tipos. También hubo diferencias significativas para rendimiento de mazorca entre localidades y para la interacción tipos por localidades. El coeficiente de variación fue de 21.1 % debido probablemente al tamaño de muestra.

Cuadro 2. Cuadrados medios y significancias de la prueba de F obtenidos en el análisis combinado para la evaluación de retrocruzas divergentes en F₁.

Fuente	gl	Rendimiento	Altura de mazorca	Altura total	Acame de raíz (√%)
Tipo	4	8289671.4**	24739.0**	33005.5**	23.81**
Trat/tipo	15	2490607.2	2077.0**	3647.6**	5.52**
Localidades	2	74769579.3**	11500.3**	24531.4**	17.43**
Tipo*Loc	8	4298970.9**	1278.9**	2589.8**	4.53
Loc*trat(tipo)	30	1240136.9	371.5	779.4**	3.73
C V (%)		21.07	15.86	9.94	43.83

** Diferente de cero a una probabilidad de 0.01; gl = grados de libertad.

En la altura de mazorca hubo diferencias significativas tanto para tipos como para tratamientos dentro de tipos, diferencias explicables por la amplia variación para este carácter entre los progenitores empleados. Hubo también diferencias entre localidades e interacción entre localidades y tipos, pero no hubo interacción en localidades por tratamientos dentro de tipos. En altura de planta, que es un carácter asociado al anterior, hubo diferencias estadísticamente significativas en todas las fuentes de variación analizadas.

En el porcentaje de acame de raíz hubo diferencias entre los tipos, entre los tratamientos dentro de los tipos y en localidades; las primeras dos debidas también a la diferencia entre los progenitores criollos y donantes mejorados para este carácter. Los coeficientes de variación estuvieron dentro de límites aceptables para altura de mazorca y altura total; en el caso del acame de raíz el coeficiente de variación es alto, pero se encuentra dentro de los límites informados, debido a que es una variable discreta y no tiene distribución normal.

Al comparar los progenitores, su cruza original y sus retrocruzas en las variables estudiadas (Cuadro 3), su comportamiento estuvo de acuerdo con lo esperado: la RC₀F₁ tuvo el mayor rendimiento, y fue 16.2 % superior a la media de los padres; las retrocruzas, RC₁F₁Mej y RC₁F₁Cr tuvieron un rendimiento estadísticamente similar, aunque la primera superó numéricamente a la segunda y quedó dentro del primer grupo de significancia; la diferencia con el promedio de los progenitores fue de 4.3 y -1 % respectivamente. No hubo heterosis residual para la retrocruza hacia el criollo, lo cual pudiera atribuirse al tamaño

de muestra o a que la altura de mazorca en la RC₁F₁Cr fue menor que en los criollos, ya que existe una asociación positiva entre ésta y el rendimiento (Hallauer y Miranda, 1988).

Cuadro 3. Medias para rendimiento de mazorca, altura de mazorca y porcentaje de acame por tipos, en la evaluación de retrocruzas divergentes.

Tipo	Rendimiento (kg ha ⁻¹)	Altura de mazorca (cm)	Acame de raíz (%)
RC ₀ F ₁	6298 a	126 b	4.8 ab
Criollos	5862 ab	166 a	5.3 a
RC ₁ F ₁ Mej	5658 abc	91 c	3.2 c
RC ₁ F ₁ Cr	5414 bc	123 b	4.1 bc
Donantes Mejorados	4976 c	76 d	3.1 c
D.M.S. H.	875	14	1.1

Los tipos con la misma letra son estadísticamente iguales (Tukey, 0.05)

Márquez-Sánchez (1990) señala que la heterosis para rendimiento en las retrocruzas es negativa cuando la dominancia es parcial; esta situación puede ser más aplicable a la retrocruza hacia el progenitor criollo que hacia el mejorado, al presentarse en esta última sobredominancia aparente por desequilibrio de ligamiento (Márquez, 1988). El desequilibrio depende en buena medida del promedio de desequilibrio de las dos poblaciones progenitoras (Molina, 1992), y dicho promedio será mayor en la retrocruza hacia el donante mejorado, ya que para "alcanzar" el equilibrio se puede requerir de tres o cuatro generaciones de apareamiento aleatorio.

Estos resultados concuerdan con los de Hameed *et al.* (1994a), quienes encontraron una superioridad en el rendimiento de la RC₀F₁ de 5.39 % aunque ésta no fue significativa ($P \geq 0.05$) respecto a la RC₁F₁; en otro trabajo, Hameed *et al.* (1994b) informaron que la RC₀F₁ superó en 8.82 % el rendimiento de la RC₁F₁ y la diferencia fue significativa ($P \leq 0.05$). Por su parte, Albrecht y Dudley (1987) registraron una superioridad en el rendimiento de 16.9 % de la RC₁F₂, respecto a la media de los progenitores.

El bajo rendimiento de mazorca en los progenitores donantes mejorados se explica, en parte, porque se evaluó la generación F₂, pero es importante señalar que los progenitores criollos utilizados tienen un alto potencial de rendimiento y ésta es una de las razones de que sigan sembrándose en áreas agrícolas con alto potencial productivo.

La altura de la mazorca para RC₁F₁Cr fue menor en 2.5 % que el de la RC₀F₁, debido a la selección de segregantes de porte bajo que se hizo en la RC₀F₂ al momento de hacer la retrocruza. En el caso de la RC₁F₁Mej, la altu-

ra de mazorca fue 28 % menor que el de la RC₀F₁, y 20 % superior al de sus progenitores recurrentes.

En acame de la raíz, la RC₁F₁Mej fue 57 % menor que el de la RC₀F₁, mientras que en la RC₁F₁Cr el acame de raíz fue 28.6 % menor que el de la RC₀F₁, lo cual podría atribuirse a que ambas retrocruzas tiene menor altura de mazorca y a la variación ambiental.

Al analizar los tres caracteres, en la cruce original RC₀F₁ se obtuvo el mayor rendimiento, pero la retrocruza hacia el progenitor donante mejorado, aunque de menor rendimiento, tiene la ventaja de tener menor altura de mazorca y menor porcentaje de acame. La retrocruza hacia el progenitor criollo no mostró ventaja en cuanto a rendimiento, altura de mazorca y resistencia al acame respecto a la cruce original, lo que era de esperarse porque la retrocruza tiende a parecerse al progenitor recurrente, en este caso al criollo.

Luego entonces, con propósitos de mejoramiento la elección estaría entre la cruce original y la retrocruza hacia el progenitor donante mejorado, pero se tendría el inconveniente de que se estarían utilizando dosis bajas de germoplasma criollo, que es el de mayor interés en este estudio.

Con respecto a la evaluación de las cruces entre retrocruzas, para el carácter rendimiento hubo diferencias significativas ($P \leq 0.056$) para tipos, producto de las diferencias en el potencial de rendimiento entre los progenitores, sus cruces y las cruces entre retrocruzas, y para tratamientos anidados en tipos ($P \leq 0.064$), que para el caso de cruces originales y cruces entre retrocruzas es el resultado de la dispersión alrededor de la media. Las localidades fueron diferentes al nivel de 0.01 y hubo interacción entre tipos x localidades al mismo nivel de probabilidad, pero no hubo interacción de tratamientos por localidades dentro tipos (Cuadro 4).

El alto coeficiente de variación encontrado en el rendimiento de mazorca le resta confiabilidad a los resultados, y éste puede atribuirse al tamaño de muestra empleado y a la variación ambiental tan fuerte que hubo en Panindícuaro por problemas de mal drenaje.

En altura de mazorca y la altura total hubo diferencias entre tipos y entre tratamientos dentro de tipos, producto de la fuerte diferencia entre progenitores para dicho carácter y de la segregación dentro de las retrocruzas, lo que indica que también para estos caracteres hay dispersión alrededor de la media de cruces y cruces entre retrocruzas; para el rendimiento de mazorca hubo diferencias entre

localidades entre tipos y localidades, pero no hay interacción de tratamientos por localidades dentro de tipos.

Cuadro 4. Cuadrados medios y significancia de la prueba de F para rendimiento, altura de mazorca y altura de planta, en la evaluación de cruzas entre retrocruzas.

F de V	gl	Rendimiento	Altura de Ma-zorca	Altura Total
Localidades	1	343536499.3**	7306.8**	20475.0**
Repeticiones	2	16603723.9*	25	1131.9*
Tipos	8	9414073.6	5163.8**	6860.9**
Trat/tipo	195	5934112.9	462.1**	680.7**
Tipo * loc	8	14628551.2**	469.1*	720.1*
Trat * loc/tipo	163	4373470.6	248.4	397.3
C V		30.54	12.63	8.36

*, ** Diferente de cero a una probabilidad de 0.05 y 0.01, respectivamente

Puesto que la prueba de Tukey no pudo separar las medias de rendimiento de mazorca entre los tipos evaluados, se aplicó la prueba de rango múltiple de Duncan, cuyos resultados se presentan en el Cuadro 5.

Cuadro 5. Medias, desviación estándar y variación relativa (σ/μ) para rendimiento de mazorca en función del tipo de germoplasma.

Tipo	Media	N	Rango crítico	Nivel	Desv. est.	σ/μ
5 ¼ EZ x ¼ EZ †	7807.7	109		a	2797.7	0.358
2 EZ x C-385 ‡	7397.1	73	1197	ab	2016.5	0.273
4 ¼ EP x ¼ EP †	7220.7	128	1259	ab	2374.3	0.329
1 EP x A-7485 ‡	7200.3	136	1299	ab	2295.4	0.319
6 ¼ SJP x ¼ SJP †	7189.9	176	1329	ab	2232.1	0.31
3 SJP x Tornado ‡	6996	77	1354	ab	2408.9	0.344
7 Criollos	6822.4	13	1374	ab	3132.2	0.459
8 Donantes mejora-dos	6079.2	10	1391	b	3095.8	0.509
9 Testigos	6008.8	8	1405	b	2272.2	0.378

† = Cruzas entre retrocruzas; ‡ = Cruzas originales. N = Número de elementos utilizados para calcular la media. Tipos con la misma letra son estadísticamente iguales (Duncan, 0.05).

Las cruzas originales, las cruzas entre retrocruzas y progenitores criollos se encuentran dentro del mismo grupo de significancia y sólo los progenitores donantes mejorados y los testigos quedaron separados en otro grupo.

La magnitud promedio de la desviación estándar respecto a la media del conjunto de cruzas originales fue de 31.2 % y para cruzas entre retrocruzas de 33.2 %, lo que significa que existe una considerable dispersión alrededor de la media. De acuerdo con el objetivo planteado, esto indica que se podría esperar que un poco más de 95 por ciento del conjunto de cruzas formadas al azar se encuentren dentro de los límites de $\mu \pm 2\sigma$, lo que para el extremo superior significa más de 64 % por arriba de la media; es decir, existen combinaciones híbridas que pueden acercarse a la heterosis original.

Un comportamiento similar se encontró en las cruzas originales, por lo que el muestreo de su dispersión también sería una alternativa para fijar el extremo superior de un patrón heterótico. Otro aspecto notable es que la magnitud de la desviación estándar respecto a la media para los progenitores, tanto criollos como donantes mejorados, e incluso para los testigos, es superior en todos los casos a la de las cruzas, lo que podría atribuirse al número pequeño de datos disponible con estos materiales para calcular la media (Cuadro 5), porque no se hizo muestreo dentro de ellos. Sin embargo, en caso de hacerse un muestreo se puede esperar una alta variación porque se estarían manejando poblaciones, pero dicha variación es independiente de la variación dentro de los conjuntos de cruzas.

Las cruzas entre retrocruzas superaron numéricamente en rendimiento a las correspondientes cruzas originales, en un promedio de 2.87 %, contrario a lo que se esperaba de acuerdo con el análisis de Márquez-Sánchez (1993), sobre la media genética esperada para las cruzas entre retrocruzas. Este hecho podría atribuirse a la incorporación de genes favorables para rendimiento al progenitor criollo en el proceso de retrocruza, o a un efecto de selección indirecta en contra del rendimiento al tomar a los segregantes RC_0F_2 y RC_1F_2 de menor altura, dada la asociación entre ambos caracteres (Hallauer y Miranda, 1988). De acuerdo con Márquez-Sánchez (1995b), al comparar las cruzas entre retrocruzas sin aplicar selección, con el mejoramiento convergente y selección, la media esperada es siempre inferior a la media de la craza original, pero la media esperada para cruzas entre líneas recobradas en el mejoramiento convergente es mejor, igual o peor que la craza original, dependiendo del nivel de dominancia. La intervención del azar podría descartarse debido a que se trabajó con tres patrones heteróticos, y un tamaño de muestra de 83 híbridos para cruzas originales y 122 para cruzas entre retrocruzas.

Otro hecho importante es que las cruzas entre retrocruzas tuvieron una altura de mazorca inferior en 6.5 cm, 5.5 % respecto de las originales, cifra comparable a las reducciones por ciclo en altura de planta al aplicar selección combinada básica de familias de hermanos completos antes de la floración (Márquez, 1985), lo que se puede atribuir a la selección practicada primero durante el proceso de retrocruzamiento, al tomar como polinizadores a segregantes de menor altura y luego a la nueva selección de segregantes de porte bajo al momento de realizar las cruzas entre retrocruzas.

CONCLUSIONES

La cruza original entre materiales criollos y generaciones avanzadas de variedades mejoradas produjeron el mismo rendimiento que las retrocruzas en F₁.

La retrocruza hacia el genotipo mejorado también tuvo rendimiento estadísticamente igual a la cruza original, pero menor altura de mazorca y mayor resistencia al acame.

La retrocruza hacia el criollo tuvo altura de mazorca y susceptibilidad al acame similar a la cruza original.

La dispersión alrededor de la media de la F₁ de los patrones heteróticos es suficiente como para permitir seleccionar combinaciones superiores, tanto en la cruza original como en la cruza entre retrocruzas divergentes.

La selección de segregantes de menor altura, primero al realizar las retrocruzas, y luego al escoger los padres de las cruzas entre retrocruzas, redujo la altura de planta y mazorca de las cruzas en una magnitud comparable a un ciclo de selección combinada de familias de hermanos completos.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue llevado a cabo gracias al financiamiento otorgado por la Coordinación de Investigación Científica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

BIBLIOGRAFÍA

Albrecht, B, J W Dudley (1987) Divergent selection for stalk quality and grain yield in an adapted x exotic maize population cross. *Crop Sci.* 27:487-494.

- Eagles, H A, J E Lothrop (1994)** Highland maize from central Mexico. Its origin, characteristics, and use in breeding programs. *Crop Sci.* 34:11-19.
- Fehr, W R (1987)**. Principles of Cultivar Development. Vol. I. Theory and Technique. The Iowa State University Press. Ames, Iowa. pp: 360-376.
- Hameed A, L M Pollak, P N Hinz (1994a)** Evaluation of Cateto maize accessions for grain yield and physical grain quality traits. *Crop Sci.* 34:265-269.
- Hameed A, L M Pollak, P N Hinz (1994b)** Evaluation of Cateto maize accessions for grain yield and other agronomic traits in temperate and tropical environments. *Crop Sci.* 34:270-275.
- Hallauer, A R, J B Miranda Fo. (1988)** Quantitative Genetics in Maize Breeding. 2nd. Ed. The Iowa State University Press. Ames, Iowa. pp: 115-158.
- Holland, J B, M M Goodman, F Castillo G (1996)** Identification of agronomically superior latin american maize accessions via multi-stage evaluations. *Crop Sci.* 36:778-784.
- Márquez S, F (1985)** Genotecnia Vegetal. Métodos, Teoría, Resultados. Tomo I. AGT Editor, S. A. México. pp: 279-288.
- Márquez S, F (1988)** Genotecnia Vegetal. Métodos, Teoría, Resultados. Tomo II. AGT Editor, S. A. México. pp: 25-128.
- Márquez-Sánchez, F (1990)** Backcross theory for maize. I. Homozigosis and heterosis. *Maydica* 35: 17-22.
- Márquez-Sánchez, F (1992)** Backcross theory for maize II. Additive genetic variance and response to selection. *Maydica* 37:225-229.
- Márquez-Sánchez, F (1993)**. Backcross theory for maize III. Crosses between contemporary backcrosses. *Maydica* 38:61-66.
- Márquez S, F (1995a)** Métodos de Mejoramiento Genético del Maíz. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx. 77 p.
- Márquez-Sánchez, F (1995b)** Backcross theory for maize. IV. Relationships to reciprocal recurrent selection and convergent improvement. *Maydica* 40:147-151.
- Márquez S, F, A Carrera V, L Sahagún C, E Barrera (2000)** Retrocruza Limitada para el Mejoramiento Genético de Maíces Criollos. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Méx. 51 p.
- Molina G, J D (1992)** Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa (Algunas Implicaciones en Genotecnia). AGT Editor S. A., México. pp: 33-58.
- Seling, L, R J Lambert, T R Rocheford, W Da Silva (1999)** RFLP and cluster analysis of introgression of exotic germplasm into US maize inbreds. *Maydica* 44:85-92.
- Tallury, S P, M M Goodman (1999)** Experimental evaluation of the potential of tropical germplasm for temperate maize improvement. *Theor. Appl. Genet.* 98:54-61.