

# Respuesta esperada y efectos colaterales a selección por precocidad en maíz frente al cambio climático

Carlos Alberto Ramírez-Mandujano , Juan Carlos González-Cortés, Adylene Ávila-Bautista

Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Edificio R, Ciudad Universitaria. Fco. J. Múgica s/n. Col. Felicitas del Río. Morelia, Michoacán; México (C. P. 58030)

## Resumen

Debido al cambio climático, están disminuyendo la precipitación y la amplitud de la estación de lluvias en distintas regiones del México, y las poblaciones de maíz enfrentan selección natural para reducir la duración del ciclo de vida. Es importante hacer un pronóstico de la respuesta a la selección por precocidad y determinar el cambio en otros caracteres por respuesta correlacionada. En un ensayo de 40 familias de medios hermanos de maíz criollo bajo un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones y ocho plantas muestreadas, se determinaron valores de heredabilidad, correlación genética y respuesta a la selección para el tiempo hasta la floración femenina y masculina, la asincronía floral, el número de hojas sobre y debajo de la mazorca, longitud y ancho basal de las hojas, el área foliar, la altura de la mazorca y de la planta, y el rendimiento por planta, así como la respuesta correlacionada a la selección por tiempo hasta la floración femenina. Los resultados muestran que en un ciclo de selección del 5% de plantas individuales bajo polinización libre se reducirá en 2.29 días la floración femenina, y 1.9 días a floración masculina, o 0.74 días de asincronía. Los valores de correlación genotípica de días hasta la floración femenina con las demás variables fueron: 0.79 con la floración masculina, 0.09 con la asincronía floral, 0.07 hojas arriba de la mazorca, 0.33 con hojas debajo de la mazorca, 0.39 con el número de hojas totales, 1.0 con longitud de la hoja, 0.32 con el ancho basal de la hoja, 0.48 con el área foliar, -0.22 con la altura de la mazorca, 0.03 con la altura de la planta y 1.0 con el rendimiento. Por respuesta correlacionada, un ciclo de selección por floración femenina provocará una disminución de 38.67 cm<sup>2</sup> (3.21%) de área foliar y 15.28 g (5.14%) en el rendimiento por planta.

**Palabras clave:** *Zea mays*, cambio climático, respuesta a selección, respuesta correlacionada.

## Abstract

Due to climate change, the rainy periods and the total amount of precipitation have been reduced in several regions of Mexico. Maize crops are being subjected to natural selection for the reduction of the life cycle. It is important to estimate the predicted response to selection for precocity, and the correlated response in other traits. A trial of 40 open-pollinated maize half-sib families was established in a randomized complete block design with three blocks and eight plants sampled per block to assess progenies and determine heritability, and genetic correlations. Data were recorded for days to male and female flowering, anthesis-silk interval, leaf number above and below the ear, leaf length and width, as well as foliar area, ear and plant height, and yield per plant. Narrow-sense heritability and genetic and phenotypic correlations between measured characteristics were estimated. The results show that one cycle of selection of 5% of open-pollinated plants will reduce 2.29 days to silk, or 1.9 days to male flowering, or 0.74 days of anthesis-silk interval. The values of genotypic correlation from days to silk with the other variables were: 0.79 with male flowering, 0.09 with anthesis-silk interval, 0.07 with leaves above the ear, 0.33 with leaves below the ear, 0.39 with total number of leaves, 1.0 with leaf length, 0.32 with basal leaf width, 0.48 with leaf area, - 0.22 with ear height, 0.03 with plant height and 1.0 with yield per plant. By correlated response, one selection cycle for reduction of days to silk will be accompanied by a reduction in leaf area until 38.67 cm<sup>2</sup> (3.21%), and plant yield in 15.28 g (5.14%).

**Key words:** *Zea mays*, climatic change, selection response, correlated response.

## Introducción

Sobre la base de registros meteorológicos, de 1960 a 1990, en México y particularmente en Michoacán, ha sido pronosticado un gradual aumento de la temperatura, acompañado de una disminución de la precipitación (Sáenz-Romero *et al.*, 2012). En el occidente de México ya ha sido detectada una reducción en la precipitación pluvial y en la amplitud de la temporada de lluvias, así como en el área con potencial para producción de maíz, sobre la base de datos de 1947 a 1996 (Ruiz *et al.*, 2000a; b). En cuanto a los ciclones tropicales se obtuvieron los registros históricos de 1951 al 2010, del océano Atlántico y el Pacífico.

Tomando en cuenta el análisis de los años 1981 a 2010 se encontró que el número total de ciclones con categorías igual o mayor que Tormenta Tropical se redujo un 10% comparando con su periodo antecesor. Los formados sólo en el Pacífico-Este disminuyeron un 15% (Zitácuaro *et al.*, 2011). Se tiene previsto que la superficie destinada para el cultivo de maíz en nuestro país clasificada como marginalmente apta, puede incrementarse hasta llegar a ser el 43.80% del total (Monterroso *et al.*, 2011). Menor precipitación, mayor temperatura y el acortamiento de la estación lluviosa deben llevar a futuro, al reemplazo de las actuales siembras de marzo con humedad residual y maíces de ciclo largo por siembras de junio, con materiales de ciclo corto (Mati, 2000; Harrison *et al.*, 2011). Estos maíces deberán también tener mayor resistencia a la sequía; se sabe que los maíces con menor asincronía floral tienen mejor comportamiento en dichas condiciones (Bolaños y Edmeades, 1996; Chapman y

✉ **Autor de correspondencia:** Carlos Alberto Ramírez-Mandujano. Facultad de Biología, UMSNH. Edificio R, Ciudad Universitaria. Fco. J. Múgica s/n. Col. Felicitas del Río. Morelia, Michoacán, México (C. P. 58030). Tel. y Fax 01 (443) 316-7412. email: carmarm@prodigy.net.mx, cramirzm@umich.mx

Edmeades, 1999). Dicha sustitución ya ha sido detectada en la agricultura campesina en la región de la Mesa Central en México (Cruz, 2010), donde cada año se siembran entre 700 mil y un millón de hectáreas con maíz, en su mayor parte aprovechando la humedad residual (Turrent, 1994; Arellano-Vázquez *et al.*, 2011). En Michoacán sobresalen la Sierra Purépecha y la Sierra Michoacana con un total de 100 mil hectáreas (Escobar, 1996).

Una alternativa al reemplazo de poblaciones es la adaptación de las que actualmente se usan en la producción, lo que puede conseguirse por medio de selección recurrente dirigida a recortar el ciclo de vida. El avance por selección depende en parte del valor de heredabilidad del carácter involucrado, el cual cambia de una población a otra y de un ambiente a otro, razón por la que es recomendable hacer estimaciones en cada población y ambiente (Nyquist, 1991). De acuerdo al valor estimado de heredabilidad y al método de selección que se aplique, se puede hacer un pronóstico de cuantos ciclos y tiempo son necesarios para conseguir un determinado porcentaje de avance (Hallauer y Miranda, 1981; Fehr, 1987; Márquez, 1995). Sin embargo, el cambio por selección en un carácter normalmente provoca cambios en otros, sea que ocurra como respuesta correlacionada no prevista (Edwards, 2011) o que se ejecute intencionalmente (Hill *et al.* 1999). Para esto se requiere que exista una alta correlación genética entre los caracteres (Hallauer y Miranda, 1981; Ross *et al.*, 2006).

El objetivo del presente trabajo fue evaluar el crecimiento de progenies de medios hermanos maternos producto de polinización libre y determinar valores de heredabilidad y correlación genética para hacer un pronóstico del avance por selección por precocidad a floración femenina, así como del cambio esperado en otros caracteres por respuesta correlacionada, bajo el esquema de selección masal visual estratificada (Molina, 1983), que es el método más sencillo y el más similar a la selección natural.

## Materiales y métodos

Se utilizó una generación avanzada de la variedad criolla mejorada denominada “Tukuru”, desarrollada por la metodología de retrocruza limitada (Márquez, 1992; Márquez *et al.*, 2000) incorporando genes que permitieron reducir la altura de la planta y de la mazorca, así como aumentar el potencial de rendimiento. Se escogieron 40 plantas de aspecto intermedio de acuerdo a la variabilidad visible de la población, pero con altura al nudo de inserción de la mazorca menor o igual a 1.60 m, cifra que corresponde a la variedad mejorada original, considerando como producto de contaminación a aquellos individuos con una altura superior a esa cifra. La semilla de cada planta es una familia de medios hermanos maternos que se sometió a evaluación bajo diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones, sembrado el 20 de abril de 2013 en el ejido de Tiríndaro, dentro de la Ciénega de Zacapu, Michoacán. La unidad experimental estuvo constituida por un surco de cinco metros de largo, conteniendo 11 matas de dos plantas, con una separación entre matas de 50 cm. La distancia entre surcos fue de 80 cm, para tener una densidad de población de 50 mil plantas/ha. La dosis de fertilización fue de 100-50-00, aplicando todo el fósforo y la mitad del nitrógeno a la siembra y el resto del nitrógeno 50 días después. Se tomaron datos de 8 plantas etiquetadas en cada

familia y cada repetición para que todas las mediciones fueran hechas en el mismo individuo. Se contó el número de días desde la siembra hasta la floración masculina y femenina, con cuya diferencia se obtuvo la asincronía floral; al término de la floración femenina se midió el largo y el ancho basal de la hoja donde nace la mazorca principal, para estimar el área foliar multiplicando largo \* ancho \* 0.75; se contó el número de hojas sobre y debajo de la mazorca, la altura hasta la base de la mazorca, la altura total hasta la inserción de la hoja bandera, y el peso de la mazorca.

Se realizó el análisis de varianza bajo modelo aleatorio utilizando el procedimiento GLM (“general linear models”) y la prueba de separación de medias de Tukey. La variable asincronía floral se transformó a logaritmo de base e de raíz cuadrada de Asi+10 (Castañón y Latournerie, 2004). Se estimaron componentes de varianza con el procedimiento VARCOMP opción REML del paquete estadístico SAS (SAS, 2003). El modelo fue el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + t_i + b_j + f_i^* b_j + \epsilon_{ijk}$$

Donde:

$Y_{ij}$  = Variable respuesta,

$\mu$  = Media general,

$f_i$  = Efecto de la familia  $i$ ,

$b_j$  = Efecto del bloque  $j$ ,

$\epsilon_{ijk}$  = Error.

La **tabla 1** muestra el análisis de varianza, incluyendo el valor esperado de cuadrados medios bajo el modelo aleatorio.

**Tabla 1. ANOVA para estimar los componentes de varianza.**

F de V	g l	C. M.	C. M. E.
BLOQUES	b-1		
FAMILIAS	f-1	M3	$\sigma_e^2 + n\sigma_{fb}^2 + m\sigma_f^2$
FAM*BLO	(f-1)(b-1)	M2	$\sigma_e^2 + n\sigma_{fb}^2$
ERROR	fb(n-1)	M1	$\sigma_e^2$

F de V = fuentes de variación, g l = grados de libertad, C. M. = cuadrado medio, C. M. E. = cuadrado medio esperado, f = número de familias evaluadas, b = número de bloques, n = número de plantas muestreadas por unidad experimental.

A partir de allí el despeje de varianzas es el siguiente:

$$\sigma_f^2 = (M3-M2)/bn = 1/4 \sigma_A^2$$

$$\sigma_{fb}^2 = (M2-M1)/n$$

$$\sigma_e^2 = M1$$

Se hicieron estimaciones de heredabilidad en sentido estricto a nivel de plantas individuales ( $h^2_p$ ) con la siguiente fórmula (Zobel y Talbert, 1992):

$$h_i^2 = \frac{4\sigma_f^2}{(\sigma_f^2 + \sigma_{f*b}^2 + \sigma_e^2)}$$

Donde:

$\sigma_f^2$  = Varianza entre familias,

$\sigma_{f*b}^2$  = Varianza de familias x bloques,

$\sigma_e^2$  = Varianza del error.

Se estimaron también los valores de varianza aditiva y no aditiva de acuerdo a las fórmulas de Márquez y Sahagún (1994).

$$\sigma_A^2 = 4\sigma_f^2$$

$$\sigma_D^2 = \sigma_e^2 - 3\sigma_f^2$$

Donde:  $\sigma_A^2$  = varianza aditiva,  $\sigma_D^2$  = varianza no aditiva,  $\sigma_f^2$  = varianza entre familias,  $\sigma_e^2$  = varianza del error. Con estos valores es posible calcular la proporción de varianza aditiva respecto a la varianza genética total.

$$\frac{\sigma_A^2}{\sigma_A^2 + \sigma_D^2} = \frac{4\sigma_f^2}{4\sigma_f^2 + (\sigma_e^2 - 3\sigma_f^2)}$$

La correlación fenotípica (que incluye genética, ambiental y de interacción genotipo-ambiente) fue estimada por medio de la fórmula de correlación lineal de Pearson. Para estimar la correlación genética entre pares de caracteres se combinaron las fórmulas de White y Hodge (1989) y Falconer y Mackay (1996):

$$r_G = \left[ \frac{\sigma_{f(x+y)}^2 - (\sigma_x^2 + \sigma_y^2)}{2} \right] \frac{1}{\sqrt{(\sigma_x^2)(\sigma_y^2)}}$$

Donde:  $r_G$  = correlación genética entre los caracteres x e y;  $\sigma_{f(x+y)}^2$  = varianza de familias para la suma de las variables x e y;

$\sigma_x^2$  = varianza de familias para la variable x;

$\sigma_y^2$  = varianza de familias para la variable y. Todo esto trabajando con datos estandarizados.

También se determinaron los valores de pronóstico de avance por selección con la fórmula (Hallauer y Miranda, 1981; Peña *et al.*, 2002):

$$R = \frac{i 4\sigma_f^2}{\sqrt{\sigma_f^2 + \sigma_{f*b}^2 + \sigma_e^2}}$$

Donde:

R es la respuesta a selección,

c es el control parental,

i es la intensidad de selección estandarizada,

$\sigma_f^2$  = Varianza entre familias,

$\sigma_{f*b}^2$  = Varianza de familias x bloques,

$\sigma_e^2$  = Varianza del error.

Cuando solamente se selecciona la planta hembra sin control de la fuente de polen,  $c = 0.5$ , si las plantas seleccionadas son 5% del total,  $i = 2.063$ . El resultado da valores absolutos. Para expresarlo en porcentaje se calculó el valor relativo con respecto a la media general de la variable (Peña *et al.*, 2002).

Se hicieron estimaciones de respuesta correlacionada con la fórmula de selección indirecta de Falconer y Mackay (1996):

$$R_y = c * i * h_x * h_y * r_{Gxy} * \sigma_{py}$$

Donde  $R_y$  es la respuesta correlacionada del carácter y a la selección que se ejerce sobre el carácter x, c es el control parental, i es la intensidad de selección estandarizada,  $h_x$  es raíz cuadrada de la heredabilidad para el carácter sometido a selección directa,  $h_y$  es la raíz cuadrada de la heredabilidad para el carácter que experimentará respuesta correlacionada,  $r_{Gxy}$  es la correlación genética entre ambos caracteres,  $\sigma_{py}$  es la raíz cuadrada de la varianza fenotípica del carácter que será modificado por respuesta correlacionada.

## Resultados

De acuerdo a los resultados obtenidos (tabla 2), para familias hubo diferencias estadísticamente significativas para nueve de las variables, pero no para rendimiento, longitud de hoja y área foliar. Para bloques solamente hubo diferencias para el número de hojas por arriba y por debajo de la mazorca principal. El comportamiento en general para bloques fue contrario al de las familias, lo que quiere decir que el ambiente tuvo alto grado de uniformidad, pero que sí hay diferencias entre las familias evaluadas.

La interacción familias\*bloques fue significativa para días a floración masculina y femenina, asincronía floral, número de hojas por arriba de la mazorca, número total de hojas, altura total de planta y rendimiento; y no fue significativa para número de hojas por debajo de la mazorca, longitud y ancho de hoja, área foliar y altura de la mazorca. Esto significa que para estos últimos la interacción genotipo ambiente es muy baja. El coeficiente de variación tuvo valores aceptables excepto para longitud y ancho de hoja, así como para el área foliar, lo que puede estar influido por el hecho de que se presentó una granizada que dañó las hojas a los 95 días de la siembra, cuando las primeras plantas comenzaban a florecer. Los valores de componentes de varianza y sus proporciones aparecen en la tabla 3.

Es notable que la varianza de bloques fue prácticamente inexistente para todas las variables, y consecuentemente la de la interacción familias\*bloques fue también muy pequeña, excepto para días a floración femenina. La varianza de familias varió entre 1 y 28% de la variación total, correspondiendo los valores más altos a días a floración femenina con 28 %, días a floración masculina con 23%, número total de hojas con 21%, altura de mazorca con 20%, número de hojas por debajo de la mazorca con 15%, altura total con 15%, y número de hojas por arriba de la mazorca con 14%. Los caracteres con menor valor relativo de varianza de familias fueron el rendimiento, el área foliar y sus dos componentes: longitud y ancho basal de hoja. Para

**Tabla 2. Cuadrados medios y significancia estadística para las variables evaluadas bajo modelo aleatorio.**

F de V	g l	Flor M	Flor F	Asi	HA	HD	HT	LH	AH	Área F	Alt M	Alt T	Rend
Bloque	39	33.22 ns	8.26 ns	0.006 ns	2.06 *	7.07 *	2.63 ns	552 Ns	0.31 ns	123216 ns	1182 ns	675 ns	2073 ns
Fam	2	94.87 **	52.25 **	0.026 **	2.51 **	5.37 **	10.20 **	1246 Ns	18.14 *	369214 ns	2488 **	3356 **	11025 Ns
F * B	77	26.43 **	12.26 *	0.011 *	0.66 *	1.28 ns	1.77 *	1067 Ns	11.13 ns	330955 ns	445 ns	957 **	10527 **
Error	750	6.58	8.54	0.008	0.49	1.05	1.33	11612	11.19	299165	358	617	6644
Media		98.97	102.09	3.45	5.4	9.82	15.22	106	11.36	1203.13	145	272	297
C. V.		2.59	2.86	6.87	12.98	10.46	7.59	32.29	29.45	45.46	13.04	9.13	27.43

F de V = fuentes de variación, g l = grados de libertad, Flor M = días de la siembra al inicio de la liberación de polen, Flor F = días de la siembra a la aparición de estigmas, Asi = asincronía floral en días, HA = número de hojas por arriba de la mazorca principal, HD = número de hojas por debajo de la mazorca principal, HT = número total de hojas, LH = longitud de la hoja de la mazorca principal en cm, AH = Ancho basal de hoja de la mazorca principal en cm, Área F = área foliar en cm<sup>2</sup>, Alt M = altura de la mazorca principal en cm, Alt T = altura total de planta en cm, Rend = rendimiento por planta en g, ns = no significativo, \* = significativo al nivel 0.05, \*\* = significativo al nivel 0.01.

asincronía floral la varianza de familias fue 9% del total. La varianza del error fue la de mayor tamaño para todas las variables, situándose entre 50 y 99%. La proporción de varianza aditiva respecto de la varianza genética total varió ampliamente, de 2 a 100%, correspondiendo los valores más altos a las variables con mayor varianza de familias y viceversa. En la **tabla 4** están las estimaciones de heredabilidad y respuesta esperada a selección en valores absolutos, en la unidad de medida original, y en porcentaje de la media general de cada variable evaluada.

Los valores de heredabilidad son muy cercanos a los valores de proporción de varianza aditiva respecto a la varianza genética total. Esto por la casi nula

variación ambiental. Los caracteres menos heredables son el rendimiento, el área foliar y sus dos componentes: largo y ancho basal de hoja, y en menor grado la asincronía floral. El resto son altamente heredables. Se pueden reducir 2.29 días a floración femenina seleccionando al 5% de las plantas más precoces, la asincronía floral puede reducirse en 0.74 días. El rendimiento puede aumentarse en sólo 0.07 gramos de mazorca por planta en un ciclo de selección. En la **tabla 5** se presentan los valores de correlación fenotípica y genotípica de los días a floración femenina con las demás variables.

La asociación fenotípica fue mayor que la genotípica para asincronía floral, número de hojas por arriba de la mazorca,

y altura total de planta. Para el resto, fue mayor la asociación genotípica. Al seleccionar plantas con menos días a floración se espera una reducción en el resto de las variables, excepto altura de la mazorca. El porcentaje de cambio máximo corresponde al rendimiento con 5.14% y el menor a la altura total de planta con sólo 0.25 % (**tabla 6**).

De acuerdo a la **tabla 4** en un ciclo de selección por menor número de días a floración femenina esperamos una reducción de 2.29 días (2.24%), y de acuerdo la **tabla 5** ocurrirá al mismo tiempo una reducción de 38.67 cm<sup>2</sup> (3.21%) de área foliar y 15.28 g (5.14%) en el peso de la mazorca. Si el pronóstico tuviera una vigencia durante cinco ciclos

**Tabla 3. Componentes de varianza estimados, porcentaje de cada uno de ellos respecto a la varianza total, y proporción de varianza aditiva respecto a la varianza genética total.**

Variables	$\sigma^2_{fam}$	%	$\sigma^2_b$	%	$\sigma^2_{fam*b}$	%	$\sigma^2_e$	%	$\sigma^2_A / (\sigma^2_A + \sigma^2_D)$
Flor M	2.74	0.23	0.00	0.00	0.69	0.06	8.49	0.71	0.98
Flor F	3.60	0.28	0.03	0.00	2.83	0.22	6.57	0.50	1.00
Asi	0.62	0.09	0.00	0.00	0.41	0.06	5.96	0.85	0.38
Hoja A	0.08	0.14	0.00	0.01	0.02	0.03	0.49	0.82	0.58
Hoja D	0.19	0.15	0.02	0.01	0.03	0.02	1.06	0.82	0.61
Hoja T	0.38	0.21	0.00	0.00	0.06	0.03	1.34	0.76	0.88
Long H	6.96	0.01	0.00	0.00	5.70	0.00	1143.20	0.99	0.02
Anch H	0.33	0.03	0.00	0.00	0.06	0.01	11.08	0.97	0.12
Área F	1773.00	0.01	0.00	0.00	7958.00	0.03	295281.20	0.97	0.02
Alt Maz	96.44	0.20	3.74	0.01	15.70	0.03	355.17	0.75	0.85
Alt T	117.88	0.15	2.23	0.00	51.28	0.07	614.56	0.78	0.64
Rend	63.64	0.01	0.00	0.00	584.97	0.08	6662.30	0.91	0.04

$\sigma^2_{fam}$  = varianza de familias,  $\sigma^2_b$  = varianza de bloques,  $\sigma^2_{fam*b}$  = varianza de la interacción familias por bloques,  $\sigma^2_e$  = varianza del error experimental,  $\sigma^2_A / (\sigma^2_A + \sigma^2_D)$  = proporción de varianza aditiva respecto de la variación genética total. Flor M = días al inicio de la liberación de polen, Flor F = días a la aparición de estigmas, Asi = asincronía floral, Hoja A = número de hojas por arriba de la mazorca principal, Hoja D = número de hojas por debajo de la mazorca principal, Hoja T = número total de hojas, Long H = longitud de la hoja de la mazorca principal, Anch H = Ancho basal de hoja de la mazorca principal, Área F = área foliar, Alt Maz = altura de la mazorca principal, Alt T = altura total de planta, Rend = rendimiento por planta.

**Tabla 4. Valores estimados de heredabilidad, respuesta esperada a selección, absoluta Ri abs y en porcentaje Ri %.**

Variables	$h^2_i$	Ri abs	Ri %
Floración Masculina	0.92	1.90	1.92
Floración Femenina	1.00	2.29	2.24
Asincronía floral	0.36	0.74	21.33
Hojas Arriba de la mazorca	0.56	1.15	21.35
Hojas Debajo de la mazorca	0.60	1.23	12.50
Hojas Totales	0.85	1.76	11.55
Longitud de Hoja	0.02	0.05	0.05
Ancho basal de Hoja	0.12	0.24	2.09
Área Foliar	0.02	0.05	0.00
Altura de Mazorca	0.83	1.70	1.17
Altura Total	0.60	1.24	0.46
Rendimiento	0.03	0.07	0.02

$h^2_i$  = heredabilidad a nivel individual, Ri abs = respuesta a la selección del 5% de plantas superiores, expresada como valor absoluto en la unidad de medida utilizada en la toma de datos, Ri%=respuesta a la selección del 5% de plantas superiores, expresada en porcentaje de la media general de la variable.

de selección, esperaríamos una reducción de 11.5 días en la fecha de floración femenina y 76 g en el peso de la mazorca, que es numéricamente significativo.

### Discusión

Es común que la variación entre familias de poblaciones criollas sea significativa como lo fue en este estudio. Lo que no es común en experimentos de campo es que no se encuentren diferencias significativas entre bloques, que reflejan la variabilidad del terreno. Entonces el ambiente de evaluación tiene alto grado de uniformidad, que se explica por ser un terreno plano uniforme y con un muy alto contenido de materia orgánica, que antiguamente fue lago.

El alto valor de heredabilidad estimado para días a floración femenina y masculina refleja el alto grado de diversidad genética existente en la población evaluada (Ramanatha y Hodgkin, 2002), lo que significa una baja vulnerabilidad (Keneni *et al.*, 2012) frente al acortamiento de la estación de crecimiento, a lo que puede adaptarse incluso por selección natural, como se concluyó en un estudio con maíces criollos de la ribera del lago de Cuitzeo (Ramírez, 2013). Por otra parte, los bajos valores de heredabilidad para área foliar y rendimiento implican una baja respuesta a selección directa, lo cual se compensa por el hecho de que se espera una alta respuesta correlacionada por selección indirecta. Sin embargo, como a causa de una menor duración

de la estación de crecimiento la selección natural o artificial debe dirigirse hacia un menor número de días a floración, el cambio en rendimiento y área foliar será negativo. Se sabe que generalmente las plantas de ciclo de vida corto tienen menor rendimiento, altura de planta y área foliar, y se ha trabajado para aumentar la producción bajo esas condiciones, pero con adecuada disponibilidad de agua (Modarres *et al.*, 1997; Edwards *et al.*, 2005) y no bajo sequía, que es lo que se espera para México con el cambio climático, lo que contribuye a la vulnerabilidad de nuestro país ante ese fenómeno. Aunque se espera reducir al mismo tiempo la asincronía floral, esto pudiera no ocurrir, o al menos no en la proporción predicha, porque éste fenómeno se acentúa bajo condiciones adversas, principalmente la sequía (Bolaños y Edmeades, 1996; Fuad-Hassan *et al.*, 2008). Al respecto, cabe hacer una reflexión sobre el papel que juega la falta de sincronía, que se sabe que es común en los maíces criollos y que ha sido eliminada de los maíces mejorados. A pesar de su efecto adverso sobre el rendimiento, pudiera ser importante en el mantenimiento de la diversidad genética intrapoblacional, ya que permite que individuos con diferente fecha de floración femenina puedan cruzarse y disminuye el cruzamiento entre los que florecen simultáneamente. En una situación de total sincronía, la población queda fragmentada en subpoblaciones simpátricas reproductivamente aisladas, cada una de ellas más vulnerable a los cambios en la duración de la estación de crecimiento, que una sola población con alta variabilidad en la fecha de floración. Entonces la asincronía floral pudiera ser al menos parcialmente un mal necesario que ha contribuido a la sobrevivencia de los maíces criollos.

La proporción de varianza aditiva y no aditiva se ha estimado ampliamente en estudios de aptitud combinatoria, general (comportamiento medio de las cruza de un progenitor con un conjunto de otros progenitores) y específica (comportamiento de la cruza de un determinado par de progenitores); la primera estima la varianza aditiva y la segunda la no aditiva. Cuando la varianza aditiva es mayor que la no aditiva, la respuesta a selección es rápida. En caso contrario, como ocurrió en este estudio para rendimiento, área foliar, longitud y ancho de hoja, y asincronía floral, el cambio por selección será lento. Barrera *et al.* (2005) tuvieron resultados similares a los aquí mostrados, con un mayor valor de aptitud combinatoria general que de aptitud combinatoria específica para días a floración masculina y femenina, altura de planta y de mazorca, número de hojas por arriba y por debajo de la mazorca, pero reportando lo contrario para área foliar y rendimiento. También Cervantes-Ortiz *et al.* (2007) en líneas endogámicas de maíz obtuvieron mayor magnitud de aptitud combinatoria general para días a floración masculina y femenina, número de hojas debajo de la mazorca y

**Tabla 5. Valores de correlación de Pearson rxy, y correlación genética rGxy, de los días a floración femenina con el resto de las variables medidas.**

Variables	Flor M	Asi	Hoja A	Hoja D	Hoja T	Long H	Anch H	Área F	Alt Maz	Alt T	Rend
rxy	0.69	0.39	0.25	0.09	0.23	0.01	-0.03	-0.02	0.14	0.27	-0.05
rGxy	0.79	0.09	0.07	0.33	0.39	1.00	0.32	0.48	-0.22	0.03	1.0

Flor M = días al inicio de la liberación de polen, Flor F = días a la aparición de estigmas, Asi = asincronía floral, Hoja A = número de hojas por arriba de la mazorca principal, Hoja D = número de hojas por debajo de la mazorca principal, Hoja T = número total de hojas, Long H = longitud de la hoja de la mazorca principal, Anch H = Ancho basal de hoja de la mazorca principal, Área F = área foliar, Alt Maz = altura de la mazorca principal, Alt T = altura total de planta, Rend = rendimiento por planta.

**Tabla 6. Valores esperados de respuesta correlacionada en las variables estudiadas, al seleccionar por días a floración femenina.**

Variable	Media	Resp corr esp absoluta	Resp corr esperada (%)
Floración masculina	98.97	2.7	2.73
Floración femenina	102.09		
Asincronía floral	3.45	0.15	4.27
Hojas arriba	5.4	0.04	0.77
Hojas debajo	9.82	0.3	3.03
Hojas totales	15.22	0.49	3.24
Longitud de hoja	106	4.96	4.68
Ancho de hoja	11.36	0.39	3.41
Área foliar	1203.13	38.67	3.21
Altura de mazorca	145	-4.47	-3.08
Altura total	272	0.67	0.25
Rendimiento	297	15.28	5.14

número de hojas totales, pero inferior para altura total de planta. Por su parte, Dzib-Aguilar *et al.* (2011) con cruza entre maíces criollos y mejorados reportan valores muy superiores para aptitud combinatoria general respecto a la específica para rendimiento de grano, días a floración masculina y femenina, altura de planta y de mazorca. Palemón *et al.* (2012) trabajando también con cruza de maíz tropical estimaron valores más altos de aptitud combinatoria general que para la específica para días a floración masculina y femenina, y rendimiento de grano, pero no para altura de mazorca. Bolaños y Edmeades (1996) determinaron valores de heredabilidad en sentido amplio de 0.60 para asincronía floral, 0.70 para altura de mazorca, 0.82 para altura de planta y 0.59 para rendimiento; la principal diferencia con el presente estudio es que rendimiento y asincronía floral resultaron poco heredables. Soleri y Smith (2002) muestran resultados para heredabilidad también en sentido amplio de 0.65 tanto para días a floración masculina, como para longitud y ancho de hoja, y altura total de planta, 0.48 para asincronía floral, 0.74 para altura de mazorca y 0.47 para rendimiento. Aun cuando estos valores están sobreestimados por tratarse de heredabilidad en sentido amplio, los resultados son comparables para días a floración masculina, asincronía floral, altura total de planta y altura de mazorca. Por el contrario, para largo y ancho de hoja y rendimiento estos autores obtuvieron resultados muy superiores a los de este trabajo. Badu-Apraku *et al.* (2012) mostraron valores de heredabilidad en sentido amplio de 0.54 para días a floración masculina, 0.53 para días a floración femenina, 0.19 para asincronía floral, 0.14 para altura de mazorca, 0.13 para altura de planta y 0.59 para rendimiento, mientras que Muhamad y Muhamad (2002) reportan heredabilidad en sentido amplio de 0.76 y 0.78 para días a floración masculina y femenina y 0.60 para rendimiento por planta. La diferencia de sus resultados con la presente estimación fueron la baja heredabilidad de la altura de planta y mazorca, y la mayor heredabilidad para rendimiento. Resultados similares a los de este estudio tuvieron Fountain y Hallauer (1996), quienes reportan heredabilidades en sentido

estricto de 0.68 para días a floración masculina, 0.62 para altura de mazorca, 0.56 para altura de planta y 0.24 para rendimiento. Similarmente Smalley *et al.* (2004) estimando heredabilidad por el método de regresión progenie – progenitor, encontraron heredabilidad baja (0.07) para rendimiento y mayor (0.34 a 0.61) para altura de mazorca, altura de planta y número de ramas en la espiga. También Atif y Atif (2011) reportan un valor estimado negativo para heredabilidad en rendimiento en un primer año de evaluación, y de 0.22 en un segundo año. Cervantes-Ortiz *et al.* (2007) en líneas endogámicas de maíz estimaron heredabilidad de 0.53 para días a floración femenina y 0.60 para días a floración masculina, así como 0.33 para número total de hojas y 0.42 para número de hojas debajo de la mazorca. Una diferencia importante es que en ese estudio la altura total de planta fue poco heredable con un valor de 0.18, similar a la reportada por Badu-Apraku *et al.* (2012) para heredabilidad en sentido amplio. El área foliar puede modificarse en 0.05 cm<sup>2</sup> por cada ciclo de selección, mientras que Lambert (2010) encontró cambios de hasta 245 cm<sup>2</sup> en un total de ocho ciclos de selección. Para la asociación genética entre días a floración femenina y rendimiento, que en este caso fue de 1.0, Golam *et al.* (2011) trabajando con 22 poblaciones desarrolladas por el Centro Internacional de Mejoramiento del Maíz y el Trigo (Cimmyt), encontraron una asociación pequeña ( $r_G = 0.17$ ). Los mismos autores reportan un valor de  $r_G = 0.24$  entre días a floración femenina y altura de mazorca, mientras en el presente estudio fue de -0.22, valor cercano al de -0.28 que obtuvieron Malik *et al.* (2005), quienes al mismo tiempo reportan valores diferentes de asociación con días a floración femenina para altura total de planta (-0.14), número total de hojas (0.02), longitud de hoja (0.33), ancho de hoja (-0.30), área foliar (-0.01) y peso de mazorca (0.24). Por su parte Malvar *et al.* (1990) trabajando con dos poblaciones encontraron valores de correlación genética de días a floración femenina de 0.85 y 0.54 con altura de planta (0.03 en este estudio), 0.45 y 1.0 con altura de mazorca (-0.22 en este estudio), 0.14 y 0.82 con número total de hojas (0.39 en este estudio), y de 0.03 con rendimiento (1.0 en este estudio). La respuesta correlacionada traerá cambios significativos en el rendimiento y el área foliar, lo que era de esperarse porque la selección indirecta es más efectiva cuando el carácter que se somete a selección directa es bastante más heredable que el que es afectado por selección indirecta y la correlación genética entre ellos es alta (Hallauer y Miranda, 1981). Actualmente, los maíces sembrados en junio florecen a los 80 días, 20 menos que los sembrados en abril. Una reducción de 20 días llevará cerca de nueve ciclos de selección, uno por año, y el efecto en el rendimiento será una reducción de 46 %, y de 29 % del área foliar. Finalmente, se reconoce que la variabilidad genética es característica propia de cada población (Nyquist, 1991) y que los resultados son aplicables a la población evaluada en el ambiente de evaluación. Los resultados obtenidos son aplicables a la población “Tukuru” en la Ciénega de Zacapu.

Respecto a la reducción de 46 % del rendimiento, si este resultado fuera aplicable a todo México, dado que el pronóstico de cambio climático sigue el mismo patrón en todo el territorio (Sáenz-Romero *et al.*, 2012), esto significará una pérdida de 12 millones de toneladas de maíz respecto a las condiciones actuales en que se reporta una cosecha record de 25 millones de

toneladas en 2010 (<http://www.sagarpa.gob.mx/saladeprensa/boletines2/Paginas/2010B478.aspx> consultado en diciembre de 2014) sin tomar en cuenta que habrá también una reducción de la superficie apta para siembra y en la disponibilidad de agua para riego, ni el incremento de la demanda por el crecimiento demográfico. Lo anterior implicará una mayor dependencia de las importaciones, o la necesidad de extensos desmontes para ampliar la superficie cultivada en donde la precipitación aún pueda permitir la producción de cosechas, con el consecuente impacto ambiental.

## Conclusiones

Hubo diferencias significativas entre familias para todas las variables evaluadas, excepto longitud de hoja, área foliar y rendimiento.

Los caracteres menos heredables fueron longitud (0.02) y ancho basal de hoja (0.12), área foliar (0.02) y rendimiento (0.03). Asincronía floral fue medianamente heredable (0.36). El resto fueron altamente heredables (de 0.56 a 1.0).

Por cada ciclo de selección se puede lograr una buena respuesta para reducir el número de días a la floración femenina (2.24%), acompañada de una reducción significativa en área foliar (3.21%) y rendimiento (5.14%).

En nueve ciclos de selección se puede esperar reducir 20 días a floración femenina, suficiente para permitir el cambio de la siembra de abril a la de junio, pero al mismo tiempo se reducirá 29% el área foliar y 46% el rendimiento.

## Agradecimientos

A la Coordinación de la Investigación Científica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, por el financiamiento del presente trabajo.

## Referencias

**Arellano-Vázquez JL, Vargas JV, Rojas-Martínez I, Ávila-Perches MA.** 2011. H-70: híbrido de maíz de alto rendimiento para temporal y riego del Altiplano central de México. *Rev. Mex. Ciencias Agrícolas* 2(4): 619-626

**Atif EI, Atif IA.** 2011. Genetic Variability For Vegetative and Yield Traits in Maize (*Zea Mays* L.) *Int. Res. J. Agric. Sci. & Soil Sci.* 1(10): 408-411

**Badu-Apraku B, Akinwale RO, Facorede MAB, Oyekunle M, Franco J.** 2012. Relative changes in genetic variability and correlation in an early-maturing maize population during recurrent selection. *Theor. appl. genet.* 125: 1289-1301

**Barrera GE, Muñoz OA, Márquez SF, Martínez GA.** 2005. Aptitud combinatoria en razas de maíz mejoradas por retrocruza limitada. *I: Caracteres agronómicos. Rev. Fitotecnia Mexicana* 28(3): 231-242

**Bolaños J, Edmeades GO.** 1996. The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. *Field Crops Res.* 48(1): 65-80

**Castañón NG, Latournerie ML.** 2004. Comportamiento de familias  $S_1$  de maíz en distintos pH del suelo. *Bragantia Campinas* 63: 63-72

**Cervantes-Ortiz F, García de los Santos G, Carballo-Carballo A, Bergvinson D, Crossa JL, Mendoza-Elos M, Moreno-Martínez E.** 2007. Herencia del vigor de plántula y su relación con caracteres

de planta adulta en líneas endogámicas de maíz tropical. *Agrociencia* 41: 425-433

**Chapman SC, Edmeades GO.** 1999. Selection Improves Drought Tolerance in Tropical Maize Populations. *II. Direct and Correlated Responses among Secondary Traits Crop Sci.* 39(5): 1315-1324

**Cruz M.** 2010. Comparación del ciclo agrícola actual con el de hace unos diez años en San Juan Jalpa municipio San Felipe del Progreso, Estado de México: evidencia de adaptación al cambio climático. *Ra Ximhai* 7(1): 95-106

**Dzib-Aguilar LA, Segura-Correa JC, Ortega-Paczka R, Latournerie-Moreno L.** 2011. Cruzas dialélicas entre poblaciones nativas de maíz de Yucatán y poblaciones mejoradas. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 14(1): 119-127

**Edwards J.** 2011. Changes in plant morphology in response to recurrent selection in the Iowa Stiff Stalk Synthetic maize population. *Crop Sci.* 51: 2352-2361

**Edwards JT, Purcell LC, Vories ED.** 2005. Light Interception and Yield Potential of Short-Season Maize (*Zea mays* L.) *Hybrids in the Midsouth. Agron. Jour.* 97:225-234

**Escobar DA.** 1996. *Regiones agrícolas de Michoacán.* Universidad Autónoma Chapingo. Departamento de Publicaciones. Centro Regional Universitario Centro Occidente. Chapingo, México. 22 pp.

**Falconer DS, Mackay TF.** 1996. *Introduction to quantitative genetics.* 4a ed. England: Longman, 1996. 464 pp.

**Fehr WR.** 1987. *Principles of cultivar development. Vol. I Theory and Technics.* Iowa State University Press. Ames, Io. 520 pp.

**Fountain MO, Hallauer AR.** 1996. Genetic variation within maize breeding populations. *Crop Sci.* 36 : 26-32

**Fuad-Hassan A, Tardieu F, Turc O.** 2008. Drought-induced changes in anthesis-silking interval are related to silk expansion: a spatio-temporal growth analysis in maize plants subjected to soil water deficit. *Plant, Cell & Environment* 31(9): 1349-1360

**Golam F, N Farhana, M Firdaus Z, Abdul NM, Rahman MM, Motior MR, Abdul MK.** 2011. Grain yield and associated traits of maize (*Zea mays* L.) genotypes in Malaysian tropical environment. *African J. Agric. Res.* 6(28): 6147-6154

**Hallauer AR, Miranda JB.** 1981. *Quantitative genetics in maize breeding.* Iowa State University Press. Ames, Io. USA. 468 pp.

**Harrison L, Michaelsen J, Funk C, Husak G.** 2011. Effects of temperature changes on maize production in Mozambique. *Clim. Res.* 46: 211-222

**Hill J, Ortiz R, Wagoire WW, Stølen O.** 1999. Effectiveness of indirect selection for wheat yield in a stress environment. *Theor. appl. Genet.* 98: 305-309

**Keneni G, Bekele E, Imtiaz M, Dagne K.** 2012. Genetic Vulnerability of Modern Crop Cultivars: Causes, Mechanism and Remedies. *International Jour. Plant Res.* 2(3): 69-79

**Lambert RJ.** 2010. Divergent selection for leaf area in maize. *Maydica* 55: 155-161

**Malik Haq Nawaz, Saad Imran Malik, Mozamil Hussain, Sajjad Ur Rehman Chughtai, Habib Iqbal Javed.** 2005. Genetic Correlation among Various Quantitative Characters in Maize (*Zea mays* L.) *Hybrids. Jour. Agric. & Social Sci.* 1(3): 262-265

- Malvar RA, Revilla P, Ordas A.** 1990. Additive correlations between days to flowering and agronomic traits in two landraces of maize. *An. Aula Dei* 20: 59-64
- Márquez SF.** 1992. Backcross theory for maize II. *Additive genetic variance and response to selection. Maydica* 37: 225-229
- Márquez SF, Sahagún CJ.** 1994. Estimation of genetic variances with maternal half-sib families. *Maydica* 39: 197-201
- Márquez SF.** 1995. *Métodos de Mejoramiento Genético del Maíz.* Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx. 77 pp.
- Márquez SF, Sahagún CL, Carrera VJA, Barrera GE.** 2000. *Retrocruza Limitada para el Mejoramiento Genético de Maíces Criollos.* Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx. 33 pp.
- Mati BM.** (2000). The influence of climate change on maize production in the semi-humid–semi-arid areas of Kenya. *J. of Arid Env.* 46(4): 333-344
- Modarres AM, Hamilton RI, Dwyer LM, Stewart DW, Dijak M, Smith DL.** 1997. Leafy reduced-stature maize for short-season environments: Yield and yield components of inbred lines. *Euphytica* 97(2): 129-138
- Molina GJD.** 1983. *Selección masal visual estratificada en maíz.* Publicación Especial. Centro de Genética, Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 36 pp.
- Monterroso AI, Conde AC, Rosales DG, Gómez JD, Gay GC.** 2011. Assessing current and potential rainfed maize suitability under climate change scenarios in México. *Atmósfera* 24(1): 53-67
- Muhamad Y, Muhamad S.** 2002. Estimates of heritability for some quantitative characters in maize. *Int. Jour. Agric. & Biology* 4(1): 103-104
- Nyquist WE.** 1991. Estimation of heritability and prediction of selection response in plant populations. *Critical Rev. Plant Sci.* 10(3): 235-322
- Palemón AF, Gómez MNO, Castillo GF, Ramírez VP, Molina GJD, Miranda CS.** 2012. Potencial productivo de cruza intervarietales de maíz en la región semicálida de Guerrero. *Rev. Mex. de Ciencias Agrícolas.* 3(1): 157-171
- Peña LA, Molina GJD, Márquez SF, Sahagún CJ, Ortiz CJ, Cervantes ST.** 2002. Respuestas estimadas y observadas de tres métodos de selección en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) *Rev. Fitotecnia Mexicana* 25: 171-178
- Ramanatha RV, Hodgkin T.** 2002. Genetic diversity and conservation and utilization of plant genetic resources. *Plant Cell Tissue and Organ Culture* 68(1): 1-19
- Ramírez CA.** 2013. Selección de maíces criollos de ciclo corto como estrategia frente al cambio climático en Michoacán. *Avances en Investigación Agropecuaria* 17(2): 1-7
- Ross AJ, Hallauer AR, Lee M.** 2006. Genetic analysis of traits correlated with maize ear length. *Maydica* 51: 301-313
- Ruiz CA, Ramírez JL, Flores FJ, Sánchez JJ.** 2000a. Cambio climático y su impacto sobre la estación de crecimiento de maíz en Jalisco, México. *Rev. Fitotecnia Mexicana* 23(2): 169-181
- Ruiz CA, Ramírez JL, Flores FJ, Sánchez JJ.** 2000b. Cambio climático y efectos sobre las áreas potenciales para maíz en Jalisco, México. *Rev. Fitotecnia Mexicana* 23(2): 183-194
- Sáenz-Romero C, Rehfeldt GE, Crookston NL, Duval P, Beaulieu J.** 2012. Spline models of contemporary, 2030, 2060, and 2090 climates for Michoacán state México, impacts on the vegetation. *Rev. Fitotecnia Mexicana* 35(4): 333-345
- SAS Institute.** 2003. *SAS version 9.1.3 for Windows.* SAS Institute, Inc. Cary, NC.
- Smalley MD, Daub JL, Hallauer AR.** 2004. Estimation of heritability in maize by parent – offspring regression. *Maydica* 49(3): 221-229
- Soleri D, Smith SE.** 2002. Rapid estimation of broad sense heritability of farmer-managed maize population in the central valley of Oaxaca, México, and implications for improvement. *Euphytica* 128: 105-119.
- Turrent FA.** 1994. *Plan de investigación del Sistema maíz-tortilla en la región Centro.* CIRCE, INIFAP, SARH. Publicación Especial No. 12. Chapingo, México. 55 p.
- White TL, Hodge GR.** 1989. *Predicting Breeding Values with Applications in Forest Tree Improvement.* Kluwer Academic Publishers. The Netherlands. 368 pp.
- Zitácuaro CA, Méndez PJM, Magaña RV.** 2011. *Diagnóstico de las Tendencias actuales de fenómenos meteorológicos extremos y proyección de su actividad al clima futuro cercano 2030 y clima futuro lejano 2080.* Considerando los efectos del cambio climático global y otros efectos locales. SEMARNAT, INE, CCTA. Informe Final. Disponible en [http://www.ine.gob.mx/descargas/cclimatico/2011\\_creaas\\_inf\\_final.pdf](http://www.ine.gob.mx/descargas/cclimatico/2011_creaas_inf_final.pdf) (Consultado el 31 de marzo de 2013).
- Zobel B, Talbert J.** 1992. *Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales.* Limusa. México, D. F. 545 p.