

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO
SUBDIRECCIÓN DE POSTGRADO



EFFECTOS GENÉTICOS Y AMBIENTALES EN LA EXPRESIÓN DE
LA PROLIFICIDAD EN MAÍZ

Tesis

Que presenta MIGUEL ÁNGEL TAFOLLA RODRÍGUEZ
como requisito parcial para obtener el Grado de
MAESTRO EN CIENCIAS EN FITOMEJORAMIENTO

Saltillo, Coahuila

Diciembre 2020

EFFECTOS GENÉTICOS Y AMBIENTALES EN LA EXPRESIÓN DE LA PROLIFICIDAD EN MAÍZ

Tesis

Elaborada por MIGUEL ÁNGEL TAFOLLA RODRÍGUEZ como requisito
parcial para obtener el grado de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN
FITOMEJORAMIENTO con la supervisión y aprobación del
Comité de Asesoría



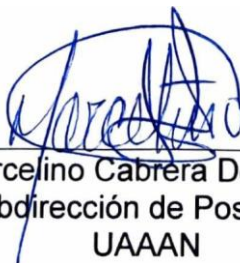
Dr. Froylán Rincón Sánchez
Asesor Principal



Dra. Norma Angélica Ruiz Torres
Asesor



Dr. Francisco Javier Sánchez Ramírez
Asesor



Dr. Marcelino Cabrera De la Fuente
Subdirección de Postgrado
UAAAN

Saltillo, Coahuila

Diciembre 2020

AGRADECIMIENTOS

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología** (CONACYT), por el apoyo económico brindado durante mis estudios de postgrado.

A mi comité de asesoría formado por: **Dr. Froylán Rincón Sánchez, Dra. Norma Angélica Ruiz torres, Dr. Francisco Javier Sánchez Ramírez**; por el apoyo brindado durante mi etapa en el postgrado, y la oportunidad de participar en sus proyectos de investigación, además de sus conocimientos brindados.

A todos mis **compañeros de maestría** por su amistad, porque de alguna manera contribuyeron a la presente investigación.

DEDICATORIA

En especial a **mis padres y toda mi familia**, por confiar en mí, y ser parte de todos los proyectos que se han presentado y siempre tener su apoyo.

A **mi esposa**, por ser parte de mis logros, por ser mi apoyo y por siempre confiar en mi

Índice General

	Pag.
Lista de cuadros	vii
Lista de figuras	viii
Resumen	ix
Abstract	xii
INTRODUCCIÓN	xiv
Objetivos	2
Hipótesis	2
REVISIÓN DE LITERATURA	3
Importancia del maíz en México	3
Prolificidad	3
Efectos genéticos	4
Interacción genotipo por ambiente	5
Caracteres correlacionados	6
MATERIALES Y MÉTODOS	8
Material genético	8
Ubicación del sitio experimental	9
Diseño experimental	9
Manejo agronómico	10
Variables evaluadas	10
Análisis de la información	12
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	16
Análisis de varianza	16
Análisis de correlaciones fenotípicas	19
Interacción genotipo x ambiente	24
Efectos genéticos	28
CONCLUSIONES	31
REFERENCIAS	32
ANEXO	36

Lista de Cuadros

Cuadro 1. Líneas endogámicas como base del estudio.	8
Cuadro 2. Generaciones filiales resultantes de combinaciones de líneas prolíficas y no prolíficas.	8
Cuadro 3. Descripción meteorológica de las localidades de evaluación.....	9
Cuadro 4. Coeficientes utilizados para estimar los parámetros genéticos....	14
Cuadro 5. Análisis de varianza para la asincronía floral, prolificidad y rendimiento de grano en las evaluaciones de las generaciones filiales de maíz, evaluación 2018.	17
Cuadro 6. Medias de caracteres agronómicos en estudio los ambientes de evaluación en primavera-verano, 2018.....	18
Cuadro 7. Coeficientes de correlación fenotípica entre caracteres agronómicos pertenecientes a las generaciones filiales, evaluadas en primavera- verano 2018.	20
Cuadro 9. Estimación de efectos genéticos en las cruzas entre líneas prolíficas y no prolíficas para, rendimiento de grano, prolificidad y asincronía de floración.	28
Cuadro 8. Medias de caracteres agronómicos de los 36 genotipos evaluados en primavera- verano 2018.....	36

Lista de figuras

- Figura 1.** Dispersión gráfica de la interacción genotipo por ambiente de los genotipos evaluados en cuatro ambientes: El Mezquite, Galeana, N.L. (MEZ1 y MEZ2) y General Cepeda, Coah (GC1 y GC2) para prolificidad.25
- Figura 2.** Dispersión gráfica de la interacción genotipo por ambiente en rendimiento de grano de los genotipos evaluados en 2018 en cuatro ambientes: El Mezquite, Galeana, N.L. (MEZ1 y MEZ2) y General Cepeda, Coah (GC1 y GC2).27

Resumen

EFFECTOS GENÉTICOS Y AMBIENTALES EN LA EXPRESIÓN DE
LA PROLIFICIDAD EN MAÍZ

POR

MIGUEL ÁNGEL TAFOLLA RODRÍGUEZ

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN FITOMEJORAMIENTO

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

DR. FROYLÁN RINCÓN SÁNCHEZ -ASESOR-

Saltillo, Coahuila

Diciembre 2020

El maíz (*Zea mays L.*) es el principal cereal de la dieta de los mexicanos; actualmente, en México, la mayor superficie sembrada es de temporal, la cual está siendo afectada por condiciones agroclimáticas que perjudican al cultivo y debido a esto, la producción de este cereal está declinando cada ciclo agrícola. Los objetivos de la presente investigación fueron estimar los efectos genéticos de la prolificidad a partir de cruzas entre líneas endogámicas y sus generaciones filiales, y analizar la interacción genotipo por ambiente en la expresión de esta característica en maíz. El material genético consistió en cuatro líneas: dos derivadas de la variedad de polinización libre JAGUAN (L2 y L3) identificadas como prolíficas, y dos no prolíficas (L4 y L5) obtenidas de la variedad VAN210. Se realizaron cruzas directas y recíprocas entre una línea prolífica con otra no prolífica: L2xL4, L2xL5, L3xL4, L3xL5. Además de la progenie F₁, se realizaron cruzas hacia cada uno de los progenitores para obtener retrocruzas (RCP₁ y RCP₂), respectivamente. Mediante autofecundaciones en la F₁, se obtuvieron las poblaciones segregantes F₂ en cada craza. La evaluación agronómica se realizó en el ciclo Primavera-Verano del 2018, en dos localidades contrastantes: El Mezquite, Galeana, N. L. (1980 msnm.) y General Cepeda, Coah. (1476 msnm.). Se realizaron dos fechas de siembra en cada localidad, dando origen a cuatro ambientes (localidades x fechas de siembra). En este estudio se considera el análisis de la prolificidad (PRO), la asincronía de floración (ASI), y el rendimiento de grano (REND). Se realizó un análisis de correlación entre los caracteres estudiados, y se analizó la interacción genotipo x ambiente. Por cada craza y sus generaciones filiales, se estimaron los efectos genéticos aditivos, dominancia y dobles interacciones de efectos epistáticos, aditivo x aditivo, aditivo x dominancia y dominancia x dominancia. Con base en el análisis de varianza se encontraron diferencias significativas ($p \leq 0.01$) entre los ambientes, genotipos y la IGA para prolificidad y rendimiento de grano. Las diferencias entre ambientes se asociaron a las condiciones agroclimáticas de las localidades contrastantes y a las fechas de siembra. Las diferencias entre los genotipos se atribuyeron al efecto de la segregación en las generaciones filiales a partir de las cruzas

entre líneas prolíficas con no prolíficas. La respuesta diferenciada de genotipos en los ambientes de evaluación explica la significancia ($p \leq 0.01$) de la interacción genotipo por ambiente en la prolificidad y rendimiento de grano. Con base en proporción de la variación total, los genotipos aportaron valores de 38.1, 62.5 y 41.3 %, para la asincronía de floración (ASI), prolificidad (PRO) y rendimiento de grano (REND), respectivamente. Estas proporciones indican la aportación genética en relación con la variación fenotípica de los caracteres, lo que determina la contribución relativa para incrementar las frecuencias génicas por selección. La prolificidad interactúa con el ambiente en proporciones similares al rendimiento de grano, en tanto que, la contribución genética de la prolificidad es superior al rendimiento de grano con valores de 0.63 vs 0.41, lo que puede obtener mayor respuesta a la selección. La expresión de la prolificidad y la asincronía de floración estuvo definida por efectos genéticos aditivos, en tanto que el rendimiento de grano, por efectos de dominancia. En las cruzas estudiadas, cuando la línea prolífica es utilizada como progenitor masculino (cruza recíproca), se presentan efectos epistáticos aditivo x dominancia en el rendimiento de grano, prolificidad y asincronía de floración.

Palabras Clave: *Zea mays* L., generaciones filiales, interacción genotipo ambiente.

Abstract

GENETIC AND ENVIRONMENTAL EFFECTS ON THE EXPRESSION OF
PROLIFICITY IN CORN

BY

MIGUEL ÁNGEL TAFOLLA RODRÍGUEZ
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN FITOMEJORAMIENTO

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO
DR. FROYLÁN RINCÓN SÁNCHEZ - ADVISOR -

Saltillo, Coahuila

Diciembre 2020

Maize (*Zea mays* L.) is the main cereal in the diet of Mexicans; currently, in Mexico, the largest area planted under rain fed conditions, which is being affected by agroclimatic conditions that harm the crop and because of this, the production of this cereal is declining every agricultural cycle. The objectives of this research were to estimate the genetic effects of prolificacy from crosses between inbred lines and their filial generations, and to analyze the genotype-by-environment interaction in the expression of this characteristic in maize. The genetic material consisted of four lines: two derived from an open pollination variety JAGUAN (L2 and L3) identified as prolific, and two non-prolific (L4 and L5) obtained from the VAN210 variety. Direct and reciprocal crosses were made between a prolific line with a non-prolific line: L2xL4, L2xL5, L3xL4, L3xL5. In addition to the F₁ progeny, crosses were made to each parent to obtain backcrosses (RCP1 and RCP2), respectively. By self-pollination in F₁, the segregating populations F₂ were obtained at each crossing. The agronomic evaluation was carried out in the Spring-Summer 2018 cycle, in two contrasting locations: El Mezquite, Galeana, N. L. (1980 masl) and General Cepeda, Coah. (1476 masl). Two planting dates were made in each locality, giving rise to four environments (localities x planting dates). This study considers the analysis of prolificacy (PRO), flowering asynchrony (ASI), and grain yield (REND). A correlation analysis was performed between the characters studied, and the genotype by environment interaction was analyzed. For each cross and its filial generations, the additive and dominance genetic effects, and double interactions of epistatic effects, additive x additive, additive x dominance and dominance x dominance were estimated. Based on the analysis of variance, significant differences ($p \leq 0.01$) were found between environments, genotypes, and the genotype by environment interaction for prolificacy and grain yield. Differences between environments were associated with the agroclimatic conditions of the contrasting localities and planting dates. Differences among genotypes were attributed to the effect of segregation on filial generations from crosses between prolific and non-prolific lines. The differentiated genotype response in the evaluation environments explains the

significance ($p \leq 0.01$) of genotype-by-environment interaction in prolificacy and grain yield. Based on the proportion of the total variation, the genotypes provided values of 38.1, 62.5 and 41.3 %, for flowering asynchrony (ASI), prolificacy (PRO) and grain yield (REND), respectively. These proportions indicate the genetic contribution in relation to phenotypic variation of traits, which determines the relative contribution to increasing gene frequencies per selection. Prolificacy interacts with the environment in proportions similar to grain yield, where mean that, the genetic contribution of prolificacy is superior to grain yield with values of 0.63 vs 0.41, which can make greater response to selection. The expression of prolificacy and flowering asynchrony was defined by additive genetic effects, whereas, grain yield, by dominant effects. In the crosses studied, when the prolific line is used as a male progenitor (reciprocal cross), there are additive x dominance epistatic effects on grain yield, prolificacy and flowering asynchrony.

Keywords: *Zea mays* L., filial generation means, genotype by environment interaction.

INTRODUCCIÓN

A nivel mundial, el maíz (*Zea mays* L.) es el tercer cereal por su importancia como alimento humano, animal y diversos usos en la industria; en México, representa el primer lugar y es indispensable para el consumo humano (Arslan, 2011). En México, en 2019, la superficie sembrada con este cultivo fue de 7.1 millones de ha; en el estado de Coahuila, la superficie sembrada fue de 19.2 mil ha, de las cuales, el 79.7 % se realizó bajo condiciones de temporal o seco, con un rendimiento promedio de 0.57 t ha^{-1} (SADER-SIAP, 2019).

Ureta *et al.* (2012) mencionan que la gran mayoría de las razas y variedades de maíz que existen en México se han adaptado a las diferentes condiciones climáticas; sin embargo, las proyecciones climáticas obligan a estudiar el posible comportamiento de este cultivo bajo las nuevas condiciones, ya que en gran medida la agricultura depende de las variaciones de temperatura y precipitación (IPCC, 2007).

Debido a las condiciones adversas para la agricultura bajo el escenario del cambio climático en México, Ruiz *et al.* (2011) predijeron la reducción de la superficie cultivable en zonas de condiciones agroclimáticas óptimas para la producción de maíz (trópico, subtropical y transicional) y un incremento en la superficie cultivable en valles altos y valles muy altos.

En general, los factores que limitan la producción de maíz son las fluctuaciones drásticas en la temperatura, y precipitaciones escasas, por lo cual los genotipos a cultivarse deben tener características favorables que toleren las presiones climáticas (Beck, 2001).

Las condiciones agroclimáticas y el tipo de agricultura del sureste de Coahuila, requiere de la generación de materiales con adaptación y plasticidad, que contribuyan a limitar los efectos del cambio climático en la agricultura, e incrementar la productividad de este cereal. El número de mazorcas por planta es un componente de rendimiento importante en maíz (Fisher y Palmer, 1983), y por lo tanto, el conocimiento de la herencia y la interacción con el ambiente

determinan las estrategias de selección en el mejoramiento genético; además, es una característica de relevancia en los sistemas de agricultura de temporal o seco.

La escasa precipitación y la presencia de heladas tempranas son algunas de las condiciones de agricultura de temporal que se presentan en el sureste de Coahuila, lo cual repercute en la productividad del maíz. Debido a las condiciones de agricultura de temporal, la población dedicada a este tipo de sistema es menos, por lo tanto, la producción de grano declina año con año. El desarrollo del presente trabajo de investigación va dirigido al sector de agricultura de temporal, con el cual se estudiará el comportamiento de la prolificidad y caracteres asociados que faciliten de alguna manera el incremento del rendimiento de maíz para grano en el sureste de Coahuila.

Objetivos

- Estimar los efectos genéticos de la prolificidad a partir de cruces entre líneas endogámicas y sus generaciones filiales en maíz.
- Analizar la interacción genotipo por ambiente en la expresión de la prolificidad en maíz.

Hipótesis

El conocimiento de los efectos genéticos y ambientales en la expresión de la prolificidad serán útiles en programas de mejoramiento para la generación de germoplasma que responda a las condiciones adversas de la agricultura de temporal presentes en el sureste de Coahuila.

REVISIÓN DE LITERATURA

Importancia del maíz en México

México es reconocido como el centro de origen del maíz, dada la amplia diversidad de la especie (Kato *et al.*, 2009), la cual ha sido representada por poblaciones nativas agrupadas en razas. Estas poblaciones son el resultado de la selección realizada por los productores bajo muy diferentes condiciones climáticas, edáficas, plagas, enfermedades y usos. Wellhausen *et al.* (1951), describen la diversidad del maíz a través de caracteres morfológicos, genéticos, citológicos, fisiológicos y agronómicos, y definieron las primeras 25 razas de maíz en México.

Desde el punto de vista alimentario, político, económico y social, el maíz es el cultivo más importante en México. Este grano se produce en dos ciclos productivos: primavera - verano y otoño - invierno, bajo diversas condiciones agroclimáticas; de la producción nacional, más de la mitad proviene del sistema de secano, del cual, la seguridad alimenticia de las comunidades rurales es sumamente dependiente (Turrent *et al.*, 2012).

En México, el maíz (*Zea mays* L.) está muy ligado a la alimentación, siendo el cereal más importante e indispensable para el consumo humano (Artsan, 2011). En 2019, la superficie sembrada fue de 7.1 millones de ha, con un rendimiento promedio de 4.01 t ha⁻¹. En el estado de Coahuila, la superficie sembrada fue de 19.2 mil ha, de las cuales, el 79.7 % fueron de temporal con una media de rendimiento de 0.57 t ha⁻¹ (SADER-SIAP, 2019).

Prolificidad

En maíz, una planta prolífica es aquella que desarrolla más de una mazorca en el tallo principal (Hallauer, 1974), carácter deseable para mejorar el rendimiento del cultivo. Debido a su correlación positiva con la producción de granos, en la agricultura de temporal se ha incrementado el interés sobre la selección de este tipo de germoplasma. La selección para el carácter prolífico mejora el rendimiento, y por lo tanto la productividad, esta ganancia se

atribuye a la alta heredabilidad de la prolificidad, comparado con la del rendimiento *per se* (Paterniani, 1978). De León y Coors (2002), reportan que la heredabilidad de la prolificidad varía entre un 30 y 50 %.

El germoplasma prolífico tiene relativamente menos rendimiento en siembras de alta densidad, encontrándose mayor respuesta a bajas densidades. Sin embargo, Maita y Coors (1996) reportan que los genotipos prolíficos establecidos en densidades relativamente altas han permitido incrementar el rendimiento de grano por unidad de área.

El número de mazorcas por planta o índice de prolificidad es un componente de rendimiento muy importante en maíz, con una respuesta correlacionada (Coors y Mardones, 1989). Además, indirectamente ayuda a identificar la tolerancia a sequía y la respuesta a bajos niveles de Nitrógeno (Banzinger *et al.*, 2000).

Otahola y Imery (1995), establecieron un ensayo para estudiar la respuesta a la selección de cinco niveles de prolificidad y su interacción con tres densidades de población (60, 48 y 37 mil plantas ha⁻¹). Estos autores demostraron que el índice de prolificidad es afectado por la interacción entre los genotipos y la densidad de población, y obtuvieron un avance genético de 0.108 mazorcas por planta que representó 10.63% por encima de la población básica (FP-UDO 02), y un incremento de 6.02% y 3.0% para el rendimiento de grano. Al utilizar la prolificidad como carácter principal de selección, se han obtenido respuestas correlacionadas en el rendimiento entre 2 y 2.8 % por ciclo según Coors y Mardones (1989) y de 2.8 a 3.1 % por ciclo de acuerdo con (Biasutti, *et al.*, 2000).

Efectos genéticos

El conocimiento de la magnitud de los parámetros genéticos de la población base de selección, permite diseñar la mejor estrategia de mejoramiento genético (Rovaris *et al.*, 2011). La estimación de parámetros genéticos en poblaciones segregantes de maíz proporciona información sobre la variación genética existente en la población y sustenta el avance del proceso de

selección. La proporción de la varianza genética que es heredable se descompone en una porción aditiva asociada al efecto promedio de los efectos de los genes, una porción de dominancia, debida a la interacción alélica intralocus y a la epistásis (Hallauer, 1981).

En el mejoramiento de plantas, la estimación de los efectos genéticos de los caracteres es determinante para definir los procedimientos de selección que se emplearan para tener mayor ganancia. Hayman (1958) describió un modelo para estimar los efectos genéticos aditivos, de dominancia y efectos epispásticos como aditivo x aditivo, aditivo x dominancia y dominancia x dominancia.

En los análisis propuestos por Hayman (1958), se incluyen varios tipos de generaciones (progenitores, F_1 , F_2 y las retrocruzas hacia ambos progenitores) para el estudio de efectos genéticos. Las generaciones filiales son poblaciones que se han obtenido mediante una forma de reproducción: autofecundación, cruzamientos o combinaciones de estos, a partir de progenitores homocigóticos y de generaciones ya existentes para producir otras (Márquez, 1988); estas se utilizan para estudios de segregación de plantas individuales para cada familia o generación, además de permitir la estimación de los efectos genéticos que controlan los caracteres.

Una de las formas para analizar la influencia de uno o pocos genes en la manifestación de un carácter es el estudio de generacionales filiales, que permiten estimar la magnitud de la acción de un gen y la conformación del sistema genético que gobierna la expresión de este carácter (Rowe y Alexander, 1980).

Interacción genotipo por ambiente

La interacción genotipo por ambiente, según Márquez (1988), es el comportamiento relativo diferencial que exhiben los genotipos cuando son evaluados en diferentes ambientes. Magari y Kang (1993), la definen como la inconsistencia del comportamiento entre genotipos desde un ambiente a otro;

cuando ésta se expresa en gran proporción reduce el avance genético durante el proceso de selección.

La interacción genotipo por ambiente ocurre cuando hay respuestas diferentes de los genotipos en relación con la variación del ambiente e indica que la selección de los genotipos que interaccionan con el ambiente es el principal objetivo del mejorador (Gordón *et al.*, 2006).

La interacción genotipo ambiente (IGA) está presente en todos los genotipos; un genotipo puede ser considerado estable (i) si entre ambientes, su varianza es pequeña, (ii) si su respuesta a ambientes es paralela a la media de respuesta de todos los genotipos en la prueba, o (iii) si las desviaciones de regresión del genotipo son pequeñas (Lin y Binns, 1988).

Las pruebas de evaluación multiambientales son importantes para un programa de mejoramiento. Según Crossa *et al.* (2006), las evaluaciones en diferentes condiciones ambientales permiten definir la adaptabilidad de los genotipos, la interacción genotipo por ambiente y complementan el proceso de selección.

Los cambios que ocurren en el ordenamiento de un genotipo al cambiar de un ambiente a otro, indican presencia de interacción genotipo por ambiente (IGA). Como resultado de estos cambios un genotipo es capaz de producir diferentes fenotipos y reducir la relación entre genotipo y el fenotipo; para la determinación de la IGA, los genotipos deben ser evaluados en diferentes localidades y en diferentes ciclos (Márquez, 1991). La interacción genotipo por ambiente reduce la asociación entre los valores genotípicos y fenotípicos y obliga a los fitomejoradores a considerar la estabilidad o adaptabilidad de los materiales.

Caracteres correlacionados

Según Falconer y Mackay (1996), los caracteres correlacionados son de interés por tres motivos: 1) en relación con las causas genéticas de la correlación a través de la acción pleiotrópica de los genes; 2) en relación con los cambios inducidos por la selección, es importante saber en qué medida la

mejora de un carácter provoca cambios simultáneos en otros caracteres; 3) en relación con la selección natural: la relación entre un carácter métrico y la eficacia es el primer responsable de las propiedades genéticas de ese carácter en una población natural.

La causa genética de la correlación es la pleiotropia, además, el ligamiento también causa correlaciones transitorias de caracteres, principalmente en poblaciones derivadas de cruces entre líneas divergentes (Falconer y Mackay, 1996).

Según Mosqueda y Molina (1973), cuando el carácter de interés que se pretende mejorar presenta problemas para el mejoramiento, es conveniente recurrir al uso de caracteres correlacionados para efectuar la selección indirecta del carácter de interés, principalmente cuando se trata de caracteres considerados como componentes del rendimiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material genético

En el trabajo de investigación se desarrolló a partir de cuatro líneas endogámicas (Cuadro 1), dos derivadas de la variedad de polinización libre JAGUAN, Línea 2 (L2) y Línea 3 (L3), identificadas como prolíficas, y dos líneas derivadas de la variedad VAN210, la Línea 4 (L4) y línea 5 (L5) consideradas como no prolíficas.

Cuadro 1. Líneas endogámicas utilizadas como base del estudio.

ID	Genealogía	Origen	V. O.
L2	JAGSPM2-56-1	MEZ2017	JAGUAN
L3	JAGSPM2-56-2	MEZ2017	JAGUAN
L4	VAN210-5-2#-5#	MEZ2017	VAN210
L5	VAN210-5-2#-6#	MEZ2017	VAN210

ID= Identificación; V.O. = Variedad de origen.

En el ciclo Primavera-Verano 2017, se realizaron cruzamientos F_1 directos y recíprocos a partir del juego de cruza L2xL4, L2xL5, L3xL4, L3xL5; también se realizaron las retrocruzas hacia cada uno de los progenitores (RCP_1 y RCP_2); a través de autofecundaciones en la F_1 , se obtuvieron las poblaciones segregantes F_2 en cada cruza (Cuadro 2).

Cuadro 2. Generaciones filiales resultantes de combinaciones de líneas prolíficas y no prolíficas.

PROG	CSD	CSR	F_2D	F_2R	RCP_1D	RCP_2D	RCP_1R	RCP_2R
L2, L4	2 x 4	4 x 2	2x4 F_2	4x2 F_2	(2x4)x2	(2x4)x4	(4x2)x2	(4x2)x4
L2, L5	2 x 5	5 x 2	2x5 F_2	5x2 F_2	(2x5)x2	(2x5)x5	(5x2)x2	(5x2)x5
L3, L4	3 x 4	4 x 3	3x4 F_2	4x3 F_2	(3x4)x3	(3x4)x4	(4x3)x3	(4x3)x4
L3, L5	3 x 5	5 x 3	3x5 F_2	5x3 F_2	(3x5)x3	(3x5)x5	(5x3)x3	(5x3)x5

PROG= Progenitores; CSD, CSR = Cruza simple directa y reciproca; F_2D , F_2R = F_2 directa y reciproca; RCP_1D , RCP_2D = Retrocruzas uno y dos directa; RCP_1R , RCP_2R = Retrocruzas uno y dos recíproca.

Ubicación del sitio experimental

La evaluación agronómica del material experimental fue establecida en el ciclo Primavera-Verano, 2018, en dos localidades representativas y contrastantes de las condiciones ambientales del sureste de Coahuila (Cuadro 3).

Cuadro 3. Descripción meteorológica de las localidades de evaluación.

	General Cepeda, Coahuila.	El Mezquite, Galeana, N.L.
Coordenadas geográficas		
Latitud Norte	25°22'59"	25° 05' 19.7"
Longitud Oeste	101°28'32"	100° 42' 17.5"
Altitud (msnm)	1476	1980
Descripción climática		
Temperatura Media Anual (°C)	19.5	15.42
Precipitación (mm)	367.7	338.8

Diseño experimental

En cada localidad, con excepción de las líneas, el diseño establecido fue un diseño de bloques incompletos con arreglo alfa látice (0,1) con tres repeticiones por localidad; las dos primeras se representaron con 21 plantas y la tercera con 30 por unidad experimental, lo que corresponde a una densidad de 60 y 80 mil plantas ha⁻¹. Las cruza simples, las F₂ y las retrocruzas se establecieron en ensayos separados.

La unidad experimental consistió en un surco de 4 m de largo, con un espaciamiento de 0.85 m entre surcos, obteniendo así una parcela útil de 3.4 m².

Manejo agronómico

La aplicación de agroquímicos (herbicidas, insecticidas y fertilizantes) y labores culturales en el cultivo, se realizaron acorde a las necesidades y etapas fenológicas del cultivo en cada ambiente de evaluación.

Siembra

Dentro de cada localidad, los experimentos fueron establecidos en dos fechas de siembra, dando origen a cuatro ambientes, quedando de la siguiente manera: En la localidad El Mezquite (MEZ1 y MEZ2), la siembra se realizó los días 5 y 16 de junio de 2018, respectivamente; en la localidad de General Cepeda (GC1 y GC2), la siembra se realizó el 30 de junio y el 17 de julio de 2018, respectivamente.

Fertilización

La dosis de fertilización fue 120-60-60; el Nitrógeno se aplicó en dos partes, la primera, previo a la siembra junto con todo el Fósforo y el Potasio suministrados con fertilizante 17-17-17; y la segunda, con Urea 46-00-00 durante la escarda y aporque al cultivo.

Riegos

En las dos localidades de evaluación, los experimentos se establecieron bajo sistema de riego. La frecuencia del riego fue definida con base a las condiciones meteorológicas y necesidades del cultivo.

Variables evaluadas

Los caracteres estudiados fueron los considerados de mayor importancia agronómica, los cuales se describen a continuación:

Floración femenina (FF). Se definió con base en el número de días transcurridos desde la siembra hasta la emergencia de los estigmas en un 50 % de las plantas de la unidad experimental.

Floración masculina (FM). Se definió con base en el número de días transcurridos desde la siembra hasta que el 50 % de las plantas de la unidad experimental hubieran liberado polen.

Asincronía floral (ASI). Se estimó a través de la diferencia entre días de floración masculina y días de floración femenina.

Número de plantas (PTS). Previo a la cosecha se contó número de plantas establecidas por unidad experimental.

Número de mazorcas (MAZ). Se registró el número total de mazorcas cosechadas por unidad experimental.

Prolificidad (PRO). El número de mazorcas por planta promedio fue determinado con la relación entre el número de mazorcas cosechadas y el número de plantas por unidad experimental.

Peso de campo (PC). Es el peso de las mazorcas de cada unidad experimental en el momento de la cosecha, expresado en kilogramos.

Humedad de grano (H). Es el contenido de humedad en el grano al momento de la cosecha, expresado en porcentaje. La medida fue estimada con el aparato Dickey John modelo 462331247, a partir de una muestra aleatoria de granos de varias mazorcas de cada unidad experimental.

Porcentaje de desgrane (PD). Es la relación que existe entre el peso del grano y el peso total de la mazorca; este criterio se tomó en cuenta para la estimación del rendimiento en grano.

Rendimiento de grano. Se obtuvo multiplicando el valor del peso seco por un factor de conversión, expresado en $t\ ha^{-1}$ al 15 % de humedad. Este valor fue multiplicado por el porcentaje de desgrane de cada material para obtener el rendimiento estimado de grano.

El peso seco (PS). Fue estimado multiplicando el peso de campo por el porcentaje de grano seco.

$$PS = PC * \left(1 - \frac{H}{100}\right)$$

El factor de conversión (FC) fue calculado de la siguiente forma:

$$FC = \frac{100}{85} * \frac{10000}{APU} / 1000$$

Dónde: APU (Área de parcela útil), es calculado multiplicando el largo del surco por lo ancho de este mismo; 100/85, coeficiente para obtener el rendimiento al 15 % de humedad; 1000, constante usada para calcular el rendimiento en $t\ ha^{-1}$; 10000, superficie de una hectárea en m^2 .

Análisis de la información

En el presente estudio se analizó la asincronía de floración (ASI), la prolificidad (PRO) (número de mazorcas por planta) y el rendimiento de grano (REND).

El análisis de varianza se realizó bajo un diseño bloques completos al azar, usando el procedimiento GLM de SAS (SAS Institute, 2018). la comparación múltiple de medias se realizó para ambientes y genotipos, mediante la prueba múltiple de medias de Tukey ($\alpha = 0.05$). El modelo lineal general utilizado fue:

$$y_{ijk} = \mu + a_i + r_j(i) + g_k + a_i g_k + e_{ijk}$$

Dónde: y_{ijk} = Variable de respuesta; μ = Efecto de la media general; a_i = Efecto del i-ésimo ambiente; $r_{j(i)}$ = Efecto del j-ésimo bloque dentro del i-ésimo ambiente; g_k = Efecto de k-ésimo genotipo; $a_i g_k$ = Efecto del i-ésimo ambiente por el k-ésimo genotipo; e_{ijk} = Error experimental.

Análisis de correlación

El análisis de correlación simple de Pearson (r) se realizó para las características estudiadas de los 36 genotipos entre los ensayos y ambientes de evaluación con la siguiente ecuación:

$$r_{xy} = \frac{Cov(X, Y)}{\sqrt{\sigma_x} \sqrt{\sigma_y}}$$

Donde: r_{xy} = Correlación fenotípica entre los dos caracteres, X y Y; $Cov(X, Y)$ = Covarianza fenotípica de los dos caracteres X y Y; $\sqrt{\sigma_x}$ = Raíz cuadrada de la varianza fenotípica del carácter X; $\sqrt{\sigma_y}$ = Raíz cuadrada de la varianza fenotípica del carácter Y.

Interacción genotipo por ambiente

Los ambientes, correspondientes a las combinaciones de bloques x localidades (MEZ1, MEZ2, GC1 y GC2) fueron utilizados para realizar el análisis de dispersión gráfica de la interacción genotipos x ambiente (G x A). El análisis de interacción genotipo por ambiente se realizó bajo el modelo de interacción de efectos principales aditivos e interacción multiplicativa (AMMI) (Zobel *et al.*, 1988). El análisis de dispersión gráfica basado en el análisis de componentes principales (ACP) fue obtenido con el modelo GGEbiplot (Yan y Kang, 2003; Yan, 2012).

Análisis de efectos genéticos

Los efectos genéticos para cruzas directas y recíprocas se estimaron en cada una de las variables evaluadas tomando en cuenta las seis generaciones filiales. Para la determinación de los parámetros se utilizó el modelo propuesto

por Hayman (1958), donde se estiman los efectos aditivos (a), dominancia (d), y los efectos epistáticos aditivo x aditivo (aa), aditivo x dominancia (ad) y dominancia x dominancia (dd), como se muestra en el Cuadro 4.

Cuadro 4. Coeficientes utilizados para estimar los parámetros genéticos.

Genotipos	m	A	d	aa	ad	dd
P ₁	1	1	-1/2	1	-1	1/4
P ₂	1	-1	-1/2	1	1	1/4
F ₁	1	0	1/2	0	0	1/4
F ₂	1	0	1/2	0	0	1/4
RCP ₁	1	1/2	0	1/4	0	0
RCP ₂	1	-1/2	0	1/4	0	0

m= media de progenitores; a= efecto aditivo; d= efecto dominante; aa=efecto aditivo x aditivo; ad= efecto aditivo x dominante; dd= efecto dominante x dominante.

De acuerdo con Hayman (1958), en notación matricial, el modelo lineal es: $y = Xb$, y la estimación de los parámetros se obtiene con la solución de las ecuaciones normales utilizando un modelo de regresión de la siguiente manera: $\hat{b} = (X'X)^{-1}X'y$, y la varianza de los estimadores se obtiene por: $V(\hat{b}) = (X'E^{-1}X)^{-1}$.

Donde: y es el vector de las medias de generaciones filiales, X , es la matriz de coeficientes (Cuadro 4), \hat{b} es el vector de estimadores del modelo, E , la matriz diagonal de las varianzas de las medias. Para cada una de las combinaciones de cruzas y sus generaciones filiales, en la versión de cruzas directas y recíprocas, se realizó un modelo de regresión utilizando el procedimiento GLM de SAS (SAS Institute, 2018).

Alternativamente, la estimación de los parámetros del modelo se obtiene siguiendo el procedimiento de Gamble (1962) y Singh y Chaudhary (1979), de la siguiente manera:

$$m = \overline{F_2}$$

$$a = \overline{RCP_1} - \overline{RCP_2}$$

$$d = -1/2 \overline{P_1} - 1/2 \overline{P_2} + \overline{F_1} - 4\overline{F_2} + 2 \overline{RCP_1} + 2 \overline{RCP_2}$$

$$aa = -4\overline{F_2} + 2 \overline{RCP_1} + 2 \overline{RCP_2}$$

$$ad = -1/2 \overline{P_1} + 1/2 \overline{P_2} + \overline{RCP_1} - \overline{RCP_2}$$

$$dd = \overline{P_1} + \overline{P_2} + 2\overline{F_1} + 4\overline{F_2} - 4\overline{RCP_1} - 4\overline{RCP_2}$$

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de varianza

En el estudio, se presentan los resultados del análisis de varianza para la asincronía de floración (ASI), prolificidad (PRO) y rendimiento de grano (REND), de 36 genotipos evaluados en el ciclo Primavera-Verano 2018 (Cuadro 5).

De acuerdo con los resultados del análisis de varianza, se encontró significancia ($p \leq 0.01$) en los ambientes de evaluación para las variables definidas, excepto en asincronía de floración. Debido al establecimiento de dos fechas de siembra en cada localidad, se generaron cuatro ambientes de evaluación, lo anterior aportó a la diferenciación de las condiciones agroclimáticas de cada localidad. Además, las dos localidades de evaluación representan áreas de adaptación diferentes y por lo tanto efectos sobre el cultivo. La localidad de General Cepeda, Coah., presenta condiciones ambientales de áreas intermedias y, El Mezquite Galena N.L., de Transición-Altura.

Los genotipos evaluados, pertenecen a generaciones filiales entre combinaciones de líneas prolíficas con no prolíficas (Cuadro 2). Por lo tanto, en el ensayo, los genotipos están constituidos por líneas, cruza simple, F_2 y retrocruza, por lo tanto, existe una variación genética amplia, lo que explica la significancia ($p \leq 0.01$) en las variables evaluadas. Por su parte, la respuesta diferenciada de genotipos en los ambientes de evaluación explica la significancia ($p \leq 0.01$) de la interacción genotipo por ambiente de prolificidad y rendimiento de grano.

Con base en la proporción de la suma de cuadrados, como explicación de la variación, la prolificidad (PRO) y rendimiento de grano (REND) muestran una interacción con el ambiente en proporciones similares con 10.2 y 8.2 %, respectivamente.

Cuadro 5. Análisis de varianza para los caracteres en estudio en las evaluaciones de las generaciones filiales de maíz, en la evaluación 2018.

FV	GL	ASI (d)			PRO			REND (t ha ⁻¹)		
		SC	%	CM	SC	%	CM	SC	%	CM
Ambientes (Amb)	3	8.2	0.7	2.7	2.9	9.0	0.96**	685.9	36.6	228.6**
Bloques / Amb	8	36.9	3.3	4.6**	0.2	0.5	0.02	17.7	0.9	2.2*
Genotipos (Gen)	35	420.9	38.1	12.0**	20.1	62.5	0.57**	772.7	41.3	22.1**
Gen × Amb	105	204.2	18.5	1.9	3.3	10.2	0.03**	153.3	8.2	1.5**
Error	280	434.4	39.3	1.6	5.7	17.8	0.02	242.3	12.9	0.9
Total	431	1104.6			32.1			1,871.9		
				CV (%)						
				147.4			12.17			20.5

*, ** Significativo al 0.05 y 0.01 niveles de probabilidad, respectivamente; FV, Fuentes de variación; GL, Grados de libertad; SC y CM, Suma de cuadrados y cuadrados medios; ASI, Asincronía de floración; PRO, prolificidad (número de mazorcas por planta); REND, Rendimiento de grano; CV, Coeficiente de variación.

La aportación a la variación total de los genotipos mostró valores de 38.1, 62.5 y 41.3 %, para la asincronía de floración (ASI), prolificidad (PRO) y rendimiento de grano (REND), respectivamente. Las proporciones indican la aportación genética en relación con la expresión fenotípica, lo que ayudaría a incrementar las frecuencias génicas del carácter por selección. A este respecto, Hallauer y ambientales sobre las variables en estudio.

Para conocer el comportamiento Miranda (1988) reportan valores promedio de heredabilidad de 0.39 y 0.19, para el número de mazorcas por planta y rendimiento de grano, respectivamente. También, De Leon *et al.* (2005) reportan un coeficiente de 0.88 en la relación de la varianza genética con respecto a la varianza fenotípica, lo que indica la aportación genética en el carácter de prolificidad.

Los ambientes (combinación de localidades x fechas de siembra), mostraron mayor variación sobre el rendimiento de grano con 36.6 % en relación con 9.0 y 0.7 % de la prolificidad y en la asincronía de floración, respectivamente, lo que indica el efecto de las condiciones de los caracteres en los ambientes de evaluación, se realizó una prueba de comparación múltiple de medias (Cuadro 6).

Cuadro 6. Medias de caracteres agronómicos en estudio los ambientes de evaluación en primavera-verano, 2018.

Ambientes[†]	REND (t ha ⁻¹)		PRO		ASI (d)
MEZ2	5.87	a	1.23	A	0.95 a
MEZ1	5.17	b	1.26	A	0.61 a
GC2	4.55	b	1.13	b	0.87 a
GC1	2.5	c	1.05	c	0.93 a
Tukey ($\alpha=0.05$)	0.64		0.06		0.93

REND, Rendimiento de grano; PRO, prolificidad (número de mazorcas por planta); ASI, Asincronía de floración. Medias con la misma letra en la columna son estadísticamente iguales; [†]GC1, GC2, MEZ1 y MEZ2 = Ambientes de las localidades General Cepeda y El Mezquite, respectivamente.

Se observó una disminución de mazorcas por planta en los ambientes de General Cepeda, debido a las condiciones de estrés biótico y abiótico que en la localidad se manifestaron, como altas temperaturas y baja precipitación, con presencia de

plagas durante el desarrollo del cultivo. En los ambientes de El Mezquite no hubo diferencias en la prolificidad, mostrando un valor medio de 1.24.

En el rendimiento de grano, El Mezquite, con sus ambientes MEZ1 y MEZ2, fueron los más productivos, con rendimientos de 5.17 y 5.87 t ha⁻¹ respectivamente, lo cual coincide con los valores superiores en los índices de prolificidad. Lo anterior resalta las diferencias entre localidades, pero también, entre los ambientes dentro de las localidades, obtenidos por las dos fechas de siembra. Lo anterior indica una respuesta relativa en la expresión de la prolificidad y el rendimiento de grano debido a las diferencias de las condiciones del ambiente en las dos localidades de estudio. Coors y Mardones (1989) señalan que la relación positiva de la prolificidad y rendimiento de grano se expresa mejor bajo condiciones favorables de producción como bajas densidades de población y niveles altos de fertilidad de suelo.

Análisis de correlaciones fenotípicas

Las correlaciones entre las tres variables agronómicas correspondientes a las generaciones filiales de los 36 genotipos en evaluación se muestran en el Cuadro 7.

En el análisis general, se encontró asociación negativa y significativa entre la asincronía de floración (ASI) con prolificidad (PRO) y rendimiento de grano (REND) con valores de $r=-0.16^{**}$ y -0.24^{**} , respectivamente; en tanto que entre PRO y REND se encontró una correlación positiva y significativa de $r= 0.36^{**}$.

Cuadro 7. Coeficientes de correlación fenotípica entre caracteres agronómicos pertenecientes a las generaciones

	General		GC1		GC2		MEZ1		MEZ2	
	PRO	REND	PRO	REND	PRO	REND	PRO	REND	PRO	REND
ASI	-0.16 **	-0.24 **	0.03	-0.10	-0.13	-0.28 **	-0.24 *	-0.30 **	-0.23 *	-0.37 **
PRO		0.36 **		0.57 **		0.01		0.31 **		0.19 *

filiales, evaluadas en primavera- verano 2018.

*, ** = Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad; MEZ= El Mezquite; 1 y 2= Fechas de siembra; ASI= Asincronía de floración; PRO= Prolifidad; REND= Rendimiento.

La asociación general entre los tres caracteres (Cuadro 7), aunque se mantiene el patrón, es inconsistente en los ambientes de evaluación, es decir, el nivel de la asociación es afectado por las condiciones del ambiente y los efectos de la interacción genotipo x ambiente (Cuadro 5) a excepción de la asincronía de floración, en el caso de la prolificidad que tiene un efecto sobre el rendimiento en las localidades que tuvieron un estrés biótico o abiótico afectó el carácter, esto afectó directamente con el rendimiento, como fue el caso de GC.

La asociación entre la prolificidad (PRO) y el rendimiento de grano (REND) es consistente, positiva y significativa, excepto en el ambiente 2 de General Cepeda. En el presente estudio se encontró correlación baja entre el número de mazorcas por planta y el rendimiento de grano ($r=0.36^{**}$), lo cual difiere con el patrón general de asociación entre estos dos caracteres, como lo señalan Coors y Mardones (1989). La baja correlación entre estos caracteres, en parte se debe a que solo dos de los cuatro progenitores cuentan con el carácter de prolificidad y esto provocó a que no todas las generaciones filiales sean prolíficas, además, del efecto ambiental que tiene el carácter.

Los resultados indicaron que los genotipos con mayor asincronía de floración (ASI), tienden a reducir el rendimiento de grano. El análisis general mostró una correlación de $r= -0.24^{**}$, entre ambas características. Este patrón de asociación se encontró en los ambientes de evaluación con valores negativos y significativos ($p \leq 0.01$), excepto en el ambiente 1 de General Cepeda.

La correlación entre prolificidad y asincronía fue significativa ($p \leq 0.01$) con un coeficiente bajo de $r= -0.16^{**}$. Otahola y Rodríguez (2001), mencionan que el germoplasma prolífico debe tener una buena sincronía de floración entre la maduración del polen y el período de receptibilidad de los estigmas, a fin de asegurar una mayor polinización y fecundación.

La asincronía de floración se hace presente con periodos de sequía prolongados como es el caso de agricultura de temporal. Al estar presente la asincronía, hay pérdida de viabilidad de los estigmas, por lo tanto, el número de granos en la mazorca se reduce afectando directamente al rendimiento de grano (Bolaños y Edmerdes, 1990).

Paterniani (1978) propone la selección hacia el carácter prolífico para el incremento del rendimiento de grano, debido a la alta heredabilidad de este carácter. Por su parte, Biasutti *et al.* (2000) reportan una respuesta de 2.8 a 3.1 % por ciclo entre estas dos variables.

Para analizar el comportamiento de asincronía (ASI), prolificidad (PRO) y rendimiento de grano (REND) en los 36 genotipos correspondientes a las generaciones filiales, se realizó la concentración de medias a través de ambientes (Cuadro 8).

De acuerdo con la información del Cuadro 8, las líneas prolíficas (2 y 3) son potencialmente de mayor rendimiento (3.23 y 3.05 t ha⁻¹, respectivamente), comparadas con las líneas no prolíficas (4 y 5) con rendimientos de 1.56 y 1.04 t ha⁻¹, respectivamente. La clasificación de la prolificidad de las líneas se puede corroborar con las medias de las líneas 2 y 3 con valores medios de 1.64 y 1.78 mazorcas planta⁻¹, en comparación con las no prolíficas cuyos valores fueron de 0.97 y 0.84 mazorcas planta⁻¹, para las líneas 4 y 5, respectivamente.

La divergencia genética entre los dos grupos de líneas puede verificarse con la expresión del rendimiento de grano de la primera generación filial (F₁), que, con referencia a las medias de progenitores y la progenie, se encontró una expresión promedio de heterosis de 185.2 %; aunque, no se encontró diferencia estadística entre cruzas directas y recíprocas, para rendimiento de grano. Después de las progenies entre las líneas prolíficas con no prolíficas, los valores de rendimiento superiores se encontraron, en general, en las retrocruzas hacia las líneas prolíficas, excepto la retrocruza (3x5)x5.

Cuadro 8. Medias de rendimiento y los caracteres estudiados de los 36 genotipos evaluados en dos localidades del sureste de Coahuila en 2018

Genotipos	REND (t ha⁻¹)	PRO	ASI (d)
4x3	7.09 **	1.20	-0.75
3x5	6.62 **	1.27 **	1.75 **
3x4	6.53 **	1.06	1.17
2x4	6.46 **	1.15	0.08
5x3	6.19 **	1.21 *	-0.33
5x2	6.07 **	1.14	0.33
4x2	6.00 **	1.00	-0.08
2x5	5.67 **	1.06	1.50 *
(5x3)x3	5.57 **	1.52 **	-0.17
(2x5)x2	5.44 **	1.43 **	1.00
(3x4)x3	5.36 **	1.46 **	1.00
(2x4)x2	5.14 **	1.34 **	0.17
(4x3)x3	5.02 *	1.39 **	-1.42 *
(3x5)x5	4.97 *	1.52 **	1.17
(5x2)x2	4.93 *	1.34 **	-0.50
(4x2)x2	4.79	1.22 *	-0.67
(3x5)x3	4.53	1.10	1.75 **
(4x3)x4	4.28	0.96	0.92
(3x4)x4	4.25	1.03	2.42 **
(5x3)x5	4.14	0.99	0.67
3x4F2	4.11	1.13	1.17
5x3F2	4.04	1.15	0.25
(4x2)x4	4.01	0.95	1.75 **
(2x5)x5	3.99	0.96	2.00 **
(2x4)x4	3.98	0.96	1.33 *
2x5F2	3.96	1.14	1.17
2x4F2	3.74	1.02	1.00
4x2F2	3.70	1.02	0.58
(5x2)x5	3.67	0.98	1.92 **
3x5F2	3.45	1.19	1.58 **
4x3F2	3.34	1.00	-0.33
2	3.23	1.64 **	1.67 **
5x2F2	3.09	1.10	0.08
3	3.05	1.78 **	1.25 *
4	1.56	0.97	1.83 **
5	1.04	0.84	3.17 **
Media	4.53	1.17	0.84
EE	0.27	0.04	0.37

*, ** Genotipos superiores con base $\mu+EE$ y $\mu+2EE$, respectivamente; EE, Error estándar de la media. REND, Rendimiento de grano; PRO, prolificidad (número de mazorcas por planta); ASI, Asincronía de floración.

La prolificidad (PRO) no mostró evidencia de la expresión significativa en la progenie F_1 , excepto en la cruce 3x5 y su recíproca 5x3. La expresión significativa de PRO, considerando el valor de decisión de $\mu+2EE$, se encontró en las retrocruzas hacia el progenitor prolífico (Cuadro 8).

La asincronía de floración (ASI), como se muestra en los cuadros 5 y 6, a través de ambientes no mostró diferencias significativas, a diferencia de los genotipos, donde se encontraron diferencias ($p \leq 0.01$), con un valor medio de 0.84 días (Cuadro 8).

El análisis general de los genotipos, tanto en la progenie F_1 como en las retrocruzas hacia el progenitor prolífico, en general, la expresión es buena, excepto en la cruce 3x5 y 2x5 y la retrocruza (3x5)x5, donde los valores muestran diferencia significativa con valores de 1.75, 1.50 y 1.75, respectivamente. De acuerdo con Bolaños y Edmeades (1990), el maíz con menor asincronía de floración tiene mejor comportamiento en condiciones de sequía o condiciones de agricultura de temporal, por lo tanto, es deseable este carácter con valores cercanos a cero o valores negativos. Los progenitores y las retrocruzas hacia las líneas no prolíficas mostraron los valores más altos de este carácter indeseable.

Interacción genotipo x ambiente

El análisis de la interacción para la variable prolificidad, con base en el modelo de efectos aditivos principales y multiplicativos (AMMI) se presenta en la Figura 1, en la cual se incluyen las generaciones filiales y los cuatro ambientes de evaluación.

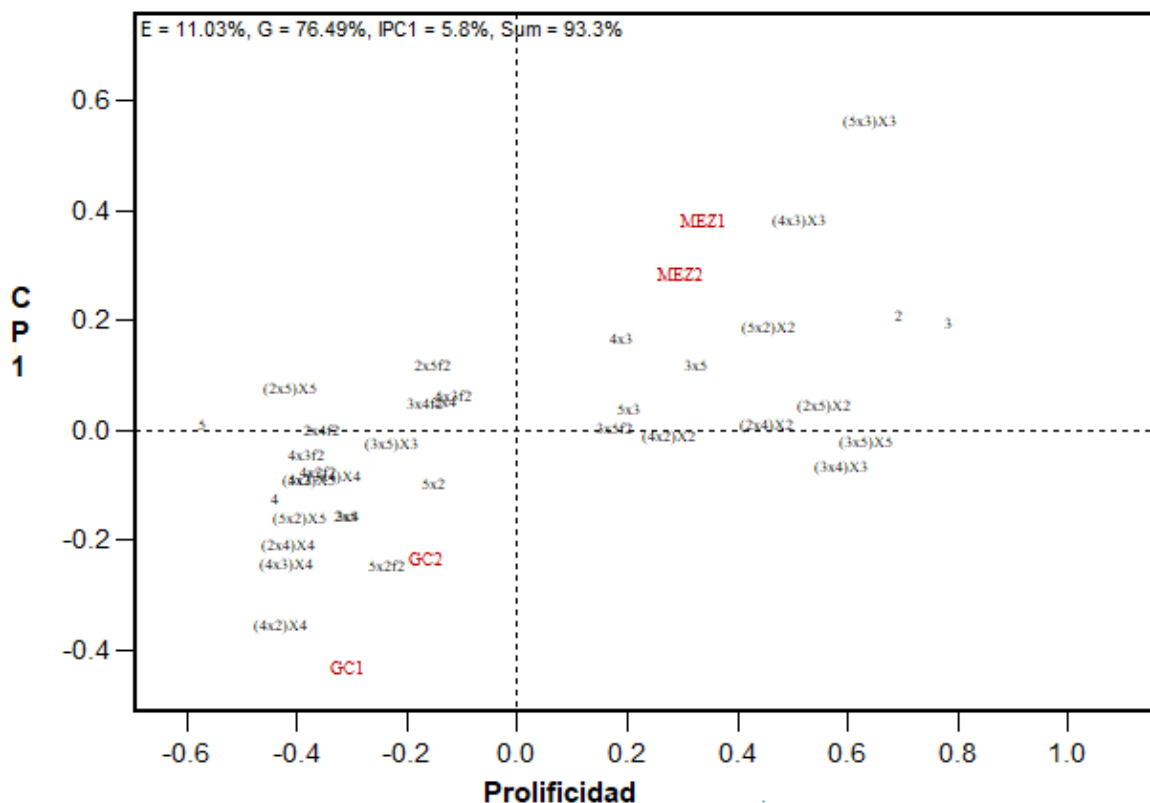


Figura 1. Dispersión gráfica de la interacción genotipo por ambiente para prolificidad de los genotipos evaluados en cuatro ambientes: El Mezquite, Galeana, N.L. (MEZ1 y MEZ2) y General Cepeda, Coah (GC1 y GC2).

La Figura 1 muestra en el eje de las abscisas a la prolificidad, y en el eje de las ordenadas, el primer componente principal de la interacción (CP1) con valores de explicación de la variación de 87.52 (la sumatoria de efectos ambientales y del genotipo) y 5.8 % respectivamente. La variación fenotípica total explicó un 93.3 % de la variación de los genotipos y de la interacción genotipo ambiente para el carácter prolífico.

De acuerdo con la Figura 1, las líneas 2 y 3, identificadas como prolíficas, se ubicaron en el lado positivo del eje de las abscisas, las cuales obtuvieron los valores más altos de prolificidad, con 1.64 y 1.78 (Cuadro 8). Por el contrario, las líneas 4 y 5, no prolíficas, presentaron valores menores para este carácter (Cuadro 8), y se localizaron en el extremo izquierdo del eje de las abscisas, con valores negativos en la Figura 1.

Además de las líneas 2 y 3, los genotipos con los valores superiores para prolificidad, corresponden, a las retrocruzas donde estas líneas son el progenitor recurrente, con valores positivos en la Figura 1, esto se debe a la aportación del 75% en la constitución genética de las líneas prolíficas; lo contrario sucede con las retrocruzas donde participan las líneas no prolíficas 4 y 5.

En relación con la adaptación de genotipos a la localidad El Mezquite, Galeana N.L., se encuentran localizados en el primer cuadrante, y de acuerdo con los valores medios, estos obtuvieron los mejores valores de prolificidad en esta localidad (Figura 1; Cuadro 8). Por el contrario, para la localidad de General Cepeda se generó una agrupación en el tercer cuadrante, lo cual detecta los niveles más bajos para prolificidad (Cuadro 8) encontrándose en estos ambientes, las F_2 , así como retrocruzas hacia las líneas L4 y L5.

Los resultados sugieren que las líneas prolíficas pueden contribuir al incremento del rendimiento de grano en combinaciones genéticas por la expresión de las cruza simples como resultado de la divergencia genética entre las líneas progenitoras (Biasutti *et al.*, 2000).

La Figura 2 presenta la dispersión grafica de la interacción genotipos x ambientes para el rendimiento de grano de los genotipos evaluados en 2018. Esta Figura explica el 96.3 % de la variación total, como resultado de 5.8 y 90.49 %, correspondiente al CP1 de la interacción y el genotipo, respectivamente.

En la localidad de El Mezquite se obtuvieron los rendimientos superiores, en sus dos ambientes (Cuadro 6), lo cual se puede observar en la Figura 2, localizados en el primer cuadrante. La posición que tienen los dos ambientes en El Mezquite, da a conocer la correlación que existe entre ellos, al no existir efecto de relevancia entre las dos fechas de siembra; en tanto que, en la localidad de General Cepeda, si se encontró un efecto de las fechas de siembra, ya que cada ambiente se encuentra en un cuadrante diferente (Figura 2).

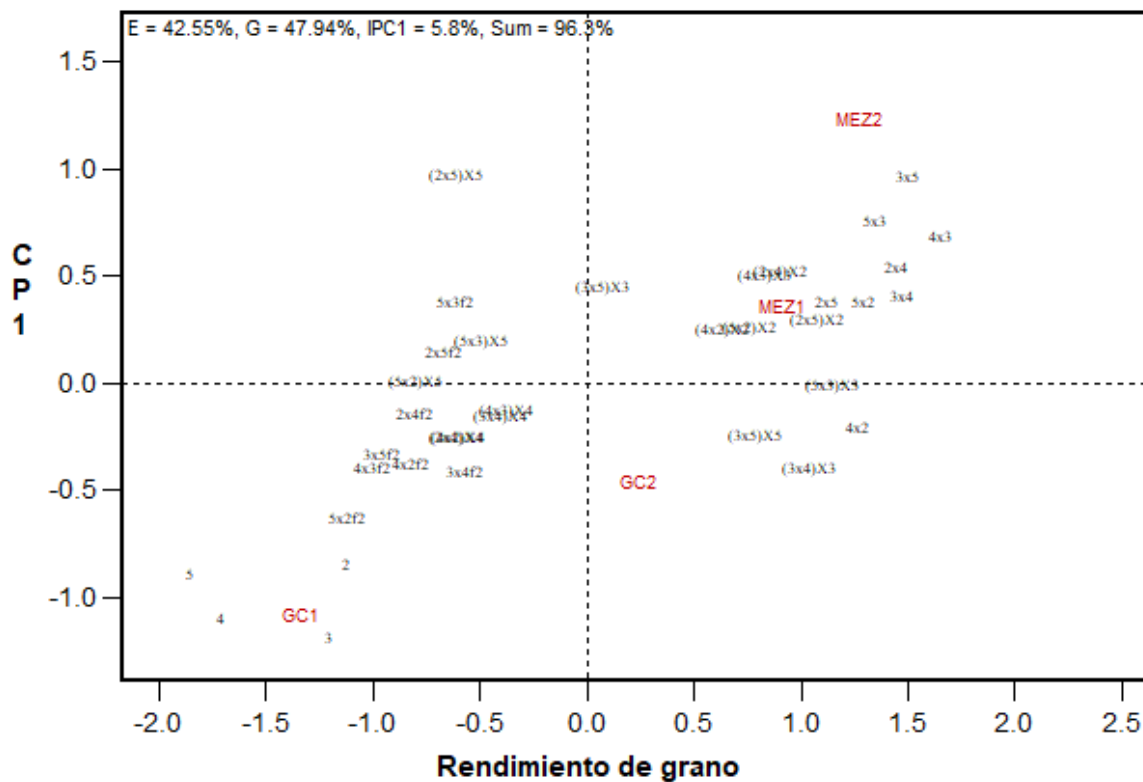


Figura 2. Dispersión gráfica de la interacción genotipo por ambiente en rendimiento de grano de los genotipos evaluados en 2018 en cuatro ambientes: El Mezquite, Galeana, N.L. (MEZ1 y MEZ2) y General Cepeda, Coah (GC1 y GC2).

Lo anterior indica que su comportamiento fue muy contrastante en el rendimiento de grano, dado que en el ambiente GC1 las condiciones fueron muy adversas en comparación al ambiente GC2, en cuanto a precipitación y factores bióticos.

El comportamiento de los genotipos sobresalientes para rendimiento de grano corresponde a las cruza simples, debido a la heterosis resultante de la cruce de los progenitores, con una expresión promedio estimada de heterosis de 185.2 % (Cuadro 8), las cuales se asociaron por su respuesta en los ambientes de El Mezquite (Figura 2).

Por su parte, la retrocruza $(5 \times 3) \times 3$, fue como la de mayor rendimiento con 5.57 t ha⁻¹ y de mayor estabilidad (Figura 2). Después de las cruza simples, el comportamiento en rendimiento de grano correspondió a las retrocruzas hacia un

progenitor prolífico, en donde puede estar influyendo la contribución de la prolificidad en esta expresión.

Efectos genéticos

El análisis de los efectos genéticos de las cuatro combinaciones de cruzas entre líneas prolíficas y no prolíficas (cruzas directas y recíprocas) para las variables, rendimiento de grano, prolificidad y asincronía de floración se presentan en el cuadro 9.

El ensayo se planeó para realizar cruzas entre líneas prolíficas (líneas 2 y 3) con líneas identificadas como no prolíficas (líneas 4 y 5) (Cuadro 1). En las cruzas, cuando la línea prolífica se utilizó como progenitor femenino, se identificó como la craza directa, y cuando esta se utilizó como progenitor masculino, como recíproca.

De acuerdo con los resultados del Cuadro 9, el número de mazorcas por planta fue definida por efectos aditivos ($p \leq 0.01$), y epistáticos del tipo aditivo x dominancia, cuando la línea prolífica es utilizada como progenitor masculino.

El rendimiento de grano, en todas las combinaciones, fue definido por efectos de dominancia ($p \leq 0.01$), excepto en la craza 2x5. Como en la prolificidad, se encontraron efectos epistáticos significativos ($p \leq 0.01$) del tipo aditivo x dominancia, sólo cuando la línea prolífica es utilizada como progenitor masculino.

Cuadro 8. Estimación de efectos genéticos en las cruzas entre líneas prolíficas y no prolíficas para, rendimiento de grano, prolificidad y asincronía de floración.

Variable Cruzas	m^{\dagger}	a	d	aa	ad	Dd	
REND	2x4	3.744**	1.154	7.334**	3.269	0.317	-3.799
	4x2	3.704**	0.783	6.383**	2.778	1.620**	-3.578
	2x5	3.960**	1.448	6.551*	3.016	0.352	-6.252
	5x2	3.088**	1.258*	8.776**	4.842*	2.354**	-5.619*
	3x4	4.106**	1.114*	7.030**	2.801	0.370	-4.358
	4x3	3.343**	0.746	10.023**	5.231*	1.490*	-5.042
	3x5	3.452**	-0.440	9.756**	5.177*	-1.443*	-6.827*
	5x3	4.036**	1.425*	7.422**	3.275	2.427**	-6.223
PRO	2x4	1.022**	0.380**	0.343	0.500*	0.044	-0.175
	4x2	1.018**	0.279**	-0.035	0.270	0.614**	0.007
	2x5	1.139**	0.470**	0.051	0.230	0.068	-0.406
	5x2	1.100**	0.365**	0.133	0.231	0.766**	-0.092
	3x4	1.134**	0.436**	0.138	0.449	0.034	-0.552
	4x3	1.001**	0.433**	0.516	0.689*	0.836**	-0.228
	3x5	1.194**	-0.418**	0.409	0.452	-0.887**	-0.530
	5x3	1.151**	0.530**	0.325	0.428	0.999**	-0.431
ASI	2x4	1.000**	-1.167*	-2.667	-1.000	-1.083	1.667
	4x2	0.583	-2.417**	-2.000	-0.167	-2.500**	1.333
	2x5	1.167**	-1.000	0.417	1.333	-0.250	0.500
	5x2	0.083	-2.417**	0.417	2.500	-3.167**	0.167
	3x4	1.167**	-1.417*	1.792	2.167	-1.125	-3.583
	4x3	-0.333	-2.333**	-1.958	0.333	-2.625**	2.250
	3x5	1.583**	0.583	-0.958	-0.500	1.542*	2.583
	5x3	0.250	-0.833	-2.542	0.000	-1.792**	2.750

*, ** Significativo al 0.05 y 0.01 niveles de probabilidad, respectivamente; \dagger Media y efectos genéticos, a = aditivos, d = dominancia, y efectos epistáticos, aa = aditivo x aditivo, ad = aditivo x dominancia, dd = dominancia x dominancia. REND, Rendimiento de grano; PRO, prolificidad (número de mazorcas por planta); ASI, Asincronía de floración

En el caso de la asincronía de floración (ASI), aunque no se encontraron efectos definidos en la expresión genética, en general, se encontró una tendencia asociado a la expresión debida a efectos aditivos, excepto en las cruzas 3x5 y 5x3; sin embargo, cuando la línea prolífica es utilizada como progenitor

masculino, similar a la expresión de la prolificidad y el rendimiento de grano, también se presentan los efectos epistáticos del tipo aditivo x dominancia.

Sorrells *et al.* (1979) encontraron que los efectos genéticos aditivos fueron significativos para la prolificidad en maíz, similar a los resultados del presente estudio. Sin embargo, estos contrastan con los resultados de Al-Naggar *et al.* (2012) quienes encontraron que la expresión de la prolificidad está determinada por efectos de dominancia, los cuales son afectados por la combinación del carácter prolífico en los progenitores y la densidad de población.

Con respecto al rendimiento de grano, Gamble (1962) reporta la importancia de los efectos de dominancia, y resalta también la importancia de los efectos epistáticos aditivo x aditivo y aditivo x dominancia. Además de la importancia de los efectos aditivos y de dominancia, Azizi *et al.* (2006) mencionan que la expresión de efectos epistáticos aditivo x aditivo y aditivo x dominancia dependió del tipo de cruce y fueron afectados por la densidad de población.

De esta manera, cuando los genes de las características definidas fueron aportados por el progenitor masculino, la contribución por parte de los efectos epistáticos predomina en la expresión de prolificidad, rendimiento de grano y asincronía de floración. Azizi *et al.* (2006) mencionan, con base en que los efectos encontrados, que las características definidas pueden ser fijados en una población a través de la selección de líneas endogámicas, para tener la certeza de la expresión de los caracteres en los programas de mejoramiento.

CONCLUSIONES

La prolificidad interactúa con el ambiente en proporciones similares al rendimiento de grano, en tanto que, la contribución genética de la prolificidad es superior al rendimiento de grano con valores de 0.63 vs 0.41, lo que puede obtener mayor respuesta a la selección.

La expresión de la prolificidad y la asincronía de floración estuvo definida por efectos genéticos aditivos, en tanto que el rendimiento de grano, por efectos de dominancia. En las cruzas estudiadas, cuando la línea prolífica es utilizada como progenitor masculino (cruza recíproca), se presentan efectos epistáticos aditivo x dominancia en el rendimiento de grano, prolificidad y asincronía de floración.

REFERENCIAS

- Al-Naggar, A.M.M., R. Shabana, A.M. Rabie. 2012. Inheritance of maize prolificacy under high plant density. *Egypt. J. Plant Breed.* 16 (2): 1 – 27.
- Arlsan, A. 2011. Shadow vs. market prices in explaining land allocation: subsistence maize cultivation in rural Mexico. *Food Policy.* 36: 606-614.
- Azizi, F., A. Rezai, and G. Saeidi. 2006. Generation Mean Analysis to Estimate Genetic Parameters for Different Traits in Two Crosses of Corn Inbred Lines at Three Planting Densities. *Journal of Agricultural Science and Technology.* 8(2): 153-169.
- Banzinger M., G.O. Edmeades, D. Beck, and M. Bellon. 2000. Breeding for drought and Nitrogen stress tolerance in maize. From theory to practice. International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT). Mexico, D.F. 68 p.
- Beck L, D. 2001. Research on tropical Highland maize. Maize research highlights. Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo. El Batán, Edo. De Mex. México. pp: 9-17.
- Biasutti C. A., F. Casanoves, and D. A. Peiretti. 2000. Response to different adaptive mass selection criteria in a maize exotic population. *Maydica* 45(2): 89-94.
- Bolaños J., G. O. Edmeades. 1990. La importancia del intervalo de la floración en el mejoramiento para la Resistencia a sequía en maíz tropical. *Agronomía Mesoamericana.* 1: 45-50.
- Coors J. G., and C. Mardones M. 1989. Twelve cycles of mass selection for prolificacy in maize I. Direct and correlated responses. *Crop Science.* 29(2): 262-266.
- Crossa, J., J. Burgueño, P. L. Cornelius, G. McLaren, R. Trethowan, y A. Krishnamachari. 2006. Modeling genotype x environment interaction using additive genetic covariances of relatives for predicting breeding values of wheat genotypes. *Crop Science.* 46(4): 1722-1733.
- De Leon N., and G. Coors J. 2002. Twenty-four cycles of mass selection for prolificacy in the Golden Glow maize production. *Crop Science.* 42(2):325-333.
- De Leon, N., J. G. Coors, S. M. Kaeppler. 2005. Genetic control of prolificacy and related traits in the Golden Glow maize population: I. Phenotypic evaluation. *Crop Sci.* 45: 1361-1369.
- Falconer, D. S., and T. F. C. Mackay. 1996. Introduction to quantitative genetics. Pearson, Prentice Hall. Vol. 4. 463 p.
- Fisher K. S., and A. F. Palmer. 1983. Maize. In: Symposium on Potential Productivity of Field Crops Under Different Environments. IRRI. Philippines. pp:155-180.

- Gamble, E. E. 1962. Gene effects in corn (*Zea mays* L.) I. Separation and relative importance of gene effects for yield. *Canadian Journal of Plant Science*. 42(2): 339-348.
- Gordón M., R., I. Camargo B., J. Franco B., y A. González S. 2006. Evaluación de la adaptabilidad y estabilidad de 14 híbridos de maíz, Azuero, Panamá. *Agronomía Mesoamericana*. 17(2): 189-199.
- Hallauer A., R. 1974. Heritability of prolificacy in maize. *Journal of Heredity* 65(3):163-168.
- Hallauer, A. R. 1981. Selection and breeding methods. *Plant breeding II: Proceeding*. Iowa State University. Press. Ames. 497 p.
- Hallauer, A. R., and J.B. Miranda. 1988. *Quantitative Genetics in Maize Breeding* (2nd ed.). Iowa, Ames. USA. Iowa State University Press.
- Hayman, B. I. 1958. The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. *Heredity*. 12: 371-390.
- IPCC. 2007. *Cambio climático 2007: Informe de síntesis*. Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC). Ginebra, Suiza. 104 p.
- Kato Y., T. A., C. Mapes S., L. M. Mera O., J. A. Serratos H., R. A. Bye B. 2009. Origen y diversificación del maíz, una revisión analítica. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México. 116 p.
- Lin, C. S., and M. R. Binns. 1988. A method of analysis cultivar x location x year experiments: A new stability parameter. *Theoretical and Applied Genetics*. 76(3): 425-430.
- Magari, R., and M.S. Kang. 1993. Genotype selection via a new yield stability statistic in maize yield trials. *Euphytica* 70: 105-111.
- Maita R., and J. G. Coors. 1996. Twenty cycles of biparental mass selection for prolificacy in the open pollinated maize population Golden Glow. *Crop Science*. 36(6):1527-1532.
- Márquez S., F. 1988. *Genotecnia Vegetal: métodos teoría y resultados*. Tomo I. Ed. AGT. México. 357 p.
- Márquez S., F. 1991. *Genotecnia Vegetal: Métodos teoría y resultados*. Tomo III. Ed. AGT. México. 408p.
- Mosqueda V., R., y J. Molina G. 1973. Estudio de caracteres correlacionados y análisis de componentes del rendimiento, empleando coeficientes de sendero en *Carica papaya* L. *Agrociencia*. 11: 3-14.

- Otahola V., y J. Imery. 1995. Selección masal con control biparental para prolificidad en maíz (*Zea mays* L.). *Saber*. 7(2): 63-69.
- Otahola G., V. y Z. Rodríguez. 2001. Comportamiento agronómico de maíz (*Zea mays* L.) Bajo diferentes densidades de siembra en condiciones de Sabana. Venezuela: UDO Agrícola. 1 (1): 18-24.
- Paterniani, E. 1978. Phenotypic recurrent selection for prolificacy in maize. *Maydica*. 23:29-34.
- Rovaris S., R. S., P. M. Araújo D., D. Garbuglio D., C. E. Prete C., S. Zago V., and L. J. da Silva F. 2011. Estimates of genetic parameter in maize commercial variety IPR 114 at Paraná State, Brazil. *Acta Scientiarum - Agronomy*. 33(4): 621-625.
- Rowe, K. E., and W. L. Alexander. 1980. Computations for estimating the genetic parameters in joint-scaling tests. *Crop Sci*. 20:109-110.
- Ruiz C., J. A., G. Medina G, J. L. Ramírez D, H. E. Flores L., G. Ramírez O., J. D. Manríquez O., M. Orozco. 2011. Cambio climático y sus implicaciones en cinco zonas productoras de maíz en México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*. Vol. 2 (Núm. Especial 2): 309-323.
- SADER-SIAP. 2019 Anuario estadístico de la producción agrícola. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP). Secretaría de Agricultura Desarrollo Rural (SADER). Disponible en línea: <http://www.siap.gop.mx/>.(Consulta 12 septiembre 2019).
- SAS Institute. 2018. SAS/STAT® 15.1 User's Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc. USA.
- Singh, R. K., and B. D. Chaudhary. 1979. Biometrical methods in quantitative genetics analysis. Haryana Agriculture. India. 304 p.
- Sorrells, M. E., J. H. Lonquist, and R. E. Harris. 1979. Inheritance of prolificacy in maize. *Crop Sci*. 19: 301-306.
- Turrent F., A., A. Wise T, y E. Garvey. 2012. Factibilidad de alcanzar el potencial productivo de maíz en México. Mexican Rural Development Research Report. Reporte 24. 36 p.
- Ureta C., E. Martínez M, R. Perales H, y E. R. Álvarez B. 2012. Projecting the effects of climate change on the distribution of maize races and their wild relatives in Mexico. *Global Change Biology*. 18(3): 1073-1082.
- Wellhausen, E. J., L. M. Roberts, y E. Hernández X. 1951. Razas de maíz en México, su origen, características y distribución. Oficina de Estudios Especiales. Secretaria de Agricultura y Ganadería. México, D.F. 237p.
- Yan W. 2012. GGEbiplot. Data Analysis and Management System. Patter Explorer. Ver. 7.8. Ontario, Canada.

Yan W., and M. S. Kang 2003. GGE Biplot analysis. A graphical tool for breeders, geneticists and agronomists. CRC Press LLC, New York. USA. 268p.

Zobel, R. W., M. J. Wright and H.G. Gauch 1988. Statistical analysis of a yield trial. Agron. J. 80: 388-393.

ANEXO

Cuadro 9. Medias de caracteres agronómicos de los 36 genotipos evaluados en primavera- verano 2018.

GEN	ASI	EE	PRO	EE	REN	EE	ASI	EE	PRO	EE	REN	EE
Cruza 2x4		Cruza Directa					Cruza Recíproca					
P1	1.67	0.51	1.64	0.06	3.23	0.20	1.83	0.44	0.97	0.03	1.56	0.23
P2	1.83	0.44	0.97	0.03	1.56	0.23	1.67	0.51	1.64	0.06	3.23	0.20
F1	0.08	0.31	1.15	0.04	6.46	0.63	-0.08	0.51	1.00	0.04	6.00	0.41
RC1	0.17	0.39	1.34	0.05	5.14	0.58	-0.67	0.26	1.22	0.05	4.79	0.47
RC2	1.33	0.26	0.96	0.03	3.98	0.41	1.75	0.30	0.95	0.03	4.01	0.37
F2	1.00	0.25	1.02	0.04	3.74	0.37	0.58	0.36	1.02	0.03	3.70	0.32
Cruza 2x5		Cruza Directa					Cruza Recíproca					
P1	1.67	0.51	1.64	0.06	3.23	0.20	3.17	0.39	0.84	0.05	1.04	0.18
P2	3.17	0.39	0.84	0.05	1.04	0.18	1.67	0.51	1.64	0.06	3.23	0.20
F1	1.50	0.36	1.06	0.02	5.67	0.77	0.33	0.26	1.14	0.04	6.07	0.54
RC1	1.00	0.33	1.43	0.06	5.44	0.50	-0.50	0.26	1.34	0.06	4.93	0.51
RC2	2.00	0.39	0.96	0.04	3.99	0.70	1.92	0.23	0.98	0.03	3.67	0.43
F2	1.17	0.27	1.14	0.06	3.96	0.47	0.08	0.43	1.10	0.02	3.09	0.26
Cruza 3x4		Cruza Directa					Cruza Recíproca					
P1	1.25	0.48	1.78	0.07	3.05	0.20	1.83	0.44	0.97	0.03	1.56	0.23
P2	1.83	0.44	0.97	0.03	1.56	0.23	1.25	0.48	1.78	0.07	3.05	0.20
F1	1.17	0.41	1.06	0.02	6.53	0.56	-0.75	0.41	1.20	0.06	7.09	0.60
RC1	1.00	0.37	1.46	0.06	5.36	0.36	-1.42	0.47	1.39	0.07	5.02	0.54
RC2	2.42	0.45	1.03	0.04	4.25	0.50	0.92	0.38	0.96	0.03	4.28	0.42
F2	1.17	0.42	1.13	0.06	4.11	0.36	-0.33	0.33	1.00	0.04	3.34	0.36
Cruza 3x5		Cruza Directa					Cruza Recíproca					
P1	1.25	0.48	1.78	0.07	3.05	0.20	3.17	0.39	0.84	0.05	1.04	0.18
P2	3.17	0.39	0.84	0.05	1.04	0.18	1.25	0.48	1.78	0.07	3.05	0.20
F1	1.75	0.28	1.27	0.06	6.62	0.75	-0.33	0.28	1.21	0.06	6.19	0.66
RC1	1.75	0.28	1.10	0.04	4.53	0.55	-0.17	0.30	1.52	0.10	5.57	0.47
RC2	1.17	0.56	1.52	0.05	4.97	0.39	0.67	0.47	0.99	0.07	4.14	0.52
F2	1.58	0.47	1.19	0.04	3.45	0.36	0.25	0.43	1.15	0.05	4.04	0.54

ASI= Asincronía de floración; PRO= Prolificidad; REND= Rendimiento.