

**CARACTERIZACIÓN GENÉTICA DE DOS GRUPOS
GERMOPLÁSMICOS DE MAÍZ Y COMPORTAMIENTO
AGRONÓMICO DEL PATRÓN HETERÓTICO**

DANIEL SÁMANO GARDUÑO

TESIS

Presentada como requisito parcial para obtener el grado de:

**MAESTRÍA EN CIENCIAS
EN FITOMEJORAMIENTO**



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA
AGRARIA
ANTONIO NARRO**

*Buenvista, Saltillo, Coahuila, México
Julio, 2007*

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA
ANTONIO NARRO**

SUBDIRECCIÓN DE POSTGRADO

**CARACTERIZACIÓN GENÉTICA DE DOS GRUPOS GERMOPLÁSMICOS DE
MAÍZ Y COMPORTAMIENTO AGRONÓMICO DEL PATRÓN HETERÓTICO**

TESIS

POR:

DANIEL SÁMANO GARDUÑO

**Tesis elaborada bajo la supervisión del Comité Particular de Asesoría y
aprobada por el mismo como requisito parcial para obtener el grado de:**

**MAESTRÍA EN CIENCIAS
EN FITOMEJORAMIENTO**

Comité Particular de Asesoría

Asesor Principal

DR. FROYLÁN RINCÓN SÁNCHEZ

Asesor

DRA. NORMA ANGÉLICA RUÍZ TORRES

Asesor

DR. JOSÉ ESPINOZA VELÁZQUEZ

Asesor

DR. HUMBERTO DE LEÓN CASTILLO

Dr. Jerónimo Landeros Flores
Director de Postgrado

Buenavista, Saltillo, Coahuila, México.

AGRADECIMIENTOS

A **DIOS**, por permitirme culminar de una manera decorosa una de las metas fijadas en mi vida.

A mi Comité Particular de Asesoría, integrado por el **Dr. Froylán Rincón Sánchez, Dra. Norma Angélica Ruíz Torres, Dr. José Espinoza Velásquez y Dr. Humberto De León Castillo**; por darme la gran oportunidad de trabajar con ellos, por sus enseñanzas y consideraciones para conmigo, aunque no siempre hayan tenido una respuesta favorable de mi parte y; sobre todo, por su amistad.

A la **Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN)**, por ofrecerme una formación académica de calidad a través del Departamento de Fitomejoramiento y, por darme la oportunidad de ser parte de su planta docente.

Al **Instituto Mexicano del Maíz “Dr. Mario E. Castro Gil” (IMM)** por permitirme desarrollar como profesionalista en el mejoramiento genético del maíz.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)** por el apoyo económico durante los estudios de Postgrado; así como por el apoyo en la actividad de investigación a través del proyecto 41246-Z.

A todo el personal que labora en el IMM, por su amistad y disponibilidad para realizar actividades que tuvieron que ver con este trabajo de tesis.

A mis compañeros de generación y todos aquellos que han y seguirán conformando el Posgrado en Fitomejoramiento de la UAAAN, por su amistad y compañerismo.

DEDICATORIAS

A mis padres y mi tía, **Juan, Agustina y Bernardita**, por sus muestras de amor, comprensión y por darme el ejemplo para ser una persona de bien.

A mi esposa **Lizbeth**, a mi pequeño **Daniel Elías** y a ese hermoso ser que se encuentra en formación, por su amor, paciencia, apoyo y empuje durante en mi formación académica.

A mis hermanos Elizabeth, Ismael y Monica, y a mi primo José Antonio que siempre se han preocupado por mí y mi familia.

A la Familia Sámano Saavedra, por ser un ejemplo a seguir y un buen matrimonio.

COMPENDIO

Caracterización Genética de dos Grupos Germoplásmicos de Maíz y Comportamiento Agronómico del Patrón Heterótico

POR

DANIEL SÁMANO GARDUÑO

**MAESTRÍA EN CIENCIAS
FITOMEJORAMIENTO**

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO
BUENAVISTA, SALTILLO, COAHUILA, MÉXICO, JULIO 2007**

DR. FROYLÁN RINCÓN SÁNCHEZ--ASESOR--

**Palabras claves: *Zea mays* L., aptitud combinatoria, efectos recíprocos,
diseños de apareamiento.**

La importancia que representa el cultivo del maíz en el mundo, ha creado la necesidad de mejorar el comportamiento agronómico de este cultivo, a través de la selección de los genotipos que presenten la mejor expresión del carácter bajo estudio. En este sentido, la aptitud combinatoria de los individuos representa la mejor herramienta para el fitomejorador para llevar a cabo una selección efectiva. Sin embargo, en este proceso no se han considerado los

efectos recíprocos, ni las consecuencias que tienen en la expresión del merito genético de las líneas.

En base a lo anterior, el presente trabajo de investigación tuvo la finalidad de valorar el potencial genético de un conjunto de líneas derivadas de dos grupos germoplásmicos no emparentados genéticamente, a través de combinaciones híbridas directas y recíprocas entre y dentro de cada grupo.

Se realizaron cruzamientos directos y recíprocos entre 10 líneas endogámicas del grupo enano (Grupo A) y entre 9 líneas endogámicas QPM del sobtrópico (Grupo B); originando 90 y 72 cruzas simples, respectivamente y entre las líneas de ambos grupos, en donde cada una de las líneas del Grupo A fueron cruzadas con todas las líneas del Grupo B (probador) y viceversa, obteniendo 90 cruzas en el sentido AB y otras 90 en el sentido BA.

La evaluación de las cruzas simples, así como de 6 híbridos utilizados como testigos, se realizó durante la primavera del 2004 en tres localidades (Juventino Rosas, Gto., La Piedad, Mich., y El Prado, Galeana, N.L.). Las variables evaluadas fueron: floración masculina (días), altura de planta (cm), relación altura mazorca-planta (%) y rendimiento de mazorca ($t\ ha^{-1}$) al 15.5% de humedad. Para el análisis genético de las cruzas dentro de cada grupo se utilizaron diseños dialélicos y; las cruzas entre ambos grupos fueron analizados bajo el análisis de línea x probador. Estimando la aptitud combinatoria general (ACG), específica (ACE) y efectos recíprocos (ER) para las líneas y cruzas, respectivamente. Se utilizó la correlación de orden de Spearman para comparar los estimados de ACG y ACE de las cruzas directas y recíprocas.

Las localidades, repeticiones y genotipos presentaron diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0.01$) para todas las variables evaluadas. La descomposición de la fuente genotipos en grupos indicó que en forma general que las cruzas dentro del grupo enano mostraron mayor variabilidad que las del grupo QPM en un 25 % aproximadamente. La interacción de ambos grupos en forma directa y recíproca, también presentaron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) en todas las variables, a excepción de la relación altura mazorca-planta (RMP). Las cruzas BxA tuvieron una varianza mayor (45 %) que las cruzas AxB, ocasionando que existieran diferencias estadísticas ($P \leq 0.01$) entre las cruzas directas y recíprocas en todas las variables. La interacción genotipo-ambiente, afecto principalmente solo a las cruzas del grupo AxB. La media de los testigos presentaron un rendimiento (14.8 t ha^{-1}) superior a los demás grupos, siguiendo el grupo AB (12.5 t ha^{-1}), el grupo BA (12.3 t ha^{-1}), el grupo B (12.0 t ha^{-1}) y por último el grupo A (10.2 t ha^{-1}) aunque las cruzas de prueba presentan un mejor comportamiento para el resto de las variables.

El análisis dialélico del grupo enano, indicó la presencia de efectos recíprocos (ER) de importancia estadística ($P \leq 0.01$) en las variables altura de planta (AP) y rendimiento de mazorca (REND) debido al efecto materno (EM) y no materno (ENM) en ambas variables, aunque solamente la línea 4 para la variable REND presentó efectos maternos significativos ($P \leq 0.05$). De las 45 cruzas, sólo el 4 % de ellas presentaron efectos recíprocos y no maternos en todas las variables, a excepción de floración masculina (FM) que no tuvo ninguna cruce con estos efectos.

Las cruzas del grupo QPM presentaron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) en ER, EM y ENM sólo para la variable FM. Sin embargo en forma particular, ninguna craza presentó diferencias significativas entre las cruzas directas y recíprocas en esta variable, no siendo lo mismo para el resto de las variables, en donde el 4 % de las cruzas presentaron diferencias significativas en los ER y ENM, además de que las líneas 12 y 15 presentaron EM de importancia estadística ($P \leq 0.05$ y 0.01 , respectivamente).

La comparación de los estimados de ACG y ACE obtenidos de las cruzas directas y recíprocas en ambos grupos, indicó que el potencial genético de líneas y cruzas fue afectado de una manera importante al invertir el orden de los progenitores en la craza, cambiando la expresión de los mismos y en los signos.

El comportamiento de las cruzas entre los grupos AB y BA mostró cambios importantes, encontrando hasta un 13 % de las cruzas con efectos recíprocos. La descomposición de las cruzas AB y BA en línea, probador y línea x probador (LxP), arrojó que las líneas del grupo QPM, (hembras o machos) presentaron una varianza que superó cerca del 100 % a la obtenida por las líneas enanas. La interacción LxP no fue significativa en ningún caso

Se realizó además, una comparación entre los estimados de ACG de cada línea en ambos grupos obtenidos del diseño dialélico con los obtenidos del diseño línea x probador, encontrando que entre estos estimados no existió una relación significativa, a excepción de FM.

ABSTRACT

BY

DANIEL SÁMANO GARDUÑO

**MAESTRÍA EN CIENCIAS
EN FITOMEJORAMIENTO**

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO
BUENAVISTA, SALTILLO, COAHUILA, MÉXICO, JULIO 2007**

DR. FROYLÁN RINCÓN SÁNCHEZ--advisor--

Key words: *Zea mays* L. , Combining ability, reciprocal effects, mating designs

The world interest in maize has lead to the improvement of the crop; ideally, the selection process may help the plant breeder to identify the best genotypes for any of the important traits. An effective selection could be reached by the use of the combining ability of individuals. However, in the application of this methodology is commonly ignored the reciprocal effects and the lines genetic merit.

Based on the previous reasoning, the objectives of this work were to evaluate the genetic potential of several lines belonging to two germplasm

groups, genetically independent; the performance qualification was done on F₁ crossings, direct and reciprocals, between and within groups.

Group A (Dwarf genotypes) was represented by 10 inbred lines, but nine were in the Group B (QPM genotypes). Direct and reciprocal crossings were developed within groups and among them (these named as AB and BA); In doing so, the combinations resulted in 90 and 72 group crosses, and 90 crosses in each of the among groups.

The assay to evaluate the simple crosses and six hybrids checks performances was developed during the 2004 A cycle in three locations (Juventino Rosas, Gto; La Piedad, Mich.; El Prado, Galeana, N. L.). Traits considered were: male flowering (days), plant height (cm), relation between plant height and ear height (%), and ear yield at 15.5 % humidity. The genetic analysis was undertaken through diallel designs (crosses within groups) and line x tester (crosses among groups) from which were derived the general and specific combining ability (GCA and SCA) as well as the reciprocal effects (RE). The Spearman order correlation was performed to compare the estimates for GCA and SCA in the cases of direct and reciprocal crosses.

The analysis of variance resulted in statistical significance ($P < .01$) for all traits in the sources of variation: localities, repetitions and genotypes; this source desegregation shown that the A group crosses were 25% more variable than the ones in the B group. Even more, the A x B crosses had a higher variances (45%) than the reciprocals, reason why there were detected real differences ($P < .01$) among direct and reciprocals for all traits. The genotype by environment interaction was important in the A x B group only. The yield performance mean was superior for checks (14.8 t ha^{-a}), followed by the A x B group (12.5 t ha^{-a}), the B x A group (12.3 t ha^{-a}), the B group (12.0 t ha^{-a}), and the A group (10.2 t ha^{-a}). Spite of this, the test crosses were superior in the other variables.

The diallel analysis for the dwarf group (A) showed reciprocal effects ($P < .01$) for traits: plant height (PH) and ear yield (EY) perhaps due to maternal and non maternal effects (ME and NME) even though line 4 was the only statistically

relevant ($P < .05$). From the 45 crosses only 10 of them presented reciprocal and non maternal effects for all traits considered but not in male flowering (MF).

The QPM group crosses had differences ($P < .05$) in RE, ME and NME for the MF trait only, even though no one cross was detected as statistically significant. Contrary to this, other traits showed differences in 4% of the crosses about RE and NME; even more, lines 12 and 15 had ME differences ($P < .05$ and $P < .01$ respectively).

Comparisons among the GCA and SCA estimates for direct and reciprocal crosses in the two groups showed that the genetic potential of lines and crosses was affected in their performance because of the crossing order.

There were detected crosses performance differences between the AB and BA groups; up to 13% of the crosses presented reciprocal effects. The decomposition of AB and BA variation in the sources: line, tester and line x tester (L x T) had evidenced that lines of the QPM groups (as male or female) showed a variance 100% higher than the one in the Dwarf group. There were not detected L x T interaction.

It was also compared the GCA calculated for each line in the two groups obtained by the two methods (diallel and line x tester); in doing so, no one but MF variable was the only detected significantly related.

ÍNDICE DE CONTENIDO

Índice de cuadros	xv
Índice de figuras	xviii
I. INTRODUCCIÓN	1
Objetivos	3
Hipótesis	4
II. REVISIÓN DE LITERATURA	5
Selección	5
Heterosis	8
Patrones heteróticos	10
Análisis dialélicos	15
Efectos recíprocos	17
III. MATERIALES Y MÉTODOS	25
Material genético	25
Ubicación del sitio experimental	27
Diseño experimental	28
Variables a considerar	30
Predicción de cruzas simples	32
Análisis de la información	33

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	47
Análisis de varianza general	47
Análisis dialélico del grupo Enano	57
Análisis dialélico del grupo QPM	68
Análisis de la interacción de los grupos germoplásmicos	87
Diseño línea x probador	90
V. CONCLUSIONES	106
VI. LITERATURA CITADA	109
VII. APÉNDICE	115

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro	Descripción	Pág
3.1	Genealogía de las líneas de los dos grupos germoplásmicos bajo estudio.	26
3.2	Genealogía de los híbridos utilizados como testigos, procedencia y tipo de cruza.	27
3.3	Localización geográfica y condiciones agroecológicas de las localidades utilizadas en el estudio.	28
3.4	Estructura del análisis genético combinado a través de localidades del método 3 de Griffing, modelo I.	37
3.5	Estructura del análisis genético combinado a través de localidades del método 4 de Griffing, modelo I.	39
3.6	Estructura del análisis combinado a través de localidades del diseño línea por probador, considerando a las líneas y probadores como efectos fijos.	42
4.1	Cuadros medios del análisis de varianza combinado de tres localidades, de cuatro variables agronómicas de 348 genotipos evaluados en la primavera del 2004.	49
4.2	Cuadros medios del análisis de varianza de un cruzamiento dialélico (método 3, modelo 1 de Griffing) entre 10 líneas del grupo enano, evaluados en el 2004.	58
4.3	Medias de cuatro variables agronómicas de 45 cruzas F_1 directas y recíprocas, efectos recíprocos, no maternos y maternos, obtenidos a través del diseño dialélico método 3, para el grupo Enano a través de localidades.	62
4.4	Cuadros medios del análisis de varianza de un cruzamiento dialélico (método 3, modelo 1 de Griffing) entre nueve líneas del grupo QPM, evaluados en el 2004.	70

4.5	Medias de cuatro variables agronómicas de 36 cruzas F_1 directas y recíprocas, efectos recíprocos, no maternos y maternos, obtenidos a través del diseño dialélico método 3, para el grupo QPM.	72
4.6	Efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de 10 líneas del grupo enano y 9 del grupo QPM, estimados bajo el método 4 de Griffing (como madre y padre) para cuatro variables agronómicas evaluadas durante la primavera del 2004.	77
4.7	Medias de cuatro variables agronómicas para 90 cruzas F_1 directas y recíprocas y efectos recíprocos, obtenidos del cruzamiento de las líneas del grupo enano (A) por líneas del grupo QPM (B).	88
4.8	Cuadrados medios de un análisis línea x probador, entre 10 líneas del grupo Enano (hembra) y 9 líneas QPM (macho) evaluadas en la primavera del 2004.	92
4.9	Cuadrados medios de un análisis línea x probador, entre 9 líneas QPM (hembra) y 10 líneas del grupo Enano (macho) evaluadas en la primavera del 2004.	92
4.10	Efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de 10 líneas del grupo enano y 9 del grupo QPM, estimados bajo el método de línea x probador para cuatro variables agronómicas evaluadas durante la primavera del 2004.	97
4.11	Efectos de aptitud combinatoria específica (ACE) de 90 cruzas directas y recíprocas, obtenidas del cruzamiento línea x probador, entre 10 líneas del grupo Enano y 9 líneas del grupo QPM.	100
4.12	Efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de 10 líneas del grupo Enano y 9 del grupo QPM, estimados bajo el método 3 de Griffing y del método línea x probador para cuatro variables agronómicas evaluadas durante la primavera del 2004, a través de localidades.	105
A1	Promedio del comportamiento de 348 genotipos para cuatro variables agronómicas de cada una de las localidades de evaluación.	115
A2	Cuadrados medios de un análisis dialélico (método 4, modelo 1 de Griffing) de 45 cruzas F_1 directas del grupo enano, evaluadas en la primavera del 2004.	115

A3	Cuadrados medios de un análisis dialélico (método 4, modelo 1 de Griffing) de 45 cruzas F1 recíprocas del grupo enano, evaluadas en la primavera del 2004.	116
A4	Cuadrados medios de un análisis dialélico (método 4, modelo 1 de Griffing) de 36 cruzas F1 directas del grupo QPM, evaluadas en la primavera del 2004.	116
A5	Cuadrados medios de un análisis dialélico (método 4, modelo 1 de Griffing) de 36 cruzas F1 recíprocas del grupo QPM, evaluadas en la primavera del 2004.	117

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	Descripción	Pág
4.1	Efectos de aptitud combinatoria específica y su significancia, estimados para las variables FM (a), AP (b), RPM (c) y REND (d) de las cruzas directas y recíprocas, obtenidas por el método 4 de Griffing para el grupo enano.	82
4.2	Efectos de aptitud combinatoria específica y su significancia, estimados para las variables FM (a), AP (b), RPM (c) y REND (d) de las cruzas directas y recíprocas, obtenidas por el método 4 de Griffing para el grupo QPM.	84
4.3	Biplot del modelo SREG para la interacción genotipo x ambiente de las cruzas directas y recíprocas del grupo Enano (a y b, respectivamente) y del grupo QPM (c y d, respectivamente) para la variable rendimiento de mazorca (REND).	86
4.4	Biplot del modelo SREG para la interacción genotipo x ambiente de las cruzas AxB (a) y las cruzas BxA (b) para la variable rendimiento de mazorca (REND).	94

I. INTRODUCCIÓN

La importancia actual y a futuro del maíz en el mundo ha motivado a los fitomejoradores a potenciar las características agronómicas del cultivo. El trabajo que aquéllos han realizado, consiste principalmente en examinar los patrones de comportamiento de las poblaciones *per se*, así como la relación existente entre ellas, e inferir un fenómeno a partir del patrón.

En cada población existen individuos que se diferencian entre sí, donde cada uno puede aportar un juego distinto de caracteres, influyendo de esta manera en la variabilidad genética. Si una combinación particular confiere una ventaja a un organismo en competencia con otros que llevan combinaciones alternativas, el fitomejorador puede practicar selección.

Esta selección permite establecer qué genotipos contribuirán con su información genética a la siguiente generación, con el propósito del genetista de aumentar la expresión del carácter que está bajo observación. En este ámbito, el mérito genético de los individuos juega un papel importante en la manifestación de comportamientos, los cuales, a través de la recombinación, podrían generar nuevas combinaciones que maximicen el éxito reproductivo de la población.

Dado lo anterior, es necesario estimar el valor genético de cada uno de los individuos de una población, de una muestra representativa de ésta, o bien, de aquellos que presenten ciertas ventajas consideradas por el fitomejorador con base en los objetivos de un programa de mejora genética del cultivo.

Para lograr los objetivos previstos se requiere realizar una serie de cruzamientos entre los individuos, siguiendo alguno de los diseños de apareamiento genéticos clásicos, como los dialélicos propuestos por Griffing (Griffing, 1956) o el de línea por probador, descrito por Singh y Chaudhary (1985). Regularmente los dialélicos son utilizados para medir los efectos dentro de una población, mientras que el de línea x probador se utiliza cuando se incluye además de la población base, otro material divergente (probador) estimando los efectos y la variabilidad dentro de cada una y la diversidad genética existente entre ellos.

En base a lo anterior, el presente trabajo de investigación tiene la finalidad de valorar el potencial genético de un conjunto de líneas derivadas de dos grupos germoplásmicos no emparentados genéticamente, a través de combinaciones híbridas directas y recíprocas entre y dentro de cada grupo germoplásmico.

OBJETIVOS

- 1) Valorar el comportamiento genético y agronómico promedio de dos grupos germoplásmicos, a través de cruzamientos derivados dentro y entre ambos grupos.

- 2) Estimar el potencial genético de líneas endogámicas y cruzas, a través de la aptitud combinatoria general y específica, dentro de cada grupo germoplásmico y de la combinación entre ambos.

- 3) Estimar los efectos recíprocos entre y dentro de los grupos germoplásmicos y la influencia de éstos en los efectos de aptitud combinatoria de las líneas y las cruzas.

HIPÓTESIS

- 1) La variabilidad genética presente en los grupos germoplásmico influirá de manera relevante en la expresión genética y agronómica de las cruzas de prueba, originando algunas con buen comportamiento.

- 2) La dirección del cruzamiento dentro y entre los dos grupos germoplásmicos producirá una descendencia con diferente valor genético a causa de los efectos recíprocos.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

Selección

En el mejoramiento genético poblacional, se llama selección al hecho de cambiar direccionalmente la media genotípica de una población de una generación a la siguiente. Para ello habrá de escogerse dentro de la población de origen a los individuos o grupo de individuos (familias) que exhiban en su máxima expresión el carácter por mejorar. Bajo este criterio de selección se estará eligiendo a los individuos o a las familias superiores que constituirán la muestra de progenitores seleccionados que al aparearlos en forma aleatoria, generaran una progenie cuya media sea superior a la media genotípica de la población original (Molina, 1992). El procedimiento anterior practicado con éxito supone un incremento en la frecuencia de los genes favorables al carácter en cuestión.

Para incrementar esta frecuencia en las poblaciones, se ha hecho uso de los métodos de selección recurrente, tanto intrapoblacional como interpoblacional. Los primeros tienden a mejorar las poblaciones *per se*, en tanto que los segundos, mejoran en simultaneo a las dos poblaciones.

Molina (1996) hace referencia a la selección recurrente como un proceso artificial reiterativo, consistente en recombinar las unidades de selección que poseen los méritos favorables del carácter por mejorar, las cuales están dadas por el fitomejorador. Esta selección cíclica actúa sobre los individuos de una población, favoreciendo o reprimiendo los efectos de sus genes, ya que la reducción de la población original a un tamaño tan pequeño como lo es el número de progenitores seleccionados (individuos o familias) genera un cambio de frecuencias génicas con relación a los de la población original; este cambio a su vez generará una reducción de la media genotípica, afectando de manera sistemática a la variación genética de la población en cada ciclo de selección a través de una disminución como una función lineal del coeficiente de endogamia. Esto se puede contrarrestar con una recombinación efectiva del material genético y a la infiltración genética de germoplasma elite (Yu y Bernardo, 2004).

Con base en la idea anterior, Vales *et al.* (2001); Doerksen *et al.* (2003); y Butruille *et al.* (2004) han centrado esfuerzos en el mejoramiento de poblaciones a través de esquemas inter e intrapoblacionales, en donde la variabilidad y diversidad genética, así como el tipo de acción génica que presenta cada población, han jugado un papel importante en la obtención de germoplasma superior. Sin embargo, no en todos los casos se han logrado avances significativos, debido entre otras cosas a una mala elección del germoplásma que constituirá el siguiente ciclo de selección.

Moreno *et al.* (2004) mencionan que para aumentar el rendimiento de maíz por unidad de superficie, es necesario aumentar la aptitud combinatoria de las poblaciones base y la divergencia genética entre las mismas, para que sus cruzas presenten una mayor heterosis. Estos autores encontraron que a través de la selección recíproca recurrente, la aptitud combinatoria general de las poblaciones tendió a crecer de manera significativa en las variables rendimiento de grano (kg ha^{-1}) y prolificidad. Por lo tanto, la evaluación y selección de líneas es la etapa más importante, donde se ha tratado de implementar métodos simples e indirectos que permiten identificar los genotipos más sobresalientes por su productividad y aptitud combinatoria en sus combinaciones posibles (Mendoza *et al.*, 2000).

La diversidad genética bajo ciertos límites, es un elemento esencial para el desarrollo de nuevas líneas de maíz, ya que es un factor importante en el desarrollo de diferentes combinaciones híbridas, para dar origen a híbridos o variedades sintéticas sobresalientes (Hoxha *et al.*, 2004). Así mismo, el análisis de la diversidad genética contribuye a identificar líneas y grupos similares y por lo tanto, la formación de patrones heteróticos (Li *et al.*, 2004).

De tal manera que el proceso de selección es una etapa amplia y compleja en la identificación de las líneas más prometedoras para un carácter dado, y éste proceso debe estar enfocado a solucionar las necesidades que tiene el fitomejorador para cumplir con los objetivos del trabajo.

Heterosis

Para obtener mayores expresiones de heterosis o vigor híbrido, entre más divergentes sean las expresiones de un carácter en los progenitores, se espera una mayor expresión en el carácter del híbrido, debido a que la base genética fundamental de la manifestación de la heterosis es la heterocigosis en genes de herencia cuantitativa y en algunos casos en caracteres cualitativos. La heterosis se aplica principalmente en caracteres cuya expresión es compleja por los efectos acumulativos de genes en relación a la dominancia, aditividad y efectos epistáticos. La expresión final de la heterosis se debe a la sumatoria de todos los genes que intervienen en todas las variantes de acción de genes interalélicos e intralélicos (Robles, 1986).

Vasal y Córdova (1996) establecen que la magnitud de la heterosis exhibida por un cultivo, es extremadamente importante en el proceso de toma de decisiones para el inicio de esfuerzos en el desarrollo de híbridos, por lo que se necesita de germoplasma élite diverso para desarrollar nuevos progenitores o líneas. De igual manera, estos autores hacen referencia a los esquemas de mejoramiento intrapoblacional e interpoblacional para generar nuevas y mejores líneas en maíz, resaltando la importancia que tienen los efectos de aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE) en este proceso. Además, los híbridos formados entre líneas no emparentadas se comportan mejor que los híbridos formados con líneas relacionadas. Por lo tanto, la heterosis en maíz aumenta con el incremento en la divergencia genética de las poblaciones

progenitoras, a través de una amplia gama de diversidad. Pero esta divergencia debe estar dentro de ciertos límites, de lo contrario la expresión heterótica puede ser anulada por combinaciones discordantes en los híbridos F_1 .

Dado lo anterior, la clasificación de las líneas dentro de grupos heteróticos es esencial para determinar el potencial y utilidad de dichas líneas en el desarrollo de híbridos o sintéticos, siendo la aptitud combinatoria una forma de clasificación utilizada por el mejorador tradicional, la cual ha presentado grandes resultados (Fan *et al.*, 2003). Una forma de estimar la aptitud de las líneas es a través de cruzas de prueba utilizando probadores divergentes que permitirán estimar la distancia genética de las líneas involucradas pudiendo ser clasificadas en diferentes grupos heteróticos basándose en el comportamiento de las cruzas y los probadores (Soengas *et al.*, 2003).

Molina y Lobato (1998) establecen que la heterosis calculada en híbridos de cruzas simple en ocasiones es sobreestimada debido a la depresión endogámica que presentan las líneas progenitoras, lo que origina que no siempre los híbridos de mayor heterosis son los de mayor rendimiento. Por otro lado, también la heterosis puede ser subestimada, ocasionado por el uso de líneas vigorosas de alto rendimiento. Estos autores demostraron experimentalmente, que la heterosis (h^2) de cruzas simples de maíz basada en la aptitud combinatoria general (ACG) de las líneas progenitoras está positivamente más correlacionada con el rendimiento de grano que la heterosis

(h1) basada en el rendimiento *per se* de las líneas progenitoras ($r=0.961^{**}$ y $r=0.597^{**}$ para h2 y h1, respectivamente). Asimismo, con el uso de diferentes probadores se obtiene la máxima información de un conjunto de líneas, logrando seleccionar el germoplasma deseado y formar híbridos comerciales a corto plazo (Mendoza *et al.*, 2000).

Patrones heteróticos

La utilización de líneas de diferente origen permite explotar la gran diversidad genética presente en el maíz, por lo que el manejo apropiado de éste material puede incrementar la respuesta heterótica entre ellas (Bernardo, 2001). Sin embargo, es necesario conocer a qué grupo heterótico pertenece cada línea para determinar la relación que existen entre ellas y así poder explotar el fenómeno de la heterosis (Mickelson *et al.*, 2001).

Se llama patrón heterótico al cruzamiento entre materiales pertenecientes a un par de grupos heteróticos complementarios que genera descendencia que exhibe una alta heterosis y un excelente desempeño agronómico (Melchinger y Gumer, 1998). Este fenómeno es de gran importancia dentro de los programas de mejora genética de cultivos, ya que asegura el mejoramiento progresivo de las poblaciones, permitiendo la extracción de variedades superiores o para el desarrollo de líneas de alta

aptitud combinatoria general y específica, para su uso potencial en híbridos de alto rendimiento y buen comportamiento agronómico.

Ramos y Moreno (1994) mencionan que la identificación de patrones heteróticos y la estimación de parámetros genéticos, permiten maximizar la heterosis en cruza entre poblaciones o en híbridos de líneas puras; a tono con el planteamiento, estos autores evaluaron germoplasma de maíz proveniente de diferentes centros de investigación, y encontraron que los patrones heteróticos más sobresalientes fueron: Aranga x SSS-C; EPS6 x SG2; SG1 x SS-C; EPS6 x SS-C y SSS-C x LAN-C; los primeros cuatro corresponden al cruce de una población de endospermo liso por dentado y el quinto, es el conocido patrón heterótico de Stiff Stalk Synthetic x Lancaster.

Latournerie *et al.* (1998) explican que los fitomejoradores de maíz del trópico y subtropical, solo aprovechan la diversidad genética dentro de cada tipo de germoplasma. Estos autores realizaron un dialélico entre 12 líneas élite (cuatro del trópico y el resto del subtropical) y las evaluaron por su potencial de rendimiento de grano ($t\ ha^{-1}$) en dos ambientes del trópico y dos del subtropical. Los resultados que obtuvieron indican que la combinación entre germoplasma tropical x subtropical superó en cerca de media tonelada al rendimiento medio de tropical x tropical y subtropical x subtropical. Además, el cruzamiento entre las líneas de ambos grupos contribuyó a ampliar la adaptación de los nuevos híbridos.

Vasal *et al.* (1999) mencionan que de las investigaciones llevadas a cabo en el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) en la identificación de patrones heteróticos, se encuentra uno formado por una población de maíz amarillo del Bajío y otra población de grano amarillo, pero subtropical. Además, mencionan que en un programa de hibridación en maíz, es importante conocer la aptitud combinatoria del germoplasma y los patrones heteróticos que puedan existir en el mismo.

El conocimiento de la relación heterótica entre poblaciones es necesaria para explotar el germoplasma exótico inteligentemente (Mickelson *et al.*, 2001). Estos mismos autores mencionan que algunos patrones sólo son de importancia en regiones productoras específicas; mientras que otros son explotados en varios continentes, tales como los patrones heteróticos basados en Reid Yellow Dent y Lancaster Sure Crop de clima templado de los Estados Unidos de Norteamérica, y Tuxpeño y Estación Tulio Ospina (ETO) del trópico de México y sur de América.

En cuanto a la formación de híbridos interinstitucionales, existen antecedentes del buen comportamiento agronómico de cruzas entre maíces del Instituto Mexicano del Maíz (IMM) de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN) y el CIMMYT (Vergara *et al.*, 1998; Mendoza *et al.*, 1998; Valdes *et al.*, 2000). En estas investigaciones se establece que los híbridos formados entre líneas de estas dos instituciones presentan una excelente heterosis y buen potencial de rendimiento, que puede ser usado para la

formación de híbridos comerciales. Además de la posibilidad de realizar una mejor discriminación de las líneas en base a su aptitud combinatoria general.

El CIMMYT ha desarrollado y adoptado a los maíces con calidad proteica (QPM, por sus siglas en inglés) con la finalidad de incrementar el valor nutricional del maíz, a través del aumento de dos aminoácidos: Lisina y Triptofano, que son esenciales para el humano y los animales monogástricos. Este material genético lo componen poblaciones, complejos genéticos (pool), líneas e híbridos que están adaptados a ambientes tropicales y subtropicales, principalmente (Vasal *et al.*, 1993).

Otras instituciones en el mundo se han interesado también en este tipo de germoplasma QPM, como son: Texas A&M University (TAMU) y University of Natal, South Africa (SA). Bhatnagar *et al.* (2004) realizaron un trabajo con la finalidad de seleccionar progenitores y una estrategia para el desarrollo de híbridos, aprovechando la diversidad genética del germoplasma que presentan estas tres instituciones, tomando en cuenta la ACG y ACE, involucrando siete líneas blancas y nueve amarillas evaluadas por separado por medio del método 4 de Griffing. Estos autores encontraron que las líneas de los diferentes programas pueden representar grupos heteróticos potenciales para ser usados en el desarrollo de híbridos y como fuente de germoplasma.

No obstante la gran importancia que han tenido los patrones heteróticos en el mejoramiento del maíz, éstos no fueron establecidos sistemáticamente

sino empíricamente, relacionando la heterosis observada en cruzamientos con el origen de los padres. Este comportamiento de las cruzas depende de la ACG asociada a efectos aditivos y a la ACE que depende de diferencias en frecuencias génicas para alelos con dominancia parcial o completa entre el material probado (Nestares *et al.*, 1999).

Ordás (1991) realizó un estudio para determinar la relación heterótica entre germoplásma español y germoplásma de Estados Unidos de América. El autor llegó a la conclusión de que el material español puede enriquecer (o enriquecerse) la base genética de los programas de mejoramiento en corto tiempo para las zonas templadas, ya que presenta buena heterosis con el material de EUA. Además, menciona que la cantidad de heterosis mostrada en un híbrido depende principalmente de la divergencia genética de las variedades parentales de las cuales han sido extraídas.

La gran importancia que presentan los patrones heteróticos crea la necesidad de clasificar el material genético de un programa de mejoramiento dentro de grupos heteróticos bien definidos. Para tal fin, se recurre a la ACE de una serie de cruzamientos evaluados, ya que según Fan *et al.* (2004) cuando dos líneas poseen alta ACE en su cruce, éstas pueden ser clasificadas en diferente grupo heterótico. Por otro lado, si la cruce presente una baja ACE, las líneas progenitoras pertenecen al mismo grupo heterótico.

Análisis dialélicos

Griffing (1956) describió un procedimiento por el cual un grupo de p líneas endogámicas son escogidas y cruzadas entre ellas, creándose así un máximo de p^2 cruzas posibles, a las que denomino “cruzas dialélicas”. Los métodos experimentales que utilizan cruzas dialélicas pueden variar, dependiendo si los progenitores y/o las cruzas recíprocas F_1 se incluyen; con estas bases Griffing clasificó y desarrolló paso a paso el procedimiento del análisis de cuatro métodos posibles:

- Método I: Progenitores, un grupo de cruzas F_1 directas y un grupo F_1 recíprocas.
- Método II: Progenitores y cruzas F_1 directas.
- Método III: Cruzas F_1 directas y recíprocas.
- Método IV: Cruzas F_1 directas.

En su trabajo, Griffing sólo dió un ejemplo numérico del método IV, debido principalmente a que representa el sistema más comúnmente usado y a que los efectos genotípicos recíprocos generalmente no existen en datos de plantas.

Los cruzamientos dialélicos pueden ser usados en estudios genéticos para indagar la herencia de rasgos o características de importancia entre un grupo de genotipos. Específicamente las cruzas dialélicas fueron desarrollados

para estimar la aptitud combinatoria general de los padres e identificar al padre superior para ser usados en la formación de híbridos o sintéticos. El análisis de los datos del dialélico es usualmente realizado acorde a los métodos de Griffing, que particionan la variación total observada en efectos de ACG y ACE (Yan y Hunt, 2002).

Frecuentemente se emplean cruzamientos dialélicos para el estudio genético de las poblaciones biológicas. Los métodos, así como los problemas considerados han sido diversos. Algunos investigadores (Sprague y Tatum, 1942; Griffing, 1956; Henderson, 1963) han utilizado estos cruzamientos para definir y aplicar los conceptos de aptitud combinatoria general y específica para obtener procedimientos que permiten estudiar a los padres en particular.

Morata *et al.* (2003) mencionan que la aptitud o habilidad combinatoria de las líneas endocriadas es el factor determinante esencial de la utilidad futura de las líneas para híbridos, y las cruas dialélicas constituyen un procedimiento estándar de investigación en la genética de plantas y animales. Sin embargo, los autores consideran que solamente con las cruas directas del dialélico (excluyendo los cruzamientos recíprocos y los padres) se pueden obtener estimaciones correctas, debido a que algunas variables evaluadas no existen los efectos maternos, por lo que no se espera la ocurrencia de sesgo en las estimaciones de las F_1 por no incluir los recíprocos.

Efectos recíprocos

A lo largo de la historia de la genética, datos ocasionales han desafiado los principios básicos de la genética de la transmisión mendeliana, es decir, la producción del fenotipo mediante la transmisión de genes nucleares localizados en los cromosomas de ambos padres. En lugar de esto último, se ha observado una aparente influencia extranuclear o extracromosómica sobre el fenotipo, debido principalmente a: 1) la influencia materna, que es consecuencia del efecto en las primeras etapas de desarrollo de los productos almacenados de genes nucleares de la hembra y; 2) la herencia de organelos, consecuencia de la expresión del ADN que tienen mitocondrias y cloroplastos.

El primer caso mencionado anteriormente, llamado también influencia materna, implica que el fenotipo de un descendiente para un carácter dado está fuertemente influenciado por el genotipo nuclear de la madre, en donde la información genética de los gametos femeninos se transcribe, y estos productos génicos (proteínas o mRNA aún no traducidos) están presentes en el citoplasma del óvulo. Después de la fecundación, estos productos influyen patrones o caracteres que se establecen durante el desarrollo temprano del nuevo individuo (progenie).

En el segundo caso, los patrones de herencia se basan en la transmisión uniparental (normalmente las hembras) de la información genética que se encuentra en los organelos citoplasmáticos: las mitocondrias y los cloroplastos.

En donde los genes del ADN mitocondrial (mtADN) codifican los ARN ribosómicos, para más de 20 tARN, y para numerosos productos necesarios para las funciones de respiración celular de estos orgánulos.

El ADN cloroplástico (cpADN) contiene productos génicos que actúan en la síntesis de proteínas; además, codifica al menos 25 tipos de tARN y varias proteínas ribosómicas específicas de los ribosomas de los cloroplastos. Es importante señalar que la subunidad pequeña de la enzima fotosintética más importante (ribulosa-1-5-difosfato carboxilasa, RuBP) está codificada por un gen nuclear, mientras que la subunidad mayor está codificada por el cpADN (Klug y Cummings, 1999).

Corey *et al.* (1976) mencionan que de los rasgos cuantitativos que se han examinado genéticamente en diversos cultivos, sólo se ha hecho énfasis en la ACG y ACE, ignorando los efectos recíprocos y maternos. Estos autores encontraron que en *Arabidopsis thaliana* (L) se presentaron efectos recíprocos y maternos en todas las variables que incluyeron en su estudio, debido a la diferencia del citoplasma materno y al ambiente maternal provisto por el desarrollo de la semilla por el progenitor hembra.

En algunos trabajos se ha observado la importancia que tienen los efectos recíprocos en algunos caracteres de interés en maíz, tal el es caso de Kang *et al.* (1995) que evaluaron el comportamiento de 90 cruza para la resistencia al gorgojo de maíz F₁, provenientes del cruzamiento directo y

recíproco de 10 líneas, analizados bajo el método 3 modelo 1 de Griffing. Estos autores encontraron que los efectos recíprocos explicaron el 34.6 % de la variabilidad encontrada en las cruzas F_1 ; además, hallaron que algunas líneas presentaron efectos diferentes de ACG cuando se utilizaron como machos y como hembras, resaltando los efectos maternos presentes en ellas. Por otro lado, también las cruzas F_1 , exhibieron diferencias en las cruzas directas y recíprocas en cuanto a su aptitud combinatoria específica.

Dhliwayo *et al.* (2005) estudiaron la resistencia al gorgojo de maíz en 182 cruzas F_2 provenientes del apareamiento de 14 líneas élite, bajo el método 3 de Griffing, pero con la diferencia de que los efectos recíprocos fueron ortogonalmente subdivididos en efectos maternos y no maternos, en donde los primeros se deben al efecto promedio usando los padres como hembra o bien como macho en sus híbridos, y los efectos no maternos son los efectos específicos recíprocos o la desviación de los efectos maternos. Los resultados explican entre otras cosas, que los efectos maternos y los no maternos fueron de gran importancia en la variación mostrada por los materiales evaluados. Además, con los efectos de ACG y maternos de cada línea, determinaron que algunas de ellas se comportan de diferente manera sí se utilizan como macho o como hembra, debido a la importancia que tiene el pericarpio para proteger al grano.

En cuanto a la calidad física y fisiológica de la semilla, que ha permitido una selección más apropiada de híbridos sobresalientes, Estrada *et al.* (1999)

mencionan que la constitución genotípica de la semilla es decisiva para su desempeño germinativo, ya sea por preservar adecuadamente sus sistemas metabólicos pese al envejecimiento, o bien, para subsanar los daños que pudieran ocurrir en ella durante la fase inicial de la germinación, donde juega un papel importante el endospermo. Estos autores también señalan que la calidad física de la semilla se ve afectada al invertir el orden de los progenitores, debido al fenómeno de xenia y a la herencia materna.

Bulant *et al.* (2000) definen al fenómeno de xenia como el efecto de los genes del padre masculino en el desarrollo de frutos o semillas. Estos autores han resaltado la importancia que tiene este efecto en el maíz, ya que la duración del periodo de llenado de grano y la tasa de acumulación del almidón, determinan el peso seco del grano; y ambos procesos están influenciados por los genes del padre masculino.

Anteriormente en otros estudios (Poneleit y Egli, 1983) se determinó que el periodo de llenado de grano tiene una alta relación con el potencial de rendimiento en maíz, y que este tiempo de llenado estaba influenciado por efectos recíprocos, considerando incluso efectos maternos, pero se desconocía el efecto de xenia.

El desarrollo de la semilla empieza con la doble fertilización en el saco embrionario por dos células espermáticas del grano de polen. El desarrollo de la semilla, depende no solamente de la acción de los genes que resultan del

embrión y el endospermo, sino también de la acción de los genes maternos. Estos genes, presentan tres clases de efectos en las angiospermas: 1) requeridos en el esporofito para el desarrollo del saco embrionario; 2) los requeridos en el esporofito materno para un desarrollo normal del embrión y; 3) los que se requieren en el gametofito femenino para un desarrollo del embrión. Por lo que es importante definir qué progenitor será usado como hembra y cual como macho en todo programa de hibridación (Evans y Kermicle, 2001).

Kang *et al.* (1999) utilizaron el método 3 modelo 1 de Griffing en siete líneas de maíz para estimar los efectos de ACG, ACE y recíprocos para medir la resistencia al acame del tallo a través del pinchazo de éste en el tercer entrenudo y en el entrenudo de la inserción de la mazorca. Los análisis de varianza y de aptitud combinatoria los realizaron con el programa SAS-DIALLEL (Zhang y Kang, 1997), que permitió la partición de los efectos recíprocos en efectos maternos y no maternos.

Estos autores encontraron que componentes del citoplasma, mitocondriales o cloroplásticos, así como factores genéticos extranucleares o la interacción entre los productos de genes nucleares y plasmógenes, fueron importantes en determinar la resistencia al pinchazo del tallo. Estos factores fueron influenciados por el factor ambiental, por hallar diferencias significativas en las interacciones año x efecto maternal y año x efectos no maternales en ambas variables.

Zhang y Kang (1997) mencionan que los diseños dialélicos son frecuentemente usados por los mejoradores de plantas para obtener información genética como efectos genéticos o estimaciones de aptitud combinatoria general y específica y heredabilidad. Estos autores señalan que Griffing (1956) al describir los modelos estadísticos para analizar sus cuatro diseños dialélicos, solo consideró un año o una localidad y que normalmente estos estudios involucran varios años o localidades. Por tal motivo, estos autores generaron un programa para SAS (Statistical Analysis System) el DIALLEL-SAS, el cual permite analizar los cuatro métodos dialélicos involucrando más de un ambiente. Además, para los métodos 1 y 3, los efectos recíprocos se pueden particionar en efectos maternos y no maternos.

Si bien el DIALLEL-SAS facilitó mucho el trabajo de los investigadores, presentaba el inconveniente de que se tenía que estar cambiando algunas instrucciones del programa cuando se quería involucrar un número diferente de progenitores y/o ambientes dados; estas modificaciones resultaban ser extensas y laboriosas. Por otro lado, sólo se conseguían analizar modelos con efectos fijos. Por estas razones, Zang *et al.* (2005) generaron el DIALLEL-SAS05, el cual analiza los 4 métodos dialélicos de Griffing, tanto para modelos fijos como aleatorios, así como los análisis II y III de Gardner y Eberhart; se pueden involucrar de 4 a 12 progenitores en los análisis, e información de más de un ambiente; si se considera el modelo como de efectos aleatorios, el programa estima las varianzas de ACG (σ_g^2) y ACE (σ_s^2).

Pollak *et al.* (1991) compararon las combinaciones heteróticas de cuatro poblaciones de maíz. Dos pertenecientes al Caribe (una de grano dentado y otra de grano cristalino) y dos poblaciones adaptadas al trópico (compuestas por germoplasma tropical y templado). Los autores utilizaron el método 1, modelo 1 de Griffing, para las variables rendimiento de grano y altura de planta y mazorca, evaluadas en dos localidades y dos años. Los efectos recíprocos y maternos presentaron diferencias altamente significativas para las tres variables, así como en su interacción con los ambientes, aunque no se detalla a qué se debió dicha situación.

González *et al.* (2000) mencionan que existe controversia en el uso de los experimentos de cruza dialélicas con relación a la selección del diseño, la naturaleza de la población bajo estudio y el tipo de análisis y las suposiciones que deberán satisfacerse para su interpretación. Estos autores realizaron un trabajo con el objetivo de hacer inferencias sobre la estructura genética de ocho líneas de maíz y sus híbridos de cruza simple a partir de los efectos y varianzas de ACG y ACE, bajo el método I de Griffing. Se encontraron efectos maternos significativos para número de hileras por mazorca, además, de efectos recíprocos significativos en longitud, peso de olote y rendimiento de grano por mazorca, lo cual sugiere que los progenitores usados como hembras o como machos originan cruza diferentes.

La presencia de efectos recíprocos en la expresión de los fenotipos está bajo influencia del material genético involucrado en el estudio, y afecta de

manera diferente a los caracteres en observación. Por lo tanto, antes de iniciar un programa de mejoramiento genético debe de conocerse la magnitud de los efectos recíprocos y, en base a los resultados, tomar las decisiones que mejor convengan al fitomejorador.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

Material genético

Este trabajo partió de 10 líneas endogámicas derivadas del grupo de maíz enano del Programa Bajío del Instituto Mexicano del Maíz “Dr. Mario E. Castro Gil” (IMM) de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN), y 9 líneas endogámicas QPM (Quality Protein Maize) procedentes del Programa del Subtrópico del Centro Internacional de Mejoramiento del Maíz y Trigo (CIMMYT). La genealogía de los materiales se presenta en Cuadro 3.1.

Las líneas del IMM fueron derivadas de una población de plantas braquíticas, entrenudos cortos debajo de la mazorca y de hojas erectas y espiga compacta, características que les permite soportar altas densidades de siembra, con grano de color blanco semidentado. Estas líneas presentan una madurez fisiológica de precoz a intermedia, y tienen una gran adaptación al Bajío mexicano.

Las líneas QPM del CIMMYT fueron derivadas de un complejo racial de poblaciones adaptadas al subtrópico. Estas líneas presentan una madurez fisiológica intermedia a tardía, con granos blancos cristalinos, semicristalinos,

dentados y semidentados. Con un contenido de proteína cruda en el grano de 10 a 11 %, con niveles de triptofano y lisina de 0.91 y 4.1 %, respectivamente.

Cuadro 3.1. Genealogía de las líneas de los dos grupos germoplásmicos bajo estudio.

Grupo Enano		Grupo QPM	
Línea	Genealogía	Línea	Genealogía
1	MLS4-1	11	CML-173
2	LBCPC4S4	12	CML-174
3	255-18-19-60-A-A	13	6310*Bulk-2
4	PE-202-1	14	6310*Bulk-3
5	PE-212-1	15	CML-181
6	PE-112-3	16	6310*Bulk-11
7	PE-114-2	17	6310*Bulk-12
8	PE-112-7	18	6320-3
9	PE-114-3	19	6320-6
10	PE-210-5		

La formación de las cruzas simples se llevó a cabo en el ciclo agrícola O-I del 2003-2004 en el campo experimental de la UAAAN ubicado en Tepalcingo, Mor. Las líneas fueron sembradas en un arreglo de padres apareados de un surco para facilitar la polinización y a dos fechas de siembra para asegurar la coincidencia en la floración. En cada surco fueron depositadas 30 semillas, para tener suficientes plantas y lograr en su momento suficiente semilla por crusa.

Los cruzamientos de las líneas se realizaron en forma directa y recíproca dentro de cada grupo germoplásmico, así como entre ambos grupos, con la finalidad de estimar efectos recíprocos.

Para la evaluación de las cruzas simples resultantes se incluyeron también seis testigos, cinco fueron híbridos pertenecientes al IMM de los cuales, dos son comerciales y tres experimentales; y el otro, fue un híbrido comercial de una compañía privada. La genealogía de estos materiales se encuentra concentrada en el Cuadro 3.2.

Cuadro 3.2. Genealogía de los híbridos utilizados como testigos, procedencia y tipo de cruce.

Testigo	Nombre	Categoría	Procedencia	Tipo
T1	AN-447	Comercial	IMM-UAAAN	Triple
T2	AN-450	Experimental	IMM-UAAAN	Triple
T3	AN-451	Experimental	IMM-UAAAN	Triple
T4	AN-452	Comercial	IMM-UAAAN	Doble
T5	AN-453	Experimental	IMM-UAAAN	Triple
T6	A7573	Comercial	Asgrow-Monsanto	Triple

Ubicación del sitio experimental

Para la evaluación del material experimental, se utilizaron dos localidades representativas del Bajío mexicano que fueron: Juventino Rosas, Gto. y La Piedad, Mich., y una localidad contrastante a las dos primeras, representante de la región Ixtlera del Norte de México (El Prado, Galeana, N.L.). La descripción general de las condiciones ambientales de cada localidad se presenta en el Cuadro 3.3.

Cuadro 3.3. Localización geográfica y condiciones agroecológicas de las localidades utilizadas en el estudio.

	Juventino Rosas, Gto.	La Piedad, Mich.	El Prado N.L.
Coordenadas geográficas:			
Latitud (Norte)	20°38′	20°20′	24°49′
Longitud (Oeste)	101°00′	102°46′	100°4′
Altitud (msnm)	1,697	1,695	1,854
Descripción climática:			
Temperatura media anual (°C)	18.5	19.9	18.9
Precipitación media anual (mm)	727	935	393
Tipo de clima	(A) C (W ₀) W (e) g	(A)C(W ₁)(W)a(e)g	BS ₀ h x' (e)

Fuente: García, 1987.

Diseño experimental

El establecimiento de los experimentos se realizó bajo un diseño de bloques incompletos con arreglo alfa látice (0,1) (Barreto, 1999) con dos repeticiones por localidad. La parcela experimental consistió en un surco de 5 m, donde se sembraron 42 semillas (dos por golpe) espaciadas a 19 cm, para posteriormente dejar a una planta por sitio y así asegurar un número adecuado de plantas (21) por parcela. El espaciamiento entre surcos fue de 75 cm para Juventino Rosas y La Piedad, mientras que para El Prado fue de 92 cm.

Siembra

Las fechas de siembra en cada localidad fueron:

Juventino Rosas, Gto.: 11 de mayo del 2004.

La Piedad, Mich.: 18 de mayo del 2004.

El Prado, Galeana, N.L.: 16 de mayo del 2004.

Fertilización

La fórmula de fertilización aplicada fue de 180-90-90 para las dos primeras localidades, y de 120-60-60 para El Prado, aplicando la mitad de nitrógeno con todo el fósforo y potasio a la siembra, la otra mitad de nitrógeno se aplicó al primer cultivo.

Riegos

En las localidades del Bajío se sembró en seco y posteriormente se aplicó el riego de emergencia de plantas. En el Prado, debido a las condiciones del suelo, tuvo que sembrarse en tierra benida. Los riegos subsecuentes, así como la lámina de riego aplicada al cultivo varió en función de las condiciones climáticas de cada localidad.

Labores culturales

Las labores culturales y la aplicación de herbicidas y pesticidas para el cultivo, fueron aplicados en forma oportuna y de acuerdo a las necesidades en

cada localidad de estudio, buscando obtener los mejores resultados, haciendo énfasis en las etapas tempranas del cultivo.

Variables a considerar

Las características agronómicas que se tomaron en cuenta, fueron las que se consideran de mayor importancia en la selección de los materiales de interés, mismas que se mencionan a continuación:

Floración masculina (DFM): Son los días transcurridos desde la fecha de siembra hasta que el 50 % de las plantas de la parcela experimental se encuentren en antesis.

Altura de planta y de mazorca (AP, AM): Longitud existente entre la base del tallo y la hoja bandera y la base del tallo hasta la inserción de la mazorca principal, respectivamente. La medida se hace en una planta representativa de la parcela y se expresa en centímetros.

Relación altura de mazorca-planta (RMP): Es un valor indicativo de la altura que tiene la mazorca con respecto a la altura de la planta. Este valor es expresado en por ciento.

Peso de campo (PC): Es el peso de las mazorcas cosechadas en cada parcela al momento de la cosecha y está expresado en kilogramos.

Humedad de grano (H): Es el por ciento de humedad contenida en el grano al momento de la cosecha. La medida se obtuvo con el aparato Dickey John, a partir de una muestra aleatoria de grano de varias mazorcas de cada parcela.

Rendimiento de mazorca al 15.5% de humedad (REND): Valor que se obtiene de multiplicar el valor de peso seco por un factor de conversión, las fórmulas para estimar cada uno se describen a continuación:

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

$$PS = \{(H - 100) / 100\} \times PC$$

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

$$FC = 10000 / (APU \times 0.845 \times 1000)$$

donde:

APU=Área de parcela útil, determinado por la distancia entre surcos por la distancia entre plantas y por el número de plantas por parcela; 0.845=Constante para obtener el rendimiento al 15.5 % de humedad; 1000=Coeficiente para obtener el rendimiento en t ha⁻¹; 10,000=Superficie de una hectárea en m².

En las tres localidades el establecimiento del experimento no permitió, obtener el número perfecto de plantas por parcela (21). Para subsanar este déficit se realizó un análisis de covarianza por localidad. Y el rendimiento fue ajustado sólo en los casos en donde se documentaron diferencias significativas, a través de la siguiente fórmula:

$$\hat{Y}_i = Y_i - \beta(x_i - \bar{x})$$

donde:

\hat{Y}_i =Rendimiento ajustado; Y_i =Rendimiento sin ajustar del i-ésimo tratamiento;
 β =Coeficiente de regresión; x_i =Número de plantas cosechadas en el i-ésimo;
tratamiento; \bar{x} =Media del número de plantas por localidad.

Predicción de cruzas simples

Con base al número de líneas de los grupos bajo estudio y por los tipos de apareamiento utilizados, se programó obtener 90 cruzas simples para el grupo enano y para la craza del grupo enano x QPM (en forma directa y recíproca) y; 72 cruzas para el grupo QPM. Sin embargo, no fue posible generar todos los cruzamientos ó en algunos casos, se obtuvo poca semilla de la craza.

Por lo tanto, se predijo el comportamiento de las cruzas faltantes a través del método de la suma de los efectos de la aptitud combinatoria general de los progenitores (PR₂) descrito por Griffing (1956) y aplicado por Guerrero (2002) por medio de la ecuación siguiente:

$$\hat{CS}_{ij} = \mu + G_i + G_j$$

Donde:

CS_{ij} =Comportamiento predicho de la craza simple, expresado como una desviación con respecto a la media; μ =Media general; G_i =Promedio en combinaciones híbridas de la línea L_i , expresado como desviaciones respecto a la media; G_j =Promedio en combinaciones híbridas de la línea L_j , expresado como desviaciones con respecto a la media.

Análisis de la Información

Los datos de los 348 genotipos evaluados (incluyendo las cruzas de prueba y los testigos) fueron analizados bajo un diseño de bloques completamente al azar con el programa SAS versión 9.1, en forma individual (por localidad) y en forma combinada a través de las tres localidades.

El modelo lineal para el análisis combinado fue el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + L_i + \beta_{j(i)} + G_k + LG_{ik} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde:

Y_{ijk} = Variable aleatoria observable correspondiente a la i -ésima localidad, al j -ésimo bloque dentro de cada localidad, al k -ésimo genotipo y al interacción de la i -ésima localidad por el k -ésimo genotipo; μ = Media general; L_i = Efecto de la i -ésima localidad; $\beta_{j(i)}$ = Efecto del j -ésimo bloque dentro de la i -ésima localidad. G_k = Efecto del k -ésimo genotipo; LG_{ik} = Efecto conjunto de la i -ésima localidad y el k -ésimo genotipo; ε_{ijk} = Error experimental.

$i = 1, 2, \dots, L$, Localidades.

$j = 1, 2, \dots, r$, Bloques.

$k = 1, 2, \dots, G$, Genotipos.

Para obtener una mejor información del análisis de varianza, la fuente de variación genotipos se subdividió en cuatro componentes que fueron: grupo enano (A); grupo QPM (B); interacción entre los grupos AxB y BxA; y testigos, así como por cuatro contrastes diseñados para estos grupos.

Debido a la alta variación genética que presentaron cada uno de los grupos anteriores y tomando en cuenta la forma de apareamiento utilizado, fue

posible analizar estos elementos en forma independiente. Para los componentes A y B se utilizó el método 3 de Griffing (Griffing, 1956) y para las componentes AxB y BxA, se empleó el correspondiente a línea x probador (Singh y Chaudhary, 1985).

Diseños dialélicos de Griffing

El sistema de apareamiento practicado dentro de cada grupo siguiendo el diseño 3 de Griffing, permitió generar cruzas directas y recíprocas a partir de p líneas progenitores, originando $p(p-1)$ genotipos diferentes. Por otra parte, considerando que las líneas paternas y maternas no fueron tomadas al azar dentro de cada grupo, es decir, no representan una muestra aleatoria, los datos fueron analizados bajo el Modelo I (modelo fijo). El modelo genético combinado a través de localidades utilizado es como sigue:

$$Y_{ijklm} = \mu + l_i + \beta_{j(i)} + g_k + g_l + s_{kl} + m_m + lg_{ik} + lg_{il} + ls_{ikl} + lm_{im} + \epsilon_{ijklm}$$

donde: Y_{ijklm} =Variable de respuesta; μ =Efecto de la media general; l_i =Efecto de la i -ésima localidad; $\beta_{j(i)}$ =Efecto del j -ésimo bloque dentro de la i -ésima localidad; g_k =Efecto de la aptitud combinatoria general del padre k ; g_l =Efecto de la aptitud combinatoria general del padre l ; s_{kl} =Efecto de la aptitud combinatoria específica de los padres k y l ; m_m =Efecto recíproco; lg_{ik} =Efecto de la interacción

entre la i -ésima localidad y la aptitud combinatoria general del padre k ; lg_{ij} =Efecto de la interacción entre la i -ésima localidad y la aptitud combinatoria general del padre l ; ls_{ikl} =Efecto de la interacción entre la i -ésima localidad y la aptitud combinatoria específica de los padres k y l ; lm_{im} =Efecto de la interacción entre la i -ésima localidad y el efecto recíproco y ; ε_{ijklm} =Error experimental.

Los efectos fueron estimados de la siguiente manera:

$$\hat{\mu} = \frac{1}{p(p-1)} X_{..}$$

$$\hat{g}_i = \frac{1}{2p(p-2)} [p(X_{i.} + X_{.i}) - 2X_{..}]$$

$$\hat{s}_{ij} = \frac{1}{2}(X_{ij} + X_{ji}) - \frac{1}{2(p-2)}(X_{i.} + X_{.i} + X_{.j} + X_{.j}) - \frac{1}{(p-1)(p-2)} X_{..}$$

$$\hat{r}_{ij} = \frac{1}{2}(X_{ij} - X_{ji})$$

Los efectos recíprocos fueron subdivididos en efectos maternos y no maternos, siguiendo la estrategia de Cockerham y Weir (1977) explicada por Martínez (1983) con la finalidad de medir la contribución de estos efectos en la expresión final de los híbridos.

Los efectos de las varianzas se estimaron de la siguiente manera:

$$\text{var } (\hat{\mu}) = \frac{1}{p(p-1)}\sigma^2$$

$$\text{var } (\hat{g}_i) = \frac{p-1}{2p(p-2)}\sigma^2$$

$$\text{var } (\hat{s}_{ij}) = \frac{p-3}{2(p-1)}\sigma^2 \quad (i \neq j)$$

$$\text{var } (\hat{r}_{ij}) = \frac{1}{2}\sigma^2 \quad (i \neq j)$$

$$\sigma^2 = CME/lr$$

Donde: CME=cuadrado medio del error experimental; l=localidades; r=bloques.

La estructura del análisis de varianza del diseño 3 de Griffing modelo I, se presenta en el Cuadro 3.4.

Cuadro 3.4. Estructura del análisis genético combinado a través de localidades del método 3 de Griffing, modelo I.

Fuentes de variación	g.l.
Localidades (Loc)	l-1
Bloques/Loc	l(r-1)
Cruzas	p(p-1)
ACG	p-1
ACE	p(p-3)/2
ER	p(p-1)/2
MAT	p-1
NMAT	(p-1)(p-2)/2
Cruzas x Loc	p(p-1)(l-1)
ACG x Loc	(p-1)(l-1)
ACE x Loc	p(p-3)(l-1)/2
ER x Loc	p(p-1)(l-1)/2
MAT x Loc	(p-1)(l-1)
NMAT x Loc	(p-1)(p-2)(l-1)/2
Error	{p(p-1)}{l(r-1)}

g.l.=Grados de libertad; ACG=Aptitud combinatoria general; ACE=Aptitud combinatoria específica; ER=Efectos recíprocos; MAT=Efectos maternos; NMAT=Efectos no maternos.

El análisis aplicado correspondiente al diseño 3 en este trabajo de investigación tiene el inconveniente de que los efectos recíprocos, maternos y no maternos fueron calculados a través del comportamiento promedio de las cruzas para cada variable; mientras que los estimados de aptitud combinatoria (ACG y ACE) se obtuvieron considerando a las cruzas directas y las recíprocas, sin que se pueda medir el grado de diferenciación entre estos estimados al invertir la dirección del cruzamiento.

La comparación entre los efectos de ACG y ACE se realizó al analizar en forma separada los cruzamientos directos y recíprocos, bajo el método 4 de Griffing modelo I, con la finalidad de establecer una correlación de Spearman (de orden) entre los valores de ACG y ACE de líneas y cruzas, respectivamente entre ambos cruzamientos, independientemente si los efectos recíprocos fueron ó no de importancia en los grupos germoplásmicos enano y QPM. La estructura del análisis de varianza del diseño 4 de Griffing, modelo I, se presenta en el Cuadro 3.5.

El modelo genético utilizado para el método 4 fue el siguiente:

$$Y_{ijkl} = \mu + l_i + \beta_{j(i)} + g_k + g_l + s_{kl} + lg_{ik} + lg_{il} + ls_{ikl} + \varepsilon_{ijkl}$$

donde:

Y_{ijkl} =Variable de respuesta; μ =Efecto de la media general; l_i =Efecto de la i -ésima localidad; $\beta_{j(i)}$ =Efecto del j -ésimo bloque dentro de la i -ésima localidad; g_k =Efecto de la aptitud combinatoria general del padre k ; g_l =Efecto de la aptitud combinatoria general del padre l ; s_{kl} =Efecto de la aptitud combinatoria específica de los padres k y l ; lg_{ik} =Efecto de la interacción entre la i -ésima localidad y la aptitud combinatoria general del padre k ; lg_{il} =Efecto de la interacción entre la i -ésima localidad y la aptitud combinatoria general del padre l ; ls_{ikl} =Efecto de la interacción entre la i -ésima localidad y la aptitud combinatoria específica de los padres k y l ; ε_{ijkl} =Error experimental.

Cuadro 3.5. Estructura del análisis genético combinado a través de localidades del método 4 de Griffing, modelo I.

Fuentes de variación	g.l.
Localidades (Loc)	$l-1$
Bloques/Loc	$l(r-1)$
Cruzas	$p(p-1)/2$
ACG	$p-1$
ACE	$p(p-3)/2$
Cruzas x Loc	$p(p-1)(l-1)$
ACG x Loc	$(p-1)(l-1)$
ACE x Loc	$p(p-3)(l-1)/2$
Error	M

g.l.=Grados de libertad; ACG=Aptitud combinatoria general; ACE=Aptitud combinatoria específica.

Los efectos fueron estimados de la siguiente manera:

$$\mu = \frac{1}{p(p-1)} X_{..}$$

$$\hat{g}_i = \frac{1}{p(p-2)} [pXi_{.} - 2X_{..}]$$

$$\hat{s}_{ij} = X_{ij} - \frac{1}{(p-2)}(X_{i.} + X_{.j}) + \frac{2}{(p-1)(p-2)} X_{..}$$

Los efectos de las varianzas fueron estimados de la siguiente manera:

$$\text{var } (\hat{\mu}) = \frac{2}{p(p-1)} \sigma^2$$

$$\text{var } (\hat{s}_i) = \frac{p-1}{2p(p-2)} \sigma^2$$

$$\text{var } (\hat{s}_{ij}) = \frac{p-3}{(p-1)} \sigma^2 \quad (i \neq j)$$

$$\sigma^2 = CME/lr$$

Donde: CME=cuadrado medio del error experimental; l=localidades; r=bloques.

Los diseños dialélicos de Griffing fueron analizados con la rutina computacional DIALLEL-SAS05, propuesto por Zhang *et al.* (2005).

Análisis línea por probador

El conjunto que formó el cruzamiento entre los dos grupos (grupo enano y QPM) también se realizó en forma directa y recíproca; en el primer caso las líneas enanas fueron hembras y las líneas QPM fueron machos (AxB), en el

segundo caso, las líneas QPM fueron hembras (BXA) y fueron analizados en forma independiente bajo el análisis línea por probador propuesto por Singh y Chaudhary (1985). El modelo utilizado se describe a continuación y la estructura del análisis de varianza combinado de línea x probador, se presenta en el Cuadro 3.6.

$$Y_{ijkl} = \mu + A_i + \gamma_{j(i)} + l_k + p_l + lp_{kl} + Al_{ik} + Ap_{il} + Alp_{ikl} + \varepsilon_{ijkl}$$

donde:

Y_{ijkl} =Variable de respuesta; μ =Efecto de la media general; A_i =Efecto de la i -ésima localidad; $\gamma_{j(i)}$ =Efecto del j -ésimo bloque dentro de la i -ésima localidad; l_k =Efecto de la k -ésima línea; p_l =Efecto del l -ésimo probador; lp_{kl} =Efecto de la interacción entre la k -ésima línea y el l -ésimo probador; Al_{ik} =Efecto de la interacción entre la i -ésima localidad y la k -ésima línea; Ap_{il} =Efecto de la interacción entre la i -ésima localidad y el l -ésimo probador; Alp_{ikl} =Efecto de la interacción entre la i -ésima localidad, la k -ésima línea y el l -ésimo probador; y; ε_{ijkl} =Error experimental.

Cuadro 3.6. Estructura del análisis combinado a través de localidades del diseño línea por probador, considerando a las líneas y probadores como efectos fijos.

Fuentes de variación	g.l.
Localidades (Loc)	A-1
Bloques/Loc	A(r-1)
Cruzas	c-1
Línea (L)	l-1
Probador (P)	p-1
L x P	(l-1)(p-1)
Cruzas x Loc	(c-1)(A-1)
L x Loc	(l-1)(A-1)
P x Loc	(p-1)(A-1)
L x P x Loc	(l-1)(p-1)(a-1)
Error	

Los efectos fueron estimados de la siguiente manera:

$$g_l = \frac{X_{i...}}{\text{Pr } L} - \frac{X_{....}}{l \text{ Pr } L}$$

$$g_p = \frac{X_{.j..}}{lrL} - \frac{X_{....}}{l \text{ Pr } L}$$

$$s_h = \frac{X_{ij..}}{rL} - \frac{X_{i...}}{\text{Pr } L} - \frac{X_{.j..}}{lrL} + \frac{X_{....}}{l \text{ Pr } L}$$

Donde:

g_l =Aptitud combinatoria general de las líneas; g_p =Aptitud combinatoria general de los probadores; s_h =Aptitud combinatoria específica de los híbridos; l =Número de líneas; P =Número de probadores; r =Número de bloques; L =Número de localidades.

Aunque este diseño no involucra el cálculo de efectos recíprocos, tal y como lo propone Griffing en sus diseños dialélicos, sí se puede hacer uso de los principios que este último autor propone para la estimación de los mencionados efectos, dado que se tienen las medias de cruzamientos directos y recíprocos, auxiliándose de pruebas de *t* para la identificación de diferencias significativas.

Interacción genotipo x ambiente

Para lograr un mayor muestreo del comportamiento del material genético existente entre las cruza directas y recíprocas para cada grupo (Enano y QPM) y entre grupos, se consideró la interacción genotipo x ambiente, independientemente si es estadísticamente significativa o no para la variable rendimiento (REND). La interacción fue analizada bajo el modelo “Regresión en los Sitios” (SREG) propuesto por Crossa *et al.* (2002) utilizando la rutina para SAS propuesto por Burgueño *et al.* (2003) con el siguiente modelo estadístico:

$$Y_{ij} = \mu + e_j + \sum_{k=1}^n \lambda_k \alpha_{ik} \gamma_{jk} + R_{ij}$$

Para lograr una mejor apreciación de los gráficos biplot GGE generados por el modelo SREG para cada tipo de cruza, fueron divididos los valores característicos entre 1.5 para reducir la magnitud de los vectores característicos y ampliar la resolución del gráfico al acortarse los vectores correspondientes a las localidades.

Prueba de t-Student

A partir de los análisis por separado de las cruza directas y recíprocas de los diseños dialélicos y de línea x probador, se obtuvieron dos estimados de ACG y ACE para cada línea y cruza, respectivamente, de tal manera que se realizó una prueba de t para determinar si las diferencias son estadísticamente considerables; es decir, si los efectos son notablemente grandes que permitan concluir que es poco razonable que las diferencias sean mera consecuencia de la aleatoriedad.

Dado que las muestras presentaron varianzas desiguales ($\sigma_1^2 \neq \sigma_2^2$) se probó la hipótesis usando las estimaciones muestrales de las varianzas, calculada de la siguiente manera:

$$ee_{(x_1-x_2)} = \sqrt{ee(x_1)^2 + ee(x_2)^2}$$

Después se calculó t' con la siguiente ecuación:

$$t' = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{ee_{(\bar{x}_1-x_2)}}$$

Donde la prima indica que el criterio no se distribuye estrictamente como la t de Student, sino como una aproximación a la misma.

Para determinar el valor crítico de t' se consideró una suma ponderada de valores de t tabulados con $gl = n_i - 1$, y ponderaciones $w_i = s_i^2/n_i$, $i = 1, 2$, y el resultado de esa suma se divide por la suma de las ponderaciones, o se usa una t tabulada con “gl efectivos” (Steel y Torrie, 1985) calculados de la siguiente manera:

$$gl \text{ efectivos} = \frac{[(ee(x_1) + ee(x_2))]^2}{[(ee(x_1))^2/(n_1 - 1)] + [(ee(x_2))^2/(n_2 - 1)]}$$

Es improbable que los grados de libertad efectivos sean un entero, así que fue necesario redondear o interpolar. La prueba resultante tiene una tasa de error α , aproximadamente igual al de t o los t tabulados usados en la determinación del valor crítico.

Coeficiente de correlación de los rangos de Spearman

Debido a que las líneas y cruces tuvieron un estimado de ACG y ACE diferente al ser considerados como machos o como hembras, se determinó un coeficiente de correlación de Spearman (r_s) para determinar si existió un cambio

de orden al invertir el orden de los progenitores. Dicho coeficiente, es una medida de asociación lineal que utiliza los rangos, números de orden, de cada grupo de sujetos y compara dichos rangos. El cálculo del coeficiente viene dado por:

$$r_s = 1 - \frac{6 \sum d_i^2}{n(n^2 - 1)}$$

en donde $d_i = r_{xi} - r_{yi}$ es la diferencia entre los rangos de X e Y.

Los valores de los rangos se colocan según el orden numérico de los datos de la variable. La interpretación del coeficiente r_s de Spearman es similar a la de Pearson: Valores próximos a 1 indican una correlación fuerte y positiva. Valores próximos a -1 indican una correlación fuerte y negativa. Valores próximos a cero indican que no hay correlación lineal. Así mismo el r_s^2 tiene el mismo significado que el coeficiente de determinación r^2 .

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de varianza general

Para dar cumplimiento a los objetivos planteados en este trabajo, así como para la comprobación de hipótesis, en este apartado se presentan los resultados del análisis de varianza (ANVA) realizados solamente para cuatro variables agronómicas consideradas como de mayor relevancia, obtenidos de tres localidades de evaluación.

Esta información proviene del comportamiento agronómico de 348 cruzas simples formadas por apareamiento dirigido dentro y entre 9 y 10 líneas de dos grupos germoplásmicos de maíz (maíz QPM y enano, respectivamente), tanto en forma directa como recíproca. En los análisis se incluyen a los 6 híbridos comerciales usados como testigos.

Primeramente, se aborda un ANVA general que comprende todo el material genético evaluado clasificado en grupos, para después concentrarse en cada uno de estos grupos, y de esta forma dar una explicación más detallada de las interpretaciones biológicas observadas en esta investigación.

En el Cuadro 4.1 se presentan los cuadrados medios y la significancia de las diferencias evidentes de los componentes en cada fuente de variación, que presentaron las variables agronómicas: floración masculina (FM), altura de planta (AP), relación entre la altura de mazorca y la altura de planta (RMP) y el rendimiento de mazorca al 15.5 % de humedad (REND).

La fuente de variación localidades (Loc) presentó diferencias significativas ($P \leq 0.01$) para tres de las cuatro variables evaluadas, siendo RMP la única variable que no se vio afectada por esta fuente. En otras palabras, al menos una localidad presentó condiciones ambientales únicas y diferentes a las demás, que hizo que los fenotipos evaluados presentaran inconsistencia a través de ambientes. Lo anterior puede constatarse al observar los valores medios en el Cuadro A1 del apéndice, donde se concentran las medias de las cuatro variables para cada localidad. En dicho cuadro se aprecia que a excepción de RMP, todas las variables presentaron valores estadísticamente diferentes en cada localidad.

Con estos resultados se comprueba una vez más que el ambiente juega un papel importante en la expresión del fenotipo cuando se trabaja con caracteres cuantitativos. Así como la importancia de involucrar más localidades de evaluación para tener un conocimiento más preciso del potencial del material genético en estudio.

Cuadro 4.1. Cuadros medios del análisis de varianza combinado de tres localidades, de cuatro variables agronómicas de 348 genotipos evaluados en la primavera del 2004.

F.V.	g.l.	FM (días)	g.l.	AP (cm)	g.l.	RMP (%)	g.l.	REND (t ha ⁻¹)
Localidades (Loc)	2	84840.39 **	2	267411.22 **	2	71.96	2	589.13 **
Bloques/Loc	3	68.22 **	3	2140.63 **	3	18.29	3	26.71 **
Genotipos (Gen)	347	35.42 **	347	4889.33 **	347	67.29 **	347	18.17 **
Grupo A	89	18.09 **	89	716.21 **	89	75.39 **	89	9.06 **
Grupo B	71	30.55 **	71	544.55 *	71	52.71	71	2.87
Grupo AxB	89	24.98 **	89	1805.83 **	89	26.60	89	7.55 **
Grupo BxA	89	24.48 **	89	2496.49 **	89	40.76	89	16.47 **
Testigos (Tes)	5	104.79 **	5	2601.51 **	5	160.70 **	5	38.25 **
A vs Tes	1	3.72	1	794563.12 **	1	5212.81 **	1	2749.91 **
B vs Tes	1	1289.70 **	1	64949.34 **	1	2643.65 **	1	785.23 **
AB vs Tes	1	583.92 **	1	59541.75 **	1	1200.13 **	1	649.87 **
BA vs Tes	1	1309.84 **	1	143143.77 **	1	2892.57 **	1	948.77 **
Gen x Loc	694	8.01	694	478.49 **	694	29.46	694	4.29
A x Loc	178	7.42	178	290.23	178	46.19	178	3.56
B x Loc	142	10.49 *	142	163.48	142	12.81	142	1.67
AB x Loc	178	9.47 **	178	938.86 **	178	33.53	178	6.41 **
BA x Loc	178	4.49	178	392.39	178	19.71	178	2.81
Tes x Loc	10	8.10	10	645.00 *	10	35.12	10	10.41 *
Error	794	7.57	791	334.99	791	39.73	675	4.62
C.V. (%)		3.15		10.19		12.64		18.01
Media Gral.		87		180		50		11.93
Media A		89		140		48		10.17
Media B		86		193		49		12.01
Media AB		87		196		51		12.51
Media BA		86		184		49		12.25
Media testigos		89		218		54		14.80
AB vs BA	1	254.49 **	1	31380.87 **	1	637.43 **	1	49.18 **

*, ** =Significativo al 0.05, 0.01 de probabilidad, respectivamente. F.V.=Fuente de variación; Grupo A=Enano; Grupo B=QPM; g.l.=Grados de libertad; FM=Floración masculina; AP=Altura de planta; RMP=Relación altura de mazorca-planta; REND=Rendimiento de mazorca; C.V.=Coeficiente de variación.

El bloqueo que se realizó en el experimento resultó ser eficiente, ya que permitió detectar diferencias estadísticas ($P \leq 0.01$) para las variables DFM, AP y REND, entre los dos bloques que se utilizaron, permitiendo quitar este efecto

del error experimental para tener una mejor apreciación de las diferencias entre los genotipos.

Las cruzas simples evaluadas se originaron a partir del apareamiento dentro y entre dos grupos germoplásmicos de maíz que presentan discrepancias en cuanto a su origen de procedencia, al tipo de manejo, de selección, al tipo de planta y ciclo biológico, al grado de parentesco, entre otros. Por tal motivo, era de esperarse, que dichos cruzamientos se diferenciaron unos con otros y, más aun, si se consideran además a híbridos con potencial agronómico como lo son los que se encuentran en el mercado o en proceso de liberación (testigos). Éste grado de diferenciación resultó ser alto ya que la fuente de variación genotipos presentó diferencias significativas ($P \leq 0.01$) para todas las variables evaluadas (Cuadro 4.1).

Es importante señalar que la interacción genotipos x localidad (GenxLoc) no se encontraron diferencias estadísticas para las variables FM, RMP y REND, lo que indica que el orden relativo que exhibieron estos genotipos en las diferentes localidades de evaluación fue muy similar. Por lo tanto, y de acuerdo a estos resultados, las cruzas simples presentan un buen grado de estabilidad para estas variables, aunque es necesario contar con un mayor número de ambientes para confirmar la aseveración anterior. La variable AP rompió con este esquema, por lo que la selección aplicable en ella tendrá que ser más cuidadosa, ya que es necesario conocer cuales materiales son estables,

además de precisar cuales son mejores o peores en cada una de las localidades de interés.

Con el fin de analizar las causas de la diferencia que presentaron los genotipos, se realizó la descomposición de la suma de cuadrados debida a grupos: el Grupo A estuvo comprendido por los cruzamientos dentro del germoplasma de maíz enano; el Grupo B constó de las cruza dentro del grupo QPM; el Grupo AxB y BxA lo formaron los cruzamientos entre los dos grupos en forma directa y recíproca; en el primer caso, las líneas de la población enana fueron hembras y las líneas QPM como machos; en el segundo caso, las líneas QPM fueron hembras y; por ultimo, el grupo formado por los híbridos utilizados como testigos.

Los cuadrados medios de dicha partición se concentraron de igual manera en el Cuadro 4.1, donde es posible apreciar que los Grupos A y testigos presentaron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) en todas las variables consideradas. Un caso diferente lo presentó el grupo constituido por líneas QPM (grupo B) que solamente expresó diferencias significativas ($P \leq 0.01$ y $P \leq 0.05$) para las variables FM y AP, respectivamente.

Las diferencias encontradas en el grupo enano (Grupo A), son un indicativo de que las líneas progenitoras fueron diferentes, debido a la variabilidad genética presente en la población de la cual fueron derivadas, ya que según Yu y Bernardo (2004) una buena recombinación del material

seleccionado para formar el siguiente ciclo de selección, aumenta, o por lo menos, mantiene el grado de variabilidad, pudiendo ser ésta una explicación práctica de la versatilidad que tienen las líneas del grupo enano. Caso contrario explica Molina (1996) que establece que si la población ha pasado por varios ciclos de selección hay una reducción en la variabilidad de la población en cada ciclo de selección.

Por otro lado, las líneas del grupo QPM, exhibieron poca variación en sus cruzamientos; aun y cuando estas líneas progenitoras, no fueron derivadas de una sola población, sino de diferentes poblaciones y complejos genéticos del área del subtrópico. Una explicación a esto pudiera ser que el CIMMYT tiene identificado varios patrones heteróticos y por consiguiente, ha clasificado casi todo su material genético en grupos heteróticos (Vasal *et al.*, 1993 y CIMMYT, 1998) por lo que se supone que las nueve líneas aquí involucradas pertenecen a un mismo grupo heterótico. Por lo tanto, los 36 cruzamientos F_1 directas presentaron un comportamiento similar en cuanto a rendimiento de mazorca pero con diferencias en floración y altura de planta.

Para valorar el potencial agronómico de las cruzas de los Grupos A, B así como las cruzas entre ellos, se comparó el comportamiento promedio que presentaron las cruzas de prueba con el comportamiento de los Testigos a través de contrastes ortogonales (Cuadro 4.1). Se detectaron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) en todas las variables bajo observación, a excepción del Grupo A que presentó los mismos días a floración masculina que los testigos.

El potencial de rendimiento expresado por los testigos superó a la mejor combinación híbrida (cruzas AB) en 2.29 t ha^{-1} , y en 4.63 t ha^{-1} al de más bajo rendimiento (Grupo A). Sin embargo, en las variables AP y RMP las cruzas de prueba, dentro y entre grupos germoplásmicos, presentaron un mejor comportamiento agronómico que los testigos, ya que hubo una reducción en la altura de la planta desde los 22 a 78 cm (AB y A, respectivamente) y una menor relación de la altura de la mazorca con respecto a la altura de la planta (de 3 al 6 % para AB y A, respectivamente). La diferencia en floración entre los testigos y los Grupos B, AB y BA llegó a ser de hasta 3 días, siendo más precoces las cruzas de prueba.

La importancia de los resultados anteriores, reflejan el potencial que presentan ambos grupos para generar descendencia con un comportamiento agronómico aceptable, dando la pauta para iniciar un programa de mejoramiento genético involucrando a los dos grupos germoplásmicos (enano y QPM).

En el mismo Cuadro 4.1 se presentan los resultados del efecto de las cruzas entre las líneas del Grupo A y B, para establecer el grado de combinación existente entre las líneas de estos dos grupos a través de sus cruzas. El primer caso (AxB) las líneas de la población enana fueron hembras y las líneas QPM como machos; en el segundo caso (BxA) las líneas QPM fueron hembras.

Los resultados muestran que los híbridos formados tanto en forma directa como en forma recíproca, presentaron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) en tres de las cuatro variables evaluadas. Lo cual indica que las líneas de ambos grupos presentan diferente grado de asociación en la combinación híbrida, originando híbridos de buen comportamiento, pero también algunos con un desempeño pobre. La excepción de nueva cuenta fue la variable compuesta RMP. No obstante, se encontró mayor divergencia en los híbridos cuando las líneas QPM fueron utilizadas como hembras, por lo que contribuyeron en 13.10, 15.53 y 23.25 % (para AP, RMP y REND, respectivamente) a la suma de cuadrados total de la fuente de partida (Genotipos) en comparación con las cruza AB que tuvieron una contribución de 9.47, 10.14 y 10.60 % para las mismas variables, a la fuente genotipos. Esto indica que al invertir el orden de los progenitores en la crusa, hay una expresión diferente de los híbridos.

Además, el cambio en variación que experimentaron los cruzamientos al invertir el orden de los progenitores fue de una magnitud amplia, de tal manera que tuvieron medias diferentes, por lo que el contraste entre los componentes AB y BA presentó diferencias significativas ($P \leq 0.01$) para todas las características en consideración. Es decir, en el comportamiento de las cruza formados entre líneas del grupo enano y QPM, el sentido del cruzamiento juega un papel importante en la expresión fenotípica del los híbridos, ya que al invertir el orden de los progenitores se genera un cambio en la descendencia, al menos en las variables bajo consideración.

En cuanto a la interacción de los genotipos con el ambiente, las cruzas formadas entre las líneas de los dos grupos germoplásmicos considerando a las líneas enanas como hembras, fueron los que presentaron diferencias estadísticas ($P \leq 0.01$) en tres de las cuatro variables es estudio. Es decir, en este tipo de cruzas, el ambiente influyó fuertemente en la expresión de los tratamientos, cambiando el orden relativo que estos presentaron en cada localidad. Sin embargo, el comportamiento promedio de los genotipos x ambiente no fue relevante al 0.05 de probabilidad.

Cuando se desea apreciar el fenómeno de la heterosis en alguna combinación híbrida, ya sea con material de amplia o reducida base genética, se ha hecho uso de la diversidad genética que presentan los progenitores. Esta diversidad se ha enfocado principalmente en las diferencias de la expresión de uno o varios caracteres (Robles, 1986; Vasal y Cordova, 1996; Latournerie *et al.*, 1998; Bernardo, 2001). Y más recientemente se ha hecho uso de técnicas genéticas moleculares para analizar la diversidad en un sin fin de materiales (Hoxha *et al.*, 2004; Li *et al.*, 2004).

Si se considera lo anterior, era de esperarse que en este trabajo, el cruzamiento entre estos dos grupos, que presentan características contrastantes en altura de planta, origen geográfico, precocidad y tipo de grano, fuera muy superior al comportamiento *per se* de los mismos. Pero esto no sucedió por lo que es de suponerse que para algunas líneas, las diferencias fenotípicas no fueron suficientes para exhibir vigor híbrido; sin embargo, es

evidente que ciertas líneas mostraron heterosis en su combinación, ya que ambos grupos mostraron diferencias estadísticas en tres de las cuatro variables de interés.

La condición pudiera parecer algo indeseable, pero en realidad es una situación favorable ya que permite pulsar la capacidad del fitomejorador en la formación de híbridos sobresalientes. Dado lo anterior, es necesario realizar una nueva clasificación de las 10 y 9 líneas en por lo menos dos grupos, donde cada uno de ellos se verá beneficiado por la infiltración genética de nuevo material a su acervo genético y, por consiguiente, se aumentará la expresión heterótica del cruzamiento entre ellos. De esta manera se podrá superar inclusive a los híbridos que se encuentran actualmente en el mercado.

Las diferencias entre los híbridos utilizados como testigos, reflejan la importancia de contar con materiales que presenten una característica particular sobresaliente, pero que difiera con los demás; de esta manera el fitomejorador tendrá una nueva opción que ofrecerle a los productores, ya que es difícil o casi imposible que un solo híbrido presente todas las características deseables en una proporción sobresaliente.

Para terminar de explicar la información derivada del Cuadro 4.1, es importante aclarar que los grados de libertad que presentó la fuente error, exhibieron valores diferentes, debido a la falta de parcelas del experimento en algunas repeticiones, no obstante, no hubo pérdida de tratamientos.

Análisis dialélico del grupo Enano (Grupo A)

Anteriormente se abordó de manera general el comportamiento que presentaron los grupos germoplásmicos. En este apartado, se hará un razonamiento más profundo acerca de las particularidades de cada grupo medido a partir del comportamiento de sus cruzamientos. Primero se discutirá el grupo enano seguido del QPM y por último, la interacción de los dos grupos.

Debido a que hubo diferencias entre las híbridos del grupo A, la fuente cruzas se particionó en efectos de aptitud combinatoria general y específica (ACG, ACE) y recíprocos, con la finalidad de determinar la magnitud de influencia que tuvieron estos efectos en la expresión fenotípica de las cruzas, para cada una de las variables. Los resultados de esta partición se encuentran en el Cuadro 4.2.

En éste cuadro se aprecia que los efectos de ACG y ACE, presentaron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) para todas las variables en estudio, aunque para RMP y FM esta diferencia fue con una probabilidad de $P \leq 0.05$ en el caso de ACE.

Estas diferencias son un indicativo de que las líneas poseen una capacidad diferente para transmitir sus características a la descendencia y además, presentan un desempeño diferente en combinaciones híbridas específicas.

Cuadro 4.2. Cuadrados medios del análisis de varianza de un cruzamiento dialélico (método 3, modelo 1 de Griffing) entre 10 líneas del grupo enano, evaluados en el 2004.

F.V.	g.l.	FM (días)	g.l.	AP (cm)	g.l.	RMP (%)	g.l.	REND (t ha ⁻¹)
Localidades (Loc)	2	31009.91**	2	65882.71**	2	12.82	2	259.96**
Bloques/Loc	3	133.70**	3	2383.55**	3	31.52	3	7.74
Cruzas	89	18.09**	89	716.21**	89	75.39**	89	9.06**
ACG	9	98.30**	9	1723.97**	9	227.15**	9	22.77**
ACE	35	11.73*	35	587.68**	35	66.66*	35	9.95**
REC	45	7.98	45	511.81**	45	47.16	45	5.79**
MAT	9	2.77	9	590.42**	9	30.32	9	5.71¥
NMAT	36	9.06	36	482.12**	36	50.90	36	5.83**
Cruzas x Loc	178	7.42	178	290.23**	178	46.19	178	3.56
ACG x Loc	18	5.33	18	392.86**	18	52.13	18	3.46
ACE x Loc	70	4.94	70	275.78*	70	45.33	70	3.53
REC x Loc	90	7.14	90	276.57**	90	43.33	90	2.78
MAT x Loc	18	7.60	18	344.33*	18	58.96	18	3.59
NMAT x Loc	72	6.74	72	223.30	72	35.19	72	2.57
Error	229	7.77	228	185.86	228	41.59	182	3.17
C.V. (%)		3.13		9.71		13.45		17.51
Media		88.94		140.38		47.94		10.17

*, **, ¥ significativo al 0.05, 0.01 y 0.07 de probabilidad; F.V.=Fuentes de variación; g.l.=Grados de libertad; FM=Floración masculina; AP=Altura de planta; RMP=Relación mazorca-planta; REND=Rendimiento de mazorca; ACG=Aptitud combinatoria general; ACE=Aptitud combinatoria específica; REC=Efectos recíprocos; MAT=Efectos maternos; NMAT=Efectos no maternos; C.V.=Coeficiente de variación.

Por lo tanto, es posible seleccionar las mejores líneas y aquellas cruzas que muestren los mejores valores de ACE; que pueden ser recombinadas y formar una nueva población o una variedad sintética, o que pueden ser utilizadas directamente para la formación de híbridos prominentes.

Sin embargo, hay que hacer notar que las variables AP y REND presentaron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) en los efectos recíprocos; es decir, los cruzamientos directos y los recíprocos presentaron un comportamiento desigual para estas dos variables. Lo anterior indica que es

necesario conocer la naturaleza de dichas diferencias, que serán abordadas posteriormente, para esclarecer el comportamiento diferente que presentaron las cruzas del grupo de maíz enano.

Si se considera que la suma de cuadrados (SC) de la fuente cruza para cada variable, corresponde al total de la aportación de los híbridos y que la SC de cada fuente en que fue particionada aquella, corresponde a la contribución relativa de dicha fuente, entonces puede establecerse que para la variable DFM los efectos de ACG fueron los que contribuyeron mayormente (55 %) al total de la suma de cuadrados atribuible a las cruza F_1 (Cuadro 4.2). Además, esta variable está controlada por genes de tipo aditivo al existir mayor varianza en los efectos de ACG como lo menciona Márquez (1998) siendo el valor genético de las líneas las que determinan el grado de precocidad que presentan las cruza.

En el caso de AP, la mayor aportación fue dada por los efectos recíprocos que participaron con un 36 % al total de la SC de las cruza F_1 . (Cuadro 4.2). Por lo tanto, al realizar los cruzamientos en ambos sentidos (directos y recíprocos) se generan cruza que se diferencian en cuanto a altura de planta se refiere. Sin embargo, todos los componentes de la partición presentaron una interacción con el ambiente de gran dimensión, por lo que la selección se torna difícil, ya que la altura relativa de planta de los genotipos difiere de un ambiente a otro; caso análogo fue discutido por Coutiño y Vidal

(2003). Dado lo anterior, no se puede garantizar y realizar recomendaciones a través de toda la región de interés.

Las variables AP, RMP y REND presentaron una mayor varianza en los efectos de ACG, lo que indica que la acción génica aditiva estuvo involucrada en estas variables de manera preponderante.

Para explicar las causas por las que hubo diferencias entre los cruza F_1 directas y las F_1 recíprocas en dos de las cuatro variables analizadas, se particionó la fuente recíprocos en efectos maternos y en no maternos.

Los efectos maternos presentaron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) para AP; mientras que para REND, estas diferencias fueron significativas solo al 0.07 de probabilidad. Los efectos no maternos, que también presentaron diferencias estadísticas ($P \leq 0.01$) para estas dos variables, fueron los que contribuyeron mayormente en la expresión de los efectos recíprocos. Con estos resultados se asume que existen líneas del grupo enano que muestran un comportamiento diferente cuando son usadas como machos o como hembras en combinaciones híbridas. Además, de cruza en específico que muestran un fenotipo diferente al cambiar el sentido del cruzamiento.

Para aclarar dicho argumento, es necesario comparar el comportamiento de cada uno de los cruzamientos al cambiar el orden de los progenitores en

cada una de las variables evaluadas, y en los casos en donde se tengan diferencias, tratar de conocer sus causas.

Para tal fin, en el Cuadro 4.3 se enlistaron las medias obtenidas de cada cruzamiento, tanto en forma directa como su recíproca; así como los efectos recíprocos y no maternos, y los efectos maternos de cada línea, en cada una de las variables evaluadas.

En el Cuadro 4.3 se observa que para las cuatro variables, la mayoría de las cruzas involucradas en este estudio, presentaron un cambio en la expresión fenotípica al invertir el orden de los progenitores. Sin embargo, tales diferencias fueron mínimas, de tal manera que estadísticamente no fueron significativamente diferentes de cero.

En cuanto a días a floración se refiere, las cruzas simples evaluadas presentaron un comportamiento de ciclo intermedio, con una diferencia de 9 y 10 días entre el material más precoz con el más tardío, para las cruzas directas y recíprocas, respectivamente. Siendo las cruzas 1x10, 2x10 y 5x10 las más precoces. Al comparar las medias de las cruzas directas con las cruzas recíprocas, se encontró un valor estadísticamente similar. Por tal motivo, no se encontraron diferencias significativas en ningún efecto recíproco y, por lo tanto, en los efectos maternos y no maternos, aun y cuando cruzas como 6x7, 8x9 y 2x9, hayan presentado entre 4 y 5 días de diferencia en su floración entre su cruce directa y recíproca.

Cuadro 4.3. Medias de cuatro variables agronómicas de 45 cruzas F₁ directas y recíprocas, efectos recíprocos, no maternos y maternos, obtenidos a través del diseño dialélico método 3, para el grupo Enano a través de localidades.

I	Floración masculina (días)				Altura de planta (cm)				Relación altura mazorca/planta (%)				Rendimiento (t ha ⁻¹)			
	CD	CR	R	NM	CD	CR	R	NM	CD	CR	R	NM	CD	CR	R	NM
1x2	88	89	-0.75	-0.55	153	151	0.92	6.87	46	47	-0.58	-0.38	12.51	10.46	1.02	1.31 *
1x3	89	87	0.83	0.97	143	171	-14.00 *	-10.80	49	50	-0.42	-0.65	10.27	12.44	-1.08	-0.42
1x4	89	91	-1.00	-0.98	133	154	-10.75	-3.47	52	47	2.58	1.90	10.11	10.99	-0.44	0.46
1x5	85	88	-1.40	-1.00	144	148	-2.20	3.15	51	49	1.37	0.22	9.46	11.02	-0.78	-0.43
1x6	89	87	1.08	1.29	142	147	-2.58	-0.02	47	44	1.50	1.61	10.00	11.75	-0.88	-0.45
1x7	89	89	0.08	0.09	136	132	2.08	8.15	43	48	-2.42	-1.68	7.58	10.68	-1.55	-1.03
1x8	89	88	0.50	0.60	154	142	5.58	8.37	50	44	2.92	2.60	9.96	10.90	-0.47	-0.22
1x9	91	92	-0.75	-0.33	154	147	3.83	6.64	46	43	1.33	1.05	14.28	13.00	0.64	1.00
1x10	84	85	-0.48	-0.10	137	188	-25.70 **	-18.88 **	42	52	-5.08 **	-4.67 **	10.77	11.74	-0.48	-0.21
2x3	88	88	0.08	0.02	152	148	1.67	-1.09	53	58	-2.83	-3.27 *	10.37	10.26	0.05	0.43
2x4	91	90	0.75	0.57	133	140	-3.92	-2.59	60	52	3.92 *	3.03	9.06	10.30	-0.62	0.00
2x5	88	87	0.42	0.62	138	132	2.58	1.97	51	48	1.75	0.40	9.46	8.84	0.31	0.38
2x6	88	87	0.17	0.17	130	123	3.33	0.06	44	46	-0.75	-0.85	9.10	9.53	-0.22	-0.08
2x7	88	89	-0.50	-0.70	143	135	3.67	3.78	48	48	0.33	0.87	9.15	9.74	-0.29	-0.05
2x8	91	88	1.50	1.39	139	134	2.58	-0.59	45	47	-0.67	-1.19	10.40	10.90	-0.25	-0.28
2x9	90	95	-2.42	-2.20	146	131	7.33	4.18	48	46	1.42	0.93	11.32	9.62	0.85	0.94
2x10	86	87	-0.58	-0.40	132	131	0.42	1.28	52	53	-0.50	-0.29	9.56	9.58	-0.01	-0.02
3x4	89	90	-0.42	-0.53	138	160	-11.00	-6.92	53	53	-0.25	-0.71	8.58	13.38	-2.40 **	-2.16 **
3x5	89	89	-0.17	0.10	151	156	-2.58	-0.44	52	49	1.58	0.67	10.43	9.42	0.50	0.19
3x6	91	89	0.58	0.65	140	133	3.50	2.87	45	49	-2.17	-1.83	8.97	7.24	0.86	0.62
3x7	90	89	0.33	0.20	116	141	-12.75	-9.88	48	49	-0.58	0.38	10.38	9.83	0.28	0.14
3x8	91	89	1.00	0.96	136	149	-6.50	-6.92	46	51	-2.75	-2.84	11.36	9.64	0.86	0.45
3x9	91	93	-0.92	-0.63	141	139	1.08	0.69	48	52	-1.67	-1.72	10.84	9.10	0.87	0.58
3x10	88	88	0.00	0.25	138	128	5.08	8.70	48	45	1.50	2.14	9.77	8.61	0.58	0.19
4x5	89	90	-0.67	-0.29	141	140	0.67	-1.27	51	50	0.50	0.04	10.23	10.57	-0.17	-0.73
4x6	91	91	-0.08	0.10	146	136	5.00	0.28	50	49	0.50	1.29	10.31	9.82	0.24	-0.24
4x7	87	89	-1.33	-1.35	148	139	4.33	3.12	47	47	-0.17	1.29	11.70	10.17	0.76	0.38
4x8	90	89	0.33	0.41	144	149	-2.33	-6.83	51	46	2.75	3.12	12.22	10.46	0.88	0.23
4x9	90	91	-0.42	-0.02	153	137	7.83	3.36	49	47	1.00	1.41	10.35	12.17	-0.91	-1.45 *
4x10	89	89	-0.17	0.20	110	133	-11.17	-11.63	34	42	-4.00	-2.90	9.83	8.35	0.74	0.10
5x6	87	87	0.25	0.05	148	140	4.33	1.55	50	50	0.00	1.25	9.59	10.72	-0.56	-0.49
5x7	89	88	0.50	0.10	119	133	-7.42	-6.70	45	50	-2.58	-0.70	9.45	9.33	0.06	0.23
5x8	90	89	0.75	0.44	166	142	12.08	9.52	49	51	-0.75	0.08	12.76	11.84	0.46	0.36
5x9	88	89	-0.75	-0.73	138	144	-2.98	-5.52	48	52	-1.72	-0.85	11.37	13.75	-1.19	-1.17
5x10	85	86	-0.42	-0.43	144	138	3.08	4.56	51	51	0.00	1.56	10.78	9.63	0.57	0.49
6x7	92	88	2.00	1.80	137	148	-5.83	-2.33	44	48	-2.25	-1.62	9.41	11.51	-1.05	-0.95
6x8	89	90	-0.92	-1.03	137	134	1.42	1.63	50	42	4.08 *	3.66 *	9.83	7.46	1.19	1.02
6x9	91	90	0.58	0.80	138	138	0.00	0.24	43	47	-1.92	-2.30	9.43	10.09	-0.33	-0.39
6x10	88	87	0.50	0.68	124	123	0.83	5.09	49	46	1.42	1.73	9.14	9.50	-0.18	-0.33
7x8	90	90	0.00	0.09	125	132	-3.67	-6.95	42	47	-2.75	-3.81 *	7.34	8.99	-0.83	-1.10
7x9	89	89	0.08	0.50	138	133	2.58	-0.68	46	41	2.75	1.73	10.00	9.15	0.43	0.27
7x10	87	89	-0.83	-0.45	139	133	3.00	3.75	46	44	0.92	0.59	8.34	8.75	-0.20	-0.46
8x9	94	91	1.75	2.08	130	143	-6.58	-6.56	44	47	-1.58	-1.55	8.75	8.54	0.11	0.22
8x10	89	88	0.50	0.79	139	138	0.75	4.79	48	43	2.42	3.15	9.83	9.37	0.23	0.25
9x10	89	90	-0.50	-0.54	140	143	-1.67	2.35	47	51	-2.00	-1.31	10.17	9.97	0.10	0.00

Efectos maternos de las líneas										
VAR	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
FM	-0.19	0.02	-0.05	-0.17	0.22	0.02	0.18	-0.09	0.23	0.20
AP	-4.28 √	1.68	-1.08	3.00	1.06	-1.72	1.78	-1.50	-1.48	2.54
RMP	0.12	0.33	-0.11	-0.57	-1.03	0.23	0.86	-0.20	-0.16	0.53
REND	-0.40	-0.12	0.26	0.50 *	-0.05	0.02	0.12	-0.15	-0.04	-0.13

** , * y √ =Estadísticamente diferente de cero al 0.01, 0.05 y 0.06 de probabilidad, respectivamente; I=Identificación de la cruz; CD=Cruza directa; CR=Cruza recíproca; R=Efecto recíproco; NM=Efecto no materno; VAR=Variable

Por lo tanto, dentro del grupo enano, las líneas pueden utilizarse como hembra o como macho en el caso de FM.

Otra de las variables que en el ANVA no presentó diferencias en los efectos recíprocos fue RMP. Sin embargo, al observar el comportamiento de cada uno de los cruzamientos, se encontró que las cruzas 1x10, 2x4 y 6x8, presentaron diferencias estadísticas en los efectos recíprocos; es decir, estas cruzas generan individuos diferentes al cambiar el orden de los progenitores al realizar los cruzamientos.

La primera cruce, realizada en forma directa, redujo la altura de mazorca del híbrido, originando que se tenga una menor relación entre la altura de la planta y la altura de la mazorca. Caso contrario sucedió con las otras dos cruces, ya que la reducción en la altura de la mazorca fue dada por las cruces recíprocas.

Los cambios fenotípicos que hubo al cambiar el orden de cruzamiento de los progenitores, en estos tres híbridos, pueden ser explicados por tres situaciones, tal y como se ha venido mencionando: a) el cambio es debido al comportamiento de la línea en forma *per se*, al ser utilizado como hembra o como macho, conocido como efecto materno; b) el cambio es atribuido específicamente a la permutación que hay de los progenitores de una cruce en específico, que no es otra cosa que los efectos no maternos y; c) a la combinación de ambos.

Para determinar las causas de los efectos recíprocos, en el Cuadro 4.3 se presentan también los efectos maternos y no maternos de las líneas y cruzas, respectivamente, donde es posible observar que ninguna línea presentó valores significativos en los efectos maternos para la variable RMP; en otras palabras, no se produce cambios en la expresión fenotípica de un híbrido cuando sus progenitores intervienen como hembras o como machos.

Por lo tanto, la presencia de efectos recíprocos se debió a los efectos no maternos. Sin embargo, esto sólo aplicó para las cruzas 1x10 y 6x8, que presentaron diferencias estadísticas en los estimados de estos efectos, ya que la cruce 2x4 aunque haya presentado diferencias en su efecto no materno, éstas no fueron suficientemente grandes, estadísticamente hablando, para el nivel de significancia utilizado ($P \leq 0.01$ y $P \leq 0.05$).

También se hace notar que las cruzas 2x3 y 7x8 presentaron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) en sus efectos no maternos, pero no lo suficientemente grandes como para cambiar estadísticamente el comportamiento de la cruce recíproca, comparada con su directa.

Considerando que la altura de mazorca en relación con la altura de la planta (RMP) resulta ser un carácter de suma importancia para el investigador y el agricultor, se identificaron las cruzas 1x7, 1x10, 4x10, 6x9 y 7x8 como las que mejor relación presentan. Por lo tanto, se pueden esperar plantas con una

mejor presentación, con menores problemas de acame de raíz y tallo y que sean fáciles de cosechar, si esta practica se realiza manualmente.

Por otro lado, la variable altura de planta (AP) que presentó diferencias ($P \leq 0.01$) en los efectos recíprocos, así como en los efectos maternos y no maternos, según el ANVA (Cuadro 4.2) solamente tuvo dos cruzas con diferencias significativas en los efectos recíprocos, estas cruzas fueron la 1x3 ($P \leq 0.05$) y 1x10 ($P \leq 0.01$). Dichos cruzamientos tuvieron una reducción en la altura de planta cuando se realizaron en forma directa (Cuadro 4.3).

Las causas por lo que se encontraron diferencias en estas dos cruzas, se debió primeramente a que la línea 1 presentó diferencias significativas en los efectos maternos ($P \leq 0.06$), por lo tanto, esta línea presenta un comportamiento diferente cuando es utilizada como hembra o como macho, a través de combinaciones híbridas, teniendo a reducir mayoritariamente la altura cuando se involucra como hembra.

La crusa 1x10, además de tener un progenitor que presenta efectos maternos, también ostenta de efectos no maternos, en donde la crusa directa redujo la altura de la planta.

Por tratarse de un grupo que presenta la particularidad de abarcar individuos de porte bajo (enano) se tienen alturas de plantas que no llegan a ser

mayores de 166 y 171 cm para las cruzas directas y recíprocas, respectivamente.

Las cruzas 1x3, 1x4, 3x4, 3x6, 4x10 y 5x8, si bien no presentan diferencias estadísticas entre las cruzas directas y recíprocas, tuvieron una diferencia por arriba de los 20 cm, que en un momento dado puede ser de consideración para el mejorador.

Para terminar con la comparación de las medias de las cruzas directas con la de las cruzas recíprocas que presentaron cada una de las variables, se abordará la variable rendimiento de mazorca (REND) que de igual manera que la variable anterior, presentó diferencias en los efectos recíprocos en el ANVA (Cuadro 4.2).

Aun y cuando existieron efectos recíprocos, solamente la craza 3x4 presentó diferencias estadísticas ($P \leq 0.01$). Esta diferencia puede ser atribuida a la línea 4, que fue la única que presentó valores estadísticamente diferentes en los efectos maternos, originando por lo tanto, un potencial de rendimiento desigual cuando es utilizada como hembra o como macho, generando un mejor comportamiento cuando es utilizada como hembra (13.38 t ha^{-1})

Del mismo modo, en esta craza referida (3x4), los efectos no maternos influyeron significativamente ($P \leq 0.01$) en la expresión de este carácter, teniendo

un mejor comportamiento cuando se realiza la cruce recíproca, por presentar el estimado de efecto no materno de signo negativo (-2.16).

Es necesario resaltar que las cruces 1x2 y 4x9 presentaron un cambio en su comportamiento al invertir el sentido de la cruce; esto, por presentar significancia ($P \leq 0.05$) en los efectos no maternos. No obstante dicho cambio no fue lo suficientemente grande para estas cruces (1.31 y -1.45) por lo que no se presentaron efectos recíprocos. Teniendo mejores resultados si la primera cruce se hace en forma directa, mientras que la segunda, sí se considera a la recíproca.

Es importante señalar que aun y cuando existieron diferencias que fueron de consideración en cada una de las variables mencionadas anteriormente, no fueron estadísticamente diferentes de cero por tener un error estándar alto, originado por la ausencia de algunas observaciones.

Estos resultados, solamente pueden ser apreciados al tomar en cuenta los cruzamientos F_1 directos y sus recíprocos, estableciendo el grado de diferenciación a través del diseño dialélico 3 de Griffing. En el mejoramiento de plantas, cuando se habla de un diseño dialélico, normalmente se piensa en el método más sencillo y práctico (Método 4); tanto en trabajo de campo, como en su análisis e interpretación, suponiendo que los efectos recíprocos no son de importancia en la mayoría de los caracteres de interés agronómico (Fan *et al.*, 2004; Bhatnagar *et al.*, 2004; y Jaramillo *et al.*, 2005).

Sin embargo, con los resultados del análisis del método 4 para cada tipo de cruce (Cuadros A2 y A3 del Apéndice) no es posible hacer inferencias tan extensas como cuando se consideran las cruces directas y recíprocas en un solo análisis. En este trabajo, sí se realizaron los análisis para cada cruzamiento por separado, con la finalidad de obtener los estimados de ACG y ACE de las líneas y cruces, respectivamente para comparar el grado de diferenciación que existe entre los estimados, cuyos resultados se presentan más adelante.

Análisis dialélico del Grupo QPM (componente B)

El otro grupo involucrado en este estudio es el conformado por nueve líneas QPM (Grupo B), cuyo resultado del análisis de varianza se presenta en el Cuadro 4.4. En este apartado solamente se abordará la descomposición de la fuente de variación cruces.

Se encontró diferencias estadísticas entre las cruces para la variable FM ($P \leq 0.01$) y se realizó la descomposición de la suma de cuadrados en los efectos de ACG, ACE y REC, para determinar el origen de éstas diferencias. Estos tres factores de la descomposición presentaron diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0.01$, para la primera componente y, $P \leq 0.05$, para las otras dos). Los efectos de ACG fueron los causantes de la mayor contribución en la

suma de cuadrados, seguido de los efectos recíprocos y por último, los efectos de ACE (55 %, 26 % y 19 %, respectivamente).

Los cuadrados medios reflejan la importancia que tienen los efectos aditivos y no aditivos en la expresión de la madurez. No obstante, los efectos recíprocos también tienen una contribución de relevancia; por lo cual, esta fuente se particionó en efectos maternos y no maternos. Estos dos efectos, presentaron diferencias significativas ($P \leq 0.05$), pero los efectos no maternos contribuyeron con un 72 % a la suma de cuadrados de los efectos recíprocos.

Para las variables AP y RMP, solamente los efectos de ACG presentaron diferencias estadísticas ($P \leq 0.01$); es decir, la expresión de estos caracteres solamente está dada por los efectos aditivos. Sin embargo, para RMP, estos efectos no generan una diferenciación significativa en la fuente cruza.

Debido a que las cruza evaluadas no mostraron un comportamiento diferente en el rendimiento de mazorca, no se encontraron diferencias en los factores de las dos descomposiciones.

Cuadro 4.4. Cuadrados medios del análisis de varianza de un cruzamiento dialélico (método 3, modelo 1 de Griffing) entre nueve líneas del grupo QPM, evaluados en el 2004.

F.V.	g.l.	FM (días)	g.l.	AP (cm)	g.l.	RMP (%)	g.l.	REND (t ha ⁻¹)
Localidades (Loc)	2	9086.16 **	2	24833.78 **	2	128.93 *	2	71.82 **
Bloques/Loc	3	24.78 *	3	1891.07 **	3	89.20	3	7.93
Cruzas	71	30.55 **	71	544.55 *	71	52.71	71	2.87
ACG	8	118.23 **	8	1241.52 **	8	223.98 **	8	6.67
ACE	27	11.84 *	27	210.43	27	11.33	27	2.50
REC	36	12.52 *	36	265.93	36	18.32	36	2.48
MAT	8	15.33 *	8	285.53	8	36.40	8	0.85
NMAT	28	11.46 *	28	253.25	28	12.87	28	2.90
Cruzas x Loc	142	10.49 *	142	163.48	142	12.81	142	1.67
ACG x Loc	16	12.06	16	320.30	16	21.92	16	1.73
ACE x Loc	54	8.98	54	79.69	54	6.95	54	0.50
REC x Loc	72	9.44	72	117.46	72	8.21	72	1.55
MAT x Loc	16	10.03	16	68.19	16	5.14	16	1.11
NMAT x Loc	56	9.80	56	128.11	56	8.67	56	1.53
Error	69	7.10	69	326.91	69	37.91	50	5.00
C.V. (%)		3.11		9.36		12.50		18.62
Media		85.62		193.09		49.25		12.01

*, ** =Significativo al 0.01, 0.05 de probabilidad; ACG= Aptitud combinatoria general; ACE=Aptitud combinatoria específica; REC=Efectos recíprocos; MAT=Efectos maternos; NMAT=Efectos no maternos; C.V.=Coeficiente de variación; g.l.=Grados de libertad; FM=Floración masculina; AP=Altura de planta; RMP=Relación altura de mazorca-planta; REND=Rendimiento de mazorca al 15.5% de humedad.

Es importante señalar que los efectos de ACG, ACE y los recíprocos no tuvieron una interacción significativa con las localidades en ninguna de las variables evaluadas, teniendo por lo tanto una estabilidad en el comportamiento genético de líneas y cruzas, ya que las localidades presentaron diferencias estadísticas ($P \leq 0.01$). Lo anterior contrasta los resultados obtenidos por Kang, (1994) y Zhang y Kang (1997) en donde el factor ambiental influyó significativamente en estos efectos.

Para lograr una mejor apreciación del comportamiento de las cruzas al invertir el orden de sus progenitores, en el Cuadro 4.5 se concentraron las medias de la craza directa y de la recíproca, los efectos recíprocos, maternos y no maternos para cada una de las variables involucradas.

En este cuadro, se observa que en el grupo germoplásmico QPM, el cambio del orden de los progenitores en la formación de híbridos ocasionó un cambio en su respuesta fenotípica en los caracteres de evaluación. Sin embargo, en pocos casos estas diferencias resultaron ser estadísticamente significativas.

Aun y cuando hayan existido diferencias en los efectos recíprocos para la variable FM, ninguna craza presentó valores estadísticamente diferentes de cero en los efectos recíprocos. No obstante, algunos otros cruzamientos mostraron una diferencia de hasta cinco días entre los dos tipos de cruzamientos. Por tal motivo, ningún estimado de efecto materno y no materno, resultó ser estadísticamente importante.

La variable que resultó más afectada por el cambio del orden de los progenitores fue AP, cuyas diferencias fueron fácilmente observadas en campo; la discrepancia alcanzó hasta 33 cm de diferencia en algunos casos; no obstante, fue imposible detectar efectos recíprocos estadísticamente importantes.

Cuadro 4.5. Medias de cuatro variables agronómicas de 36 cruzas F₁ directas y recíprocas, efectos recíprocos, no maternos y maternos, obtenidos a través del diseño dialélico método 3, para el grupo QPM.

Floración masculina (días)					Altura de planta (cm)				Relación altura mazorca/planta (%)				Rendimiento (t ha ⁻¹)			
I	CD	CR	R	NM	CD	CR	R	NM	CD	CR	R	NM	CD	CR	R	NM
11x12	84	86	-0.92	-0.55	190	157	16.58	11.60	49	43	2.83	1.77	11.98	12.22	-0.12	0.11
11x13	84	85	-0.17	0.25	192	195	-1.33	-2.28	46	48	-0.67	-0.32	11.98	12.02	-0.02	0.17
11x14	84	89	-2.33	-1.14	189	163	12.83	7.01	47	47	0.08	0.40	11.96	11.26	0.35	0.49
11x15	81	84	-1.83	-0.83	184	188	-1.83	-3.67	40	46	-3.08	-1.54	9.84	12.00	-1.08	-0.99
11x16	84	83	0.42	0.85	181	189	-4.17	-4.92	43	45	-1.17	-0.71	12.08	11.88	0.10	0.03
11x17	84	85	-0.50	0.63	188	192	-2.00	-2.55	48	48	0.33	0.51	11.92	11.91	0.01	0.12
11x18	86	86	0.00	-0.14	189	189	0.00	-2.49	46	46	0.00	-0.04	11.54	11.54	0.00	0.07
11x19	87	87	0.00	0.93	188	188	0.17	-2.71	48	47	0.17	-0.06	11.56	11.31	0.13	0.01
12x13	85	86	-0.75	-0.70	199	223	-11.92	-7.88	51	55	-1.75	-0.34	12.36	12.42	-0.03	-0.07
12x14	85	84	0.67	1.49	196	202	-3.00	-3.84	52	56	-1.75	-0.37	12.34	12.12	0.11	0.02
12x15	82	84	-1.08	-0.45	189	182	3.67	6.81	48	55	-3.58 **	-0.97	11.19	12.28	-0.54	-0.69
12x16	82	81	0.33	0.40	194	198	-1.67	2.56	55	52	1.17	2.69 *	15.55	13.35	1.10 y	0.80
12x17	85	87	-1.08	-0.32	195	182	6.25	10.69	53	57	-1.58	-0.34	12.30	11.48	0.41	0.29
12x18	87	87	-0.17	-0.68	196	196	0.17	2.66	51	51	0.00	1.03	11.92	11.83	0.04	-0.12
12x19	88	89	-0.83	-0.28	195	198	-1.50	0.60	53	54	-0.75	0.08	11.94	11.47	0.24	-0.12
13x14	85	86	-0.33	0.44	206	205	0.25	-4.63	47	51	-2.00	-2.03	13.05	12.01	0.52	0.46
13x15	82	85	-1.83	-1.25	190	200	-5.08	-5.97	49	50	-0.50	0.70	10.99	12.43	-0.72	-0.82
13x16	84	84	-0.17	-0.15	196	201	-2.33	-2.14	49	49	0.00	0.11	12.92	12.31	0.30	0.05
13x17	85	87	-0.67	0.05	198	204	-3.17	-2.77	51	51	-0.17	-0.33	12.30	12.33	-0.01	-0.10
13x18	87	88	-0.50	-1.06	210	201	4.33	2.79	52	50	1.00	0.62	13.69	11.96	0.86	0.73
13x19	90	88	1.00	1.51	209	200	4.50	2.56	53	51	0.83	0.26	11.94	11.73	0.10	-0.21
14x15	85	86	-0.33	-0.53	177	198	-10.92	-6.93	46	50	-1.67	-0.44	11.76	11.99	-0.11	-0.16
14x16	86	84	0.67	-0.09	188	200	-5.67	-0.59	50	49	0.25	0.39	12.86	11.87	0.49	0.29
14x17	86	90	-2.25	-2.31	195	218	-11.83	-6.56	51	53	-0.58	-0.72	12.28	12.02	0.13	0.11
14x18	88	77	5.50	4.17	196	180	8.00	11.33	49	50	-0.33	-0.69	11.90	10.40	0.75	0.68
14x19	88	88	-0.17	-0.44	195	198	-1.67	1.28	51	51	0.00	-0.55	11.92	11.29	0.31	0.05
15x16	82	81	0.50	-0.06	189	195	-3.17	-2.08	48	44	1.92	0.82	12.09	11.02	0.53	0.38
15x17	84	86	-1.00	-0.87	190	204	-7.08	-5.80	49	52	-1.17	-2.54	11.48	14.05	-1.29 y	-1.26 *
15x18	86	87	-0.58	-1.72	191	194	-1.42	-2.07	47	44	1.50	-0.08	11.09	12.15	-0.53	-0.55
15x19	86	87	-0.33	-0.41	190	188	1.25	0.20	49	46	1.33	-0.44	11.11	13.17	-1.03	-1.24 *
16x17	84	85	-0.17	0.53	192	195	-1.33	-1.13	51	44	3.58 *	3.31 *	12.86	11.79	0.53	0.71
16x18	86	86	0.17	-0.41	193	196	-1.33	-3.07	48	47	0.50	0.01	12.47	11.82	0.33	0.45
16x19	87	86	0.33	0.82	192	194	-0.83	-2.96	50	49	0.67	-0.02	12.49	11.59	0.45	0.39
17x18	88	88	-0.33	-1.60	195	199	-2.17	-4.11	50	50	0.17	-0.05	11.86	11.85	0.01	-0.04
17x19	88	89	-0.50	-0.70	194	197	-1.67	-4.00	52	51	0.33	-0.07	11.88	11.61	0.13	-0.10
18x19	90	95	-2.50	-1.44	195	184	5.42	5.03	49	47	1.00	0.81	11.50	8.69	1.40 y	1.22 y
Efectos maternos de las líneas																
VAR	11	12	13	14	15	16	17	18	19							
FM	-0.59	-0.22	-0.18	0.60	0.41	-0.16	0.54	-0.73	0.33							
AP	2.25	-2.73	1.31	-3.57	0.42	1.50	1.70	-0.24	-0.63							
RMP	-0.17	-1.23 *	0.18	0.15	1.38 **	0.29	0.01	-0.20	-0.40							
REND	-0.07	0.16	0.12	0.07	0.02	-0.14	0.04	-0.01	-0.19							

*, **, y = Estadísticamente diferente de cero al 0.01, 0.05 y 0.10 de probabilidad; I=Identificación de la cruz; CD=Cruza directa; CR=Cruza recíproca; R=Efecto recíproco; NM=Efecto no materno; VAR=Variable; FM=Floración masculina; AP=Altura de planta; RMP=Relación altura de mazorca/planta; REND=Rendimiento de mazorca al 15.5% de humedad.

En cuanto a la variable RPM, se encontró que solamente las cruzas 12x15 y 16x17 presentaron estimados estadísticamente diferentes de cero ($P \leq 0.01$ y 0.05 , respectivamente) en los efectos recíprocos. Los mejores resultados se lograron sí la primera cruz se realiza en forma directa, mientras que la segunda cruz en referencia debe ser considerada en forma recíproca.

Los cambios en la cruce 12x15, fueron debidas a que las dos líneas progenitoras tuvieron estimados estadísticamente diferentes de cero en los efectos maternos. La línea 2, por tener un estimado con signo negativo, tendrá mejor respuesta si es utilizada como macho, mientras que la línea 5 debe ser considerada como hembra. Por otro lado, la diferencia en la cruce 6x7, fue causa de la presencia de efectos no maternos, por invertir el orden de los progenitores en esta cruce en específico. Otro caso que presentó estos efectos fue la 12x16, pero sin que haya logrado cambios en la expresión fenotípica, por lo que no existieron efectos recíprocos.

Tres cruces presentaron estimados estadísticamente diferente de cero para los efectos recíprocos en la variable REND siendo: 12x16, 15x17 y 18x19; no obstante, lo fueron a una probabilidad del 0.08, 0.07 y 0.06, respectivamente. La primera y última cruce en referencia, tuvieron un mejor comportamiento en la forma directa, mientras que la cruce 15x17 la tuvo en la cruce recíproca.

A excepción de la cruce 12x16, la diferenciación observada en la media al cambiar el orden de cruce de los progenitores, fue a causa de la presencia de efectos no maternos. Estos efectos también fueron observados en la cruce 15x19, aunque no logró incrementar el estimado de los efectos recíprocos.

Los efectos recíprocos, maternos y no maternos (R, M y NM, respectivamente) estimados a través del diseño dialélico (método 3) reflejan

claramente la relación existente entre la media de las cruzas provenientes de progenitores en común pero invirtiendo el orden de participación, así como las causas de igualdad o diferenciación para un carácter dado.

El comportamiento que presentaron los grupos enano y QPM en los efectos mencionados anteriormente (Cuadros 4.3 y 4.5, respectivamente) presentan, en forma general, un alto grado de similitud en las cuatro variables evaluadas, aun tratándose de material genéticamente diferente. En ambos casos (grupo enano y QPM) la magnitud en la mayoría de los valores de los efectos R, M y NM no representan relevancia estadística, debido posiblemente a valores altos de los errores estándar ocasionados por un bajo número de observaciones.

Sin embargo, considerando a aquellas cruzas que sí mostraron efectos recíprocos se tiene que la presencia de éste fenómeno es un indicativo de la probable existencia de fenómenos tales como: 1) la influencia materna, que es consecuencia del efecto en las primeras etapas de desarrollo de los productos almacenados de genes nucleares de la hembra; 2) la herencia de orgánulos, consecuencia de la expresión del ADN que tienen mitocondrias y cloroplastos; 3) la presencia de fenómenos epigenéticos como es la dotación genómica (dominancia de un padre o efectos de origen de los padres); 4) a efectos de dosificación (en caso de tejido triploide como el endospermo); 5) al fenómeno de xenia (efecto de los genes del padre masculino en el desarrollo de frutos o

semillas); y 6) la interacción entre los productos de genes nucleares y plasmógenes, etc.

Dichos fenómenos han sido mencionados por autores como Corey *et al.* (1976), Klug y Cummings (1999), Kang *et al.* (1995), Estrada *et al.* (1999), Bulant *et al.* (2000), Evans y Kermicle (2001), Kollipara *et al.* (2002), Dhliwayo *et al.* (2005) entre otros. Aunque la mayoría de estos autores, no han trabajado en maíz o evaluando las mismas variables de este trabajo, resaltan la influencia que presentan en la eficiencia en el intercambio de gases, en la fotosíntesis, en la calidad y tamaño de la semilla, en la duración del periodo de llenado de grano y la tasa de acumulación del almidón, por mencionar algunos caracteres relevantes.

Además de lo anterior, debe tenerse en cuenta que cuando se hace uso de los diseños dialélicos de Griffing, los estimados de aptitud combinatoria general y específica (ACG y ACE) juegan un papel importante para definir el futuro del material evaluado.

Tomando en cuenta los resultados anteriormente discutidos, el comportamiento promedio de la mayoría de los híbridos al invertir el orden de los progenitores mostró diferencias numéricas, aunque de diferente magnitud para cada variable considerada. Ante esta situación, los estimados del comportamiento genético de líneas y probadores pueden estar influenciados por el tipo de cruce (directa o recíproca) ya que se toma en cuenta la media general

y el comportamiento promedio de cada uno de los cruzamientos, y al haber un cambio en la ACG de las líneas, la ACE también se vera afectada, por considerar a la ACG de las líneas que forman la crusa.

Por tal motivo y aprovechando la información obtenida de los dialélicos método 4 de Griffing de los dos grupos, se comparó el comportamiento de los estimados de ACG para cada tipo de crusa; para el grupo enano y el grupo QPM, cuyos resultados fueron concentrados en el Cuadro 4.6.

La información de dicho Cuadro revela que las líneas de los dos grupos germoplásmicos presentaron un cambio en la expresión genética al ser consideradas como hembra o como macho en las cuatro variables. Para medir la magnitud de diferenciación entre los estimados se consideró una correlación de orden concebida por Spearman y aplicada en cada grupo.

Cuadro 4.6. Efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de 10 líneas del grupo enano y 9 del grupo QPM, estimados bajo el método 4 de Griffing (como madre y padre) para cuatro variables agronómicas evaluadas durante la primavera del 2004.

Línea	FM (días)		RMP (%)		AP (cm)		REND (t ha ⁻¹)	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Grupo enano (A)								
1	-1.04	8 [£] -0.62	8 -0.49	5 -0.98	7 5.09	1 13.60 **	1 0.50	2 1.40 **
2	-0.41	7 -0.12	5 2.28 **	2 1.56	3 1.17	5 -5.68	9 0.00	7 -0.32
3	0.64	3 0.26	3 1.30	4 3.00 **	1 0.09	6 6.76	2 0.01	6 -0.24
4	0.41	5 1.11	2 1.92	3 0.02	4 -0.93	7 2.20	3 0.19	5 0.55
5	-1.24	9 -0.91	9 2.29 *	1 2.06 *	2 4.32	2 0.22	4 0.33	3 0.41
6	0.53	4 -0.55	7 -1.00	7 -1.29	9 -1.45	8 -6.15	10 -0.64 *	9 -0.53
7	-0.01	6 -0.14	6 -2.77 **	10 -1.27	8 -6.85 *	10 -5.55	8 -0.94 **	10 -0.46
8	1.41	2 0.01	4 -0.66	6 -1.77 *	10 1.97	4 -1.07	5 0.19	4 -0.47
9	1.64	1 2.43	1 -1.24	8 -0.83	6 3.03	3 -2.03	6 0.70 *	1 0.44
10	-1.92	10 -1.47	10 -1.64	9 -0.50	5 -6.44	9 -2.30	7 -0.34	8 -0.79 *
	r=0.8424 **		r=0.6363 *		r=0.5515		r=0.7212 *	
DMS (gi)	0.74	1.31	3.06	2.38	7.13	7.39	0.60	0.74
DMS (gi-gj)	1.10	1.95	4.56	3.55	10.62	11.02	0.89	1.10
Grupo QPM (B)								
11	-1.25	8 [£] -0.47	5 -3.74 **	9 -3.51 **	9 -5.94	8 -13.22 *	9 -0.54	8 -0.11
12	-0.87	6 -0.52	6 2.66 **	1 4.01 **	1 1.44	4 -2.51	8 0.42	2 0.32
13	-0.17	5 0.06	4 0.66	4 1.39	3 7.92	1 10.63	1 0.37	3 0.33
14	0.54	3 -0.61	7 0.07	5 1.58	2 -0.37	6 1.56	4 0.20	4 -0.28
15	-2.20	9 -1.09	8 -2.55 **	8 -1.25	6 -6.29	9 -0.77	5 -1.01 **	9 0.59
16	-1.10	7 -2.44	9 -0.03	6 -2.20 *	8 -2.44	7 1.92	3 0.95 **	1 0.10
17	0.16	4 1.27	2 1.76 *	2 1.30	4 0.30	5 5.37	2 0.03	5 0.30
18	1.92	2 0.72	3 -0.20	7 -1.49	7 3.21	2 -2.01	7 -0.10	6 -0.67
19	2.97	1 3.08	1 1.38	3 0.16	5 2.16	3 -0.96	6 -0.33	7 -0.58
	r=0.7000*		r=0.7833*		r=0.2000		r=0.1167	
DMS (gi)	0.93	1.30	1.06	1.64	3.66	5.77	0.43	0.60
DMS (gi-gj)	1.40	1.95	1.60	2.46	5.49	8.65	0.65	0.90

* y ** =Estadísticamente diferente de cero al 0.05 y 0.01 de probabilidad, respectivamente; £=Clasificación de las líneas en cuanto a su ACG; ♀=ACG de la línea tomada como hembra; ♂=ACG de la línea tomada como macho; r=Coefficiente de correlación de orden de Spearman; DMS=0.05.

Para las líneas del grupo enano (A), se encontró (Cuadro 4.6) que la correlación de orden de las líneas para la variable FM, fue la que tuvo el valor más alto ($r=0.8424$) además de ser significativa ($P\leq 0.01$). Este valor de la correlación es un indicativo de que el cambio de orden de los progenitores en los cruzamientos no altera de una manera importante el comportamiento genético de las líneas.

Sin embargo, como criterio de selección de las líneas, el fitomejorador toma en consideración la intensidad, el signo y significancia de los estimados. Para FM, ninguna línea presentó valores estadísticamente diferentes de cero, pero la línea 6 mostró un cambio de signo al pasar de su condición de hembra a la de macho.

Por otro lado, la variable RPM exhibió una correlación baja ($r=0.6363$) aunque significativa ($P\leq 0.05$). Pero lo más trascendental es que líneas como la 2, 3, 7 y 8 presentaron diferente grado de significancia en sus estimados, aunque mantuvieron el mismo signo. Lo cual indica que el potencial genético de estas líneas no se mantiene al invertir su participación en la cruce.

Caso contrario sucedió con AP, que tuvo la correlación más baja ($r=0.5515$) y resultó no ser significativa, lo cual indica un comportamiento desigual de las líneas al ser consideradas como hembras o como machos. Por lo que se observó cambios de signo de los estimados, en el orden de clasificación y por consiguiente en el estimado propio de las líneas.

Por último, la variable REND que logró una correlación aceptable (0.7212) y significativa ($P \leq 0.05$), también presentó inconsistencia en los estimados, con diferencias de signos y de orden, siendo la línea 9 la única que mostró un comportamiento similar.

En el Cuadro 4.6 también se incluyó los estimados de ACG para las líneas del grupo originado por el CIMMYT (maíz QPM). Se encontró una mayor inconsistencia en el comportamiento genético en las líneas al ser consideradas como hembras o como machos, encontrándose correlaciones significativas ($P \leq 0.05$) de orden, solamente en dos variables. Una de estas variables fue FM, en donde se puede resaltar que ninguna línea tuvo valores estadísticamente diferentes de ceros, ni como hembra ni como macho. Sin embargo, hubo un cambio de signo en los valores de las líneas 13 y 14.

La otra variable en donde varias de las líneas conservaron el mismo orden en los dos estimados fue RPM. Pero las líneas 15, 16 y 17 sufrieron un cambio de relevancia; de manera tal, que presentaron diferente grado de diferenciación estadística, aunque mantuvieron el mismo signo.

Para el resto de las variables (AP y REND) el comportamiento de las líneas fue modificado considerablemente por intervenir su participación en la cruce, originando cambios en el signo del estimado y su nivel de significancia principalmente, generando correlaciones bajas y no significativas ($r=0.2000$ y $r=0.1167$ para AP y REND, respectivamente).

Retomando de nueva cuenta las diferencias de los estimados de ACG de las líneas cuando se utilizan como hembras o como machos, se resalta la importancia que juegan estos resultados, ya que cuando se utilizan los diseños dialélicos de Griffing para conocer el comportamiento genético de un grupo de líneas, se ha hecho uso del método 4, bajo el supuesto de ausencia de efectos maternos y que los efectos genotípicos recíprocos generalmente no existen en datos de plantas tal como lo describió Griffing (1956).

Si bien, los efectos maternos de las líneas pueden carecer de importancia estadística para algunas variables de interés, éstas pueden presentar valores de ACG diferentes si se utilizan como hembras o como machos, y esto puede originar una mala selección de los individuos que pasaran a formar el siguiente ciclo de selección, si se está empleando algún tipo de selección recurrente, como lo mencionan Vales *et al.* (2001), Doerksen *et al.* (2003) y Butruille *et al.* (2004).

Por otra parte, cuando se constituye una nueva población a través de la recombinación de materiales selectos, normalmente no se toma en cuenta qué líneas deben ser utilizadas como hembra y cuales como macho; si no más bien, los cruzamientos se realizan conforme vayan coincidiendo en floración, ocasionando cambios en la constitución genética de la población, que pueden ser favorables, pero existe también la posibilidad de que se tenga un estancamiento o en el peor de los casos, en un retroceso en el avance genético de la población.

Otro de los aspectos importantes de los análisis dialélicos es estimar el comportamiento esperado de las combinaciones híbridas con base en el funcionamiento promedio de las líneas involucradas; es decir, la aptitud combinatoria específica (ACE).

Estos estimados de las cruzas del grupo enano, de igual manera sufrieron un cambio al invertir el sentido de los progenitores, tal y como se observa en la Figura 4.1. En este conjunto de gráficos que representan el comportamiento de ACE de las cruzas para cada una de las variables evaluadas, se observó que no todas las cruzas presentaron un mismo comportamiento al invertir el orden de sus progenitores. Ya que algunas cruzas aunque presentaron estimados con el mismo signo, las diferencias son notables; en otros casos, esta diferenciación se debió al cambio de signo de los estimados.

Sin embargo lo que puede resultar de mayor relevancia es que algunas de las cruzas presentaron valores diferentes de cero en un sentido de la cruza, pero en su contraparte no mostró significancia alguna.

Para FM, no se presentó dicha situación ya que ninguna cruza arrojó valores estadísticamente diferentes de cero. Además, al comparar las diferencias de los estimados de las cruzas directas con las cruzas recíprocas a través de una prueba de t , ninguna resultó significativa.

Para la variable AP, las cruzas que mostraron una mayor versatilidad fueron 1x7, 1x8, 1x10, 3x10, 5x8 y 8x9. Aunque solamente en la craza 1x10, las diferencias fueron significativas ($P \leq 0.05$) al aplicar la prueba de *t*.

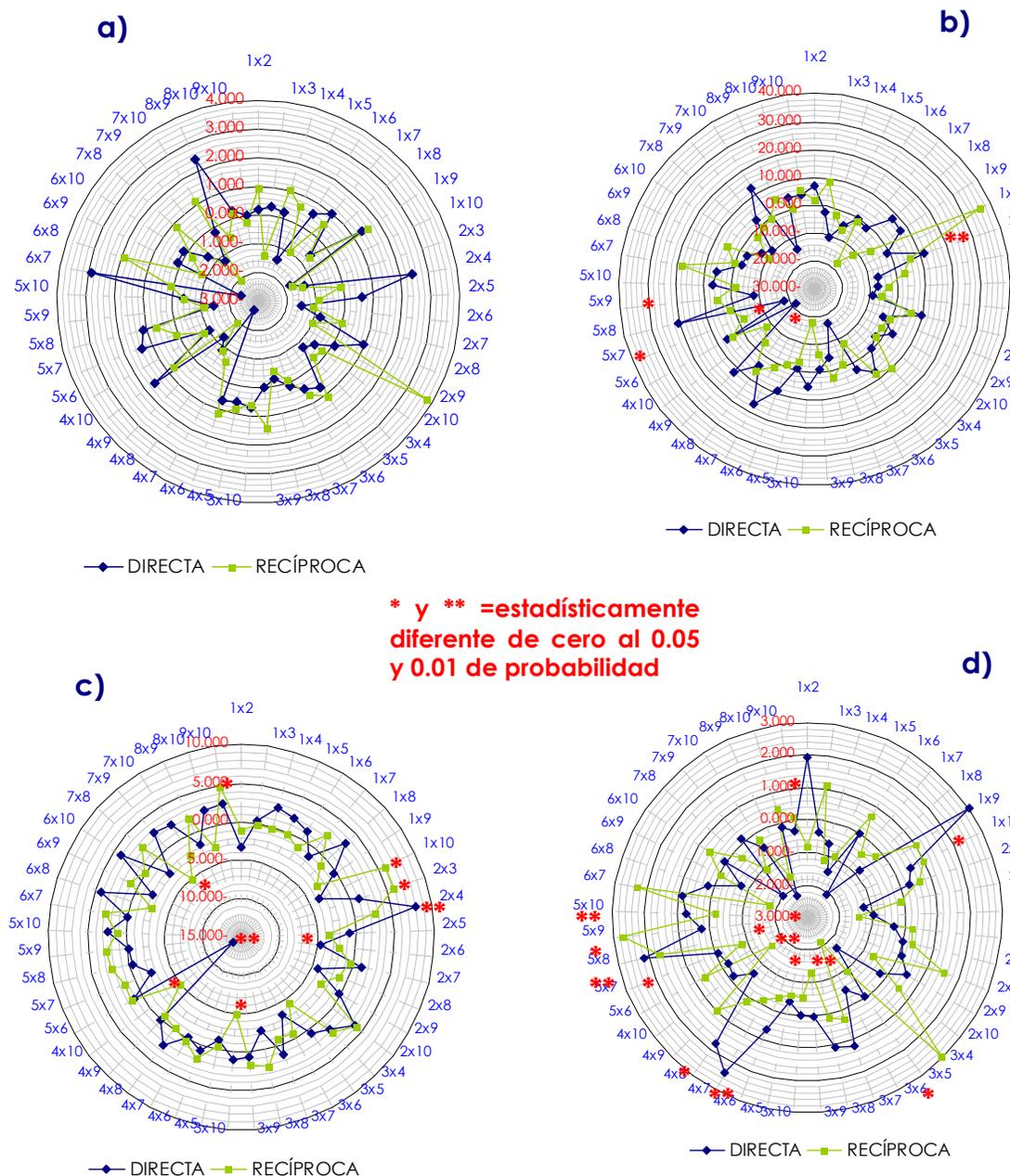


Figura 4.1. Efectos de aptitud combinatoria específica y su significancia, estimados para las variables FM (a), AP (b), RPM (c) y REND (d) de las cruzas directas y recíprocas, obtenidas por el método 4 de Griffing para el grupo enano.

En RMP se encontró que las cruzas 1x10, 4x10 y 6x8 presentaron diferencias estadísticas ($P \leq 0.05$, 0.09 y 0.08, respectivamente) entre el estimado de la cruce directa con el de la cruce recíproca. Caso similar se encontró para las cruzas 1x2, 3x4 y 5x9 ($P \leq 0.06$, 0.01 y 0.09, respectivamente) en la variable rendimiento (REND).

De la misma manera, las cruzas del grupo QPM presentaron cambios en los estimados de ACE al invertir el orden de los progenitores, en cada uno de los caracteres bajo estudio (Figura 4.2). Sin embargo, estas diferencias fueron más pequeñas que las encontradas en el grupo enano.

Hay que resaltar que solamente la cruce 1x2 presentó diferencias estadísticas en la prueba de t , entre el estimado de la cruce directa con el de la cruce recíproca en la variable RMP. El resto de las cruces, aunque no se hayan detectado diferencias estadísticas entre los estimados, sí presentaron valores que variaron en cuanto al signo e intensidad, originado por el cambio del potencial genético que presentan las cruces al considerar a los progenitores como hembras o como machos.

De nueva cuenta, resalta la importancia que hay en realizar cruzamientos directos y los recíprocos, ya que permite tener un muestreo mayor del comportamiento de las líneas y de las cruces, por lo que se podrá tener un mayor conocimiento de su potencial. Aunque esto genere un aumento en el trabajo para realizar los cruzamientos y en el recurso humano y económico.

No obstante, existen autores como Mickelson *et al.* (2001) y Long *et al.* (2004), que aunque no se interesen en estimar la magnitud de los efectos maternos, realizan cruzamientos en forma directa y recíproca, que después mezclan en uno solo para poderlos evaluar y, de esta manera aunque en una forma indirecta, toman en consideración los efectos recíprocos.

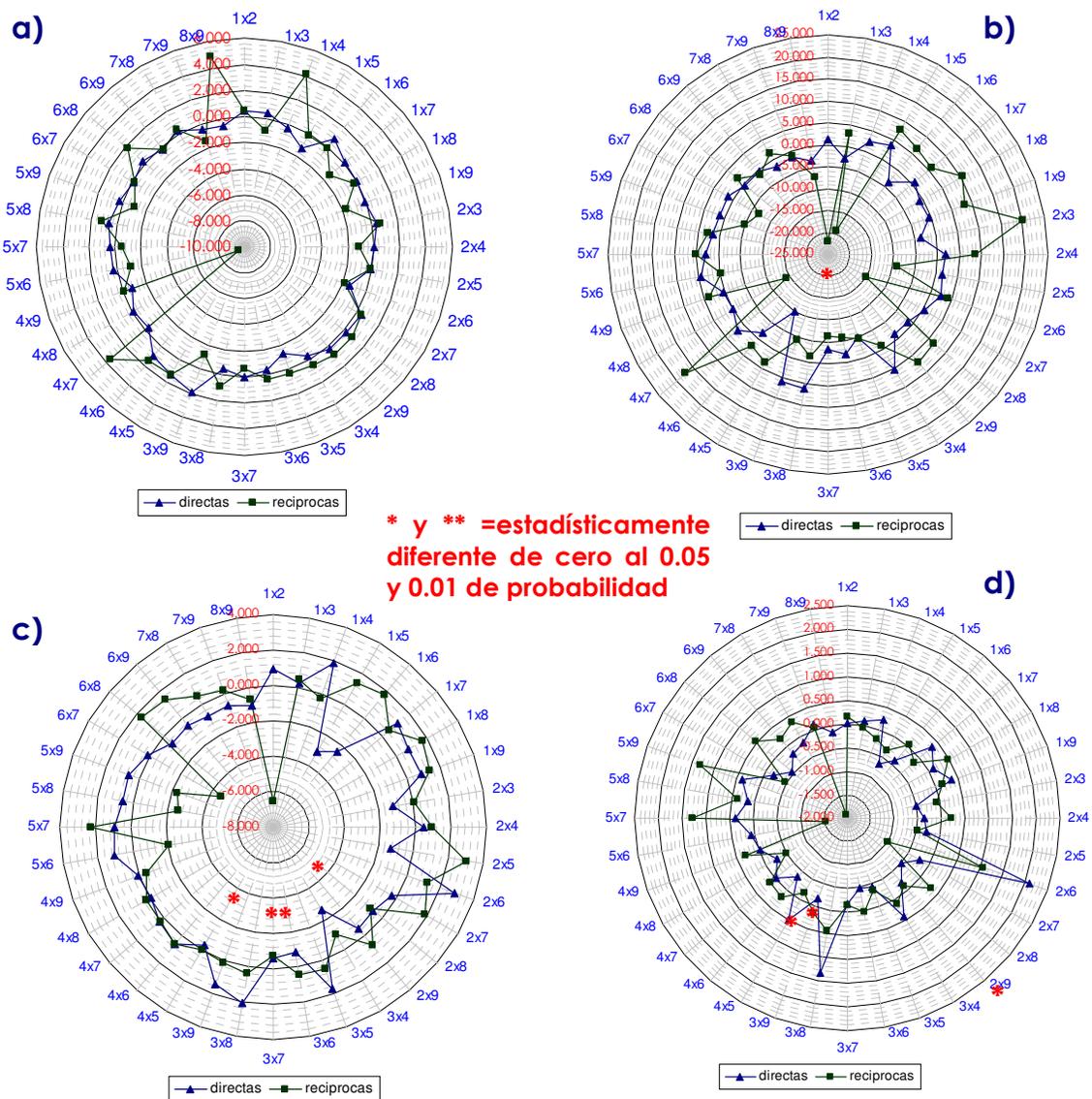


Figura 4.2. Efectos de aptitud combinatoria específica y su significancia, estimados para las variables FM (a), AP (b), RPM (c) y REND (d) de las cruza directas y recíprocas, obtenidas por el método 4 de Griffing para el grupo QPM.

Otra forma de establecer el grado de diferenciación del comportamiento de las cruzas realizadas en forma directa como recíproca, fue a través de la interacción genotipo x ambiente para el grupo Enano y QPM. Aunque en ningún caso dicha interacción fue estadísticamente significativa para la variable rendimiento (Cuadros A2, A3, A4 y A5, del apéndice). Sin embargo, la interacción modelada a través de graficas biplot permitirá valorar el comportamiento promedio de las localidades de evaluación y de los genotipos a través de las localidades de cada tipo de crusa.

En la Figura 4.3 se concentró el comportamiento promedio de las cruzas de prueba realizadas en forma directa y recíproca para los grupos Enano y QPM, modelados a través de gráficos biplot GGE generados por el modelo SREG para la variable REND. El conjunto de gráficos que representan las cruzas directas y recíprocas para el grupo Enano (Figuras 4.3a y 4.3b, respectivamente), indican que en ambos casos, las localidades mantuvieron la longitud de sus vectores y su distribución espacial en los gráficos. Sin embargo, la adaptabilidad de los genotipos a una determinada localidad o en todas, sí se advirtió un importante cambio debido al tipo de crusa, ya que presentaron un ordenamiento diferente en la mayoría de los casos.

Para el grupo QPM la interacción genotipo x ambiente estimada para las cruzas directas y recíprocas (Figuras 4.3c y 4.3d, respectivamente) reflejó que el cambio en el orden de los progenitores al realizar el apareamiento, alteró el comportamiento promedio de las localidades, ya que éstas no se mantuvieron

en el mismo cuadrante y presentaron vectores de diferente magnitud. Del mismo modo, los genotipos no presentaron el mismo grado de adaptabilidad

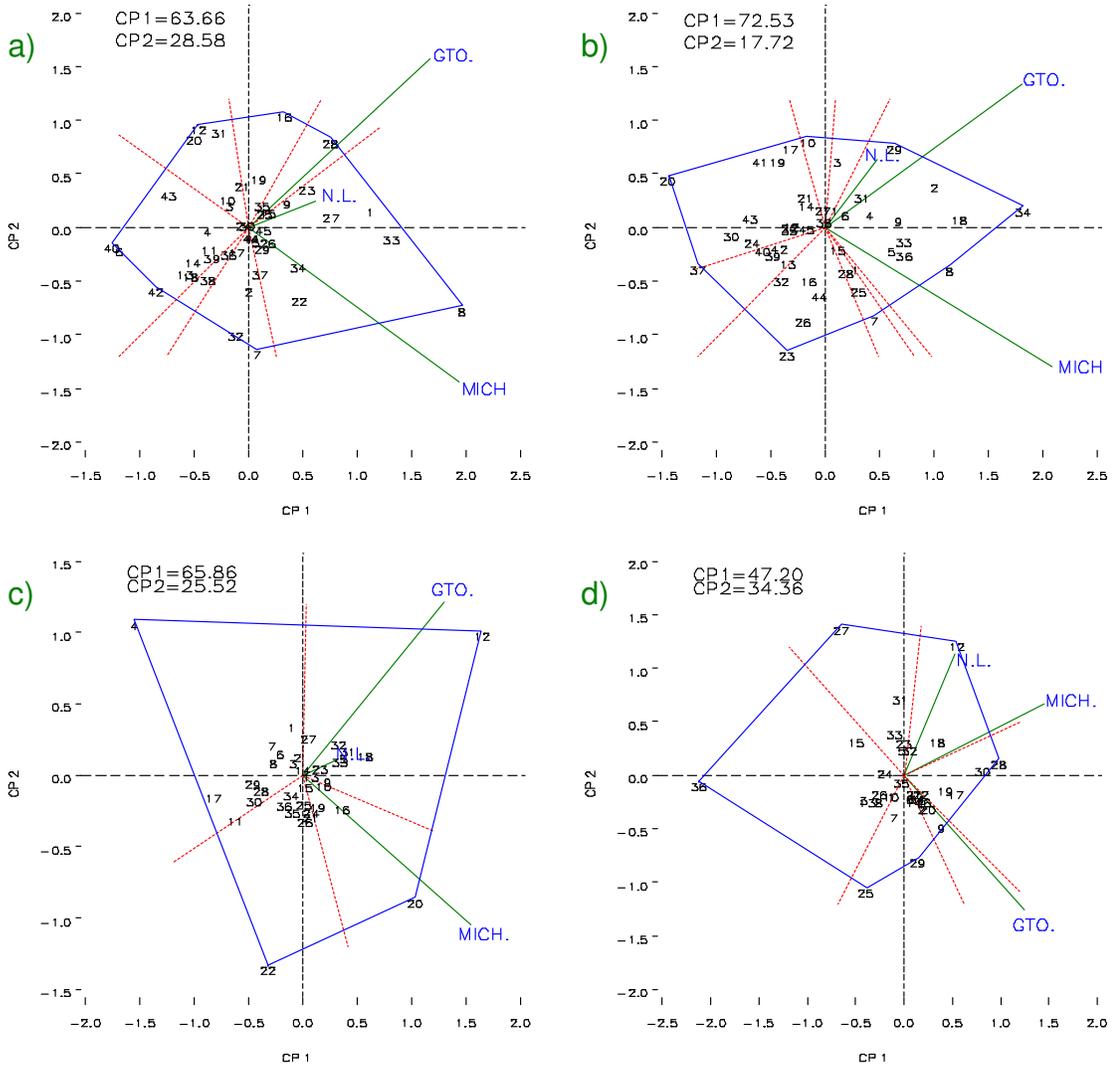


Figura 4.3. Biplot del modelo SREG para la interacción genotipo x ambiente de las cruzas directas y recíprocas del grupo Enano (a y b, respectivamente) y del grupo QPM (c y d, respectivamente) para la variable rendimiento de mazorca (REND).

Análisis de la Interacción de los Grupos Germoplásmicos (Grupo AB y BA)

Anteriormente se discutió el comportamiento que presentaron los cruzamientos provenientes de cada uno de los grupos germoplásmicos considerados en esta investigación; sin embargo, es de gran importancia establecer el grado de combinación existente entre las líneas de estos dos grupos a través de sus cruzas. Considerando, además, que existieron diferencias estadísticas ($P \leq 0.01$) en el contraste ortogonal $A \times B$ vs $B \times A$, en las variables floración masculina, altura de planta y rendimiento de mazorca.

En el Cuadro 4.7 se concentraron las medias de las cruzas de ambos grupos, así como la diferencia entre ellas (considerados como efectos recíprocos) y su significancia. En éste Cuadro se observó que para las cuatro variables en estudio se encontró un mayor número de cruzas con efectos recíprocos de consideración, en comparación con los encontrados en las cruzas dentro de cada grupo (A y B).

Ante estos resultados es posible establecer que además de la variabilidad genética que presentan cada uno de los grupos, la diversidad genética existente entre ellos, influye en el cambio de comportamiento de las cruzas al considerar uno u otro material como hembra o como macho. Los resultados coinciden con lo reportado por Pollak *et al.* (1991) que encontraron efectos recíprocos de consideración al comparar las combinaciones heteróticas de poblaciones de maíz del Caribe y germoplasma tropical.

Cuadro 4.7. Medias de cuatro variables agronómicas para 90 cruzas F₁ directas y recíprocas y efectos recíprocos, obtenidos del cruzamiento de las líneas del grupo enano (A) por líneas del grupo QPM (B).

I	Floración masculina (días)			Altura de planta (cm)			Relación altura mazorca/planta (%)			Rendimiento (t ha ⁻¹)		
	AB	BA	R	AB	BA	R	AB	BA	R	AB	BA	R
1x11	86	86	0.17	189	177	6.00	50	42	4.00	12.09	10.88	0.61
1x12	88	87	0.68	145	129	7.82	47	51	-2.20	9.65	7.91	0.87
1x13	89	87	0.92	211	198	6.95	51	47	2.15	13.15	11.75	0.70
1x14	90	85	2.42	203	192	5.83	52	49	1.58	12.86	11.79	0.53
1x15	85	84	0.42	198	194	2.00	52	55	-1.75	14.61	13.58	0.52
1x16	87	86	0.33	194	185	4.67	51	49	0.83	12.96	11.88	0.54
1x17	87	88	-0.58	194	187	3.83	53	50	1.33	12.31	12.42	-0.05
1x18	92	91	0.85	192	210	-8.98	54	51	1.38	11.11	11.36	-0.12
1x19	93	89	1.83	195	184	5.78	56	50	2.90	11.44	9.69	0.88
2x11	84	84	-0.33	187	196	-4.67	49	47	1.08	12.43	14.17	-0.87
2x12	84	86	-0.92	138	144	-2.93	50	49	0.77	8.42	7.20	0.61
2x13	83	87	-1.67	193	209	-8.00	51	50	0.75	12.19	15.63	-1.72
2x14	83	84	-0.71	171	205	-16.92	39	49	-4.83	10.94	14.51	-1.78
2x15	84	83	0.58	179	204	-12.67	49	50	-0.92	12.63	13.93	-0.65
2x16	84	85	-0.75	167	191	-12.00	49	48	0.17	10.19	12.86	-1.33
2x17	87	87	-0.03	212	192	10.27	53	50	1.60	13.25	12.56	0.35
2x18	84	88	-2.25	185	219	-17.25	53	51	1.17	13.30	13.82	-0.26
2x19	84	89	-2.71	165	190	-12.63	48	51	-1.18	11.68	12.40	-0.36
3x11	83	86	-1.58	170	193	-11.13	55	49	3.25	12.20	10.81	0.69
3x12	89	86	1.57	131	124	3.22	52	47	2.57	9.72	8.24	0.74
3x13	87	87	0.00	230	200	14.75	50	50	-0.33	12.40	12.46	-0.03
3x14	88	86	0.92	210	200	5.00	53	53	-0.08	13.46	12.64	0.41
3x15	85	85	0.17	203	190	6.25	54	51	1.75	11.68	11.65	0.01
3x16	85	86	-0.33	205	183	10.71	52	50	0.92	13.47	12.18	0.65
3x17	89	87	0.75	202	184	8.67	55	50	2.08	15.19	11.88	1.65
3x18	87	90	-1.13	222	197	12.38	51	53	-1.25	14.05	15.38	-0.66
3x19	88	87	0.73	222	162	29.98	54	41	6.15	12.00	11.72	0.14
4x11	86	83	1.54	207	189	8.83	48	49	-0.38	13.19	13.81	-0.31
4x12	86	88	-1.35	179	138	20.38	50	46	2.18	10.97	8.84	1.06
4x13	91	87	2.00	210	199	5.47	50	50	0.37	11.41	12.60	-0.59
4x14	88	85	1.60	211	198	6.53	56	55	0.30	15.04	14.58	0.23
4x15	87	82	2.30	216	183	16.32	57	49	3.72	13.45	11.51	0.97
4x16	84	85	-0.75	195	182	6.38	55	49	2.92	12.73	12.32	0.20
4x17	86	87	-0.21	192	183	4.25	48	50	-1.13	12.43	12.02	0.20
4x18	89	91	-1.25	203	179	12.08	55	48	3.50	12.96	11.15	0.90
4x19	91	88	1.42	197	188	4.83	53	51	0.75	11.53	11.86	-0.16
5x11	81	84	-1.58	214	187	13.33	49	52	-1.50	13.08	14.41	-0.66
5x12	86	85	0.42	148	125	11.67	48	52	-2.25	11.04	6.51	2.27
5x13	87	87	0.17	208	195	6.50	55	51	2.00	13.69	12.28	0.70
5x14	85	85	0.00	201	183	8.83	55	52	1.50	13.31	12.16	0.57
5x15	84	85	-0.17	195	183	6.08	50	51	-0.58	11.28	12.29	-0.50
5x16	84	85	-0.67	203	179	11.92	56	50	3.00	15.31	12.01	1.65
5x17	86	87	-0.33	185	180	2.42	49	51	-1.00	13.30	11.71	0.79
5x18	88	87	0.50	210	201	4.33	50	54	-1.92	13.78	13.04	0.37
5x19	90	88	0.75	179	184	-2.67	53	53	0.17	10.77	11.54	-0.38
6x11	83	83	0.00	197	190	3.63	52	46	2.83	13.38	13.24	0.07
6x12	85	84	0.08	173	136	18.46	46	45	0.75	10.99	7.85	1.57
6x13	88	87	0.50	219	198	10.83	49	49	-0.17	12.80	12.50	0.15
6x14	87	86	0.33	213	183	15.42	51	52	-0.42	14.19	14.10	0.05
6x15	87	86	0.42	197	180	8.70	51	53	-0.90	11.47	13.13	-0.83
6x16	86	88	-1.00	202	142	30.08	50	38	6.17	12.72	10.25	1.23
6x17	85	87	-1.25	192	189	1.08	49	51	-1.00	12.86	11.99	0.44
6x18	92	88	1.80	223	209	7.03	52	52	0.05	12.40	11.55	0.43
6x19	92	88	1.83	212	186	12.67	51	51	0.00	12.50	11.76	0.37
7x11	83	83	0.13	203	192	5.42	51	50	0.21	13.13	12.81	0.16
7x12	86	87	-0.45	142	148	-3.37	45	48	-1.38	10.25	9.19	0.53
7x13	88	86	0.83	216	202	7.33	48	49	-0.75	12.87	12.89	-0.01
7x14	87	84	1.87	205	198	3.70	54	48	3.25	12.55	13.53	-0.49
7x15	84	83	0.50	198	195	1.85	49	49	0.45	14.62	14.89	-0.13
7x16	86	84	0.93	202	184	8.73	48	49	-0.13	11.43	12.61	-0.59
7x17	89	86	1.30	202	185	8.23	56	50	3.27	12.22	12.31	-0.04
7x18	90	86	2.00	215	193	10.92	54	50	1.67	12.20	12.61	-0.20
7x19	90	87	1.50	200	190	5.00	53	51	1.33	11.91	12.15	-0.12
8x11	89	84	2.33	204	178	13.42	50	44	3.17	12.76	13.31	-0.27
8x12	87	84	1.33	169	136	16.67	51	49	1.25	9.08	8.40	0.34
8x13	90	87	1.60	226	201	12.40	51	50	0.30	14.79	12.65	1.07
8x14	87	86	0.75	199	191	4.17	51	54	-1.08	12.33	13.11	-0.39
8x15	86	85	0.42	207	201	3.00	51	50	0.50	14.08	13.19	0.44
8x16	85	85	-0.17	204	184	10.04	52	49	1.67	12.31	12.38	-0.03
8x17	88	90	-0.65	190	179	5.32	54	51	1.55	11.92	12.63	-0.35
8x18	92	88	1.92	207	207	0.08	53	52	0.42	13.03	12.84	0.09
8x19	90	88	0.83	219	190	14.75	53	52	0.67	12.84	11.91	0.47
9x11	87	86	0.50	198	167	15.33	49	45	2.17	12.62	12.81	-0.09
9x12	88	90	-0.67	157	125	15.83	47	47	-0.42	10.31	9.27	0.52
9x13	90	88	0.92	225	197	13.67	49	50	-0.50	14.22	12.34	0.94
9x14	90	88	1.08	224	194	15.08	50	50	0.17	14.48	11.87	1.31
9x15	88	85	1.50	211	207	2.25	49	52	-1.33	12.45	13.50	-0.52
9x16	87	86	0.21	197	181	8.04	46	49	-1.21	14.45	12.06	1.20
9x17	87	88	-0.58	218	182	18.00	52	50	0.58	14.45	11.76	1.35
9x18	93	88	2.13	204	189	7.43	52	51	0.60	12.69	12.07	0.31
9x19	92	89	1.42	208	186	10.75	52	52	0.08	12.32	11.60	0.36
10x11	86	81	2.33	179	205	-12.92	49	47	1.17	11.76	12.02	-0.13
10x12	86	82	2.00	156	145	5.67	49	47	1.08	10.32	7.29	1.52
10x13	86	85	0.54	192	205	-6.63	51	50	0.42	10.72	12.23	-0.76
10x14	84	81	1.42	186	200	-7.13	58	52	2.92	11.56	11.40	0.08
10x15	86	82	2.25	185	200	-7.17	51	50	0.58	12.49	14.43	-0.97
10x16	85	83	0.71	199	188	5.25	53	49	2.04	12.77	11.95	0.41
10x17	85	86	-0.42	178	206	-13.75	49	47	1.00	14.24	11.41	1.41
10x18	88	85	1.21	178	197	-9.21	50	50	-0.17	12.78	11.96	0.41
10x19	88	86	1.17	176	194	-8.83	51	51	0.17	11.08	11.49	-0.21

** , * y † =Estadísticamente diferente al 0.01, 0.05, 0.10 de probabilidad; I=identificación de la cruz; AB=Cruza directa; BA=Cruza recíproca; R=Efecto recíproco; líneas 1-10 = Grupo enano; líneas 11-19 = Grupo QPM.

Para la variable AP (Cuadro 4.7) se encontró que las cruzas 1x14, 4x15, 8x11, 8x18 y 10x11; así como 2x18 y 2x19 presentaron diferencias estadísticas, donde las dos últimas cruzas tuvieron una mejor respuesta al considerar las líneas enanas como hembras.

La variable que más se vió influenciada por los efectos recíprocos fue AP, ya que de las 90 cruzas en consideración, 12 de ellas (13 %) mostraron diferencias estadísticas entre las cruzas directas y recíprocas, encontrándose una reducción en la altura de la planta cuando las líneas del grupo enano fueron utilizadas como machos.

La variable RMP, solamente tuvo tres cruzas (2x14, 3x19 y 6x16) que presentaron significancia estadística en los efectos maternos, cuyo resultado se debió principalmente al cambio que hubo en la altura de planta al invertir el orden de participación de los progenitores.

En el caso del rendimiento de mazorca (Cuadro 4.7) los resultados indican que las cruzas 2x13, 2x14, 5x13, 6x12 y 9x14 presentaron diferencias significativas ($P \leq 0.05$, 0.06, 0.01, 0.07 y 0.08, respectivamente) en los efectos recíprocos. En este caso, los híbridos tuvieron un mayor rendimiento cuando las líneas QPM fueron utilizadas como machos.

En forma general, los efectos recíprocos solo se han sido valorados en cruzamientos de líneas pertenecientes al mismo fondo genético apareadas bajo

los diseños dialélicos; existiendo poca o nula información sobre las posibles igualdades o diferencias entre las cruzas directas y recíprocas involucrando líneas de diferente grupo germoplásmico. Con los resultados generados en este trabajo de investigación es posible inferir que entre más divergente sea un carácter dado entre dos poblaciones o grupos germoplásmicos, habrá mayor posibilidad de presentarse efectos recíprocos de consideración agronómica. Debido a que las diferencias de las cruzas AB con respecto a las cruzas BA fueron mayores, que las encontradas entre las cruzas directas y recíprocas dentro de cada grupo germoplásmico.

Diseño línea x probador

Las diferencias encontradas en los dos tipos de cruzas originadas por el cambio de orden de los progenitores, debe ser discutida ampliamente, tomando en cuenta además, la forma en que se efectuaron dichos cruzamientos, de tal modo que se subdividió la fuente cruzas en línea, probador y línea x probador, cuyos resultados se concentraron en los Cuadros 4.8 y 4.9.

En ambos casos se aprecia que, en lo general, las líneas de los dos grupos germoplásmicos presentaron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) para la mayoría de las caracteres en observación, lo cual indica la amplia variabilidad

genética que presentan cada uno de los grupos, facilitando de esta manera la selección.

Sin embargo, la interacción línea x probador no presentó diferencias significativas en ninguno de los dos casos; por lo tanto, las líneas mantuvieron el mismo comportamiento al cruzarse con los diferentes probadores. Por consiguiente y en base a la mayor varianza encontrada en las líneas y probadores, la expresión de los híbridos evaluados se debió principalmente a los efectos aditivos presentes en cada uno de los grupos germoplásmicos bajo evaluación.

Otro aspecto importante que sobresale de los Cuadros 4.8 y 4.9 es que las líneas QPM fueron las que presentaron mayor variabilidad genética tanto como hembras o como machos, por lo que su nivel de participación en la suma de cuadrados de las cruzas para las cuatro variables, fue por arriba del 60 %.

Además, las líneas QPM, al ser utilizadas como hembras presentaron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) en la interacción con el ambiente, para la mayoría de las variables evaluadas. En otras palabras, tuvieron un cambio en el orden relativo que guardaron en cada localidad, ocasionada posiblemente al origen geográfico que tienen estas líneas, que es diferente a los ambientes de evaluación, por tal motivo se vieron mayormente influenciadas por las condiciones ambientales prevaletentes en cada localidad.

Cuadro 4.8. Cuadrados medios de un análisis línea x probador, entre 10 líneas del grupo Enano (hembra) y 9 líneas QPM (macho) evaluadas en la primavera del 2004.

F.V.	g.l.	FM (días)	g.l.	AP (cm)	g.l.	RMP (%)	g.l.	REND (t ha ⁻¹)
Localidades (Loc)	2	19362.83 **	2	72226.02 **	2	80.81 *	2	75.79
Bloques/Loc	3	13.46	3	2619.44 **	3	8.47	3	14.29 *
Cruzas	89	24.48 **	89	2496.49 **	89	40.76	89	16.47 **
Línea (QMP)	8	128.94 **	8	21677.25 **	8	128.61 **	8	128.11 **
Probador (E)	9	44.69 **	9	1152.78 **	9	27.64	9	8.11
Lin x Prob	72	5.53	72	360.32	72	29.25	72	4.17
Cruzas x Loc	178	4.49	178	392.39	178	19.71	178	2.81
Lin x Loc	16	7.02	16	1008.23 **	16	14.23	16	7.80
Prob x Loc	18	6.70	18	377.02	18	15.81	18	1.83
Lin x Prob x Loc	144	3.55	144	290.57	144	19.91	144	2.19
Error	157	9.33	156	418.34	156	37.72	133	4.71
C.V. (%)		3.56		11.12		12.43		18.11
Media		86		184		49		11.985

*, **=Significativo al 0.05, 0.01 de probabilidad, respectivamente; g.l.=Grados de libertad; FM=Floración masculina; AP=Altura de planta; RMP=Relación mazorca-planta; REND=Rendimiento de mazorca; C.V.=Coeficiente de variación.

Cuadro 4.9. Cuadrados medios de un análisis línea x probador, entre 9 líneas QPM (hembra) y 10 líneas del grupo Enano (macho) evaluadas en la primavera del 2004.

F.V.	g.l.	FM (días)	g.l.	AP (cm)	g.l.	RMP (%)	g.l.	REND (t ha ⁻¹)
Localidades (Loc)	2	21956.31 **	2	86227.41 **	2	33.73	2	178.52 *
Bloques/Loc	3	29.92 **	3	254.20	3	24.79	3	7.65
Cruzas	89	24.98 **	89	1805.83 **	89	26.60	89	7.55 **
Línea (E)	9	74.98 **	9	2935.48 **	9	42.40 *	9	4.26
Probador (QPM)	8	113.19 **	8	11462.50 **	8	67.85 **	8	37.79 **
Lin x Prob	72	6.20	72	452.65	72	18.83	72	4.12
Cruzas x Loc	178	9.47 **	178	938.86 **	178	33.53	178	6.41 **
Lin x Loc	18	7.99	18	1923.02 **	18	33.83	18	14.28 **
Prob x Loc	16	27.91 **	16	3403.81 **	16	66.24	16	13.33 **
Lin x Prob x Loc	144	6.84	144	427.58	144	27.69	144	3.83
Error	168	6.06	167	391.92	167	45.27	141	4.23
C.V. (%)		2.83		10.10		13.16		16.43
Media		87		196		51		12.513

*, **=Significativo al 0.05, 0.01 de probabilidad, respectivamente; g.l.=Grados de libertad; FM=Floración masculina; AP=Altura de planta; RMP=Relación mazorca-planta; REND=Rendimiento de mazorca. C.V.=Coeficiente de variación

Para lograr una mejor apreciación del efecto de la interacción genotipo x ambiente para el tipo de cruce AB y BA para la variable rendimiento (REND) se modeló dicha interacción a través de una gráfica biplot bajo el modelo "Regresión en los Sitios" (SREG) propuesto por Crossa *et al.* (2002) utilizando la rutina para SAS propuesto por Burgueño *et al.* (2003); cuyos gráficos se presentan en la Figura 4.4.

La comparación del efecto multiplicativo de la interacción genotipo-ambiente entre las cruces AxB (Figura 4.4a) y para las cruces BxA (Figura 4.4b) para la variable REND, representadas por gráficas biplot, indican que las localidades mantuvieron el mismo comportamiento, debido a que coincidió que Juventino Rosas (GTO.) y El Prado (N.L.) tuvieran una interacción no cruzada, por encontrarse en el mismo sector, pero ambas presentaron una interacción cruzada con La Piedad (MICH.). Sin embargo, para la cruce AxB, la localidad más representativa fue GTO, debido a la cercanía del vector de esta localidad con el origen del segundo componente principal (CP2) mientras que en la cruce BxA, N.L. resultó ser más representativa. Las cruces mostraron inconsistencias en su interacción con el ambiente, al cambiar el orden de participación de los progenitores. Para esta variable (REND) también se encontró que las cruces AxB presentaron mayor dispersión en la gráfica biplot, lo que indica que este tipo de cruce es más inestable al cambio de los ambientes.

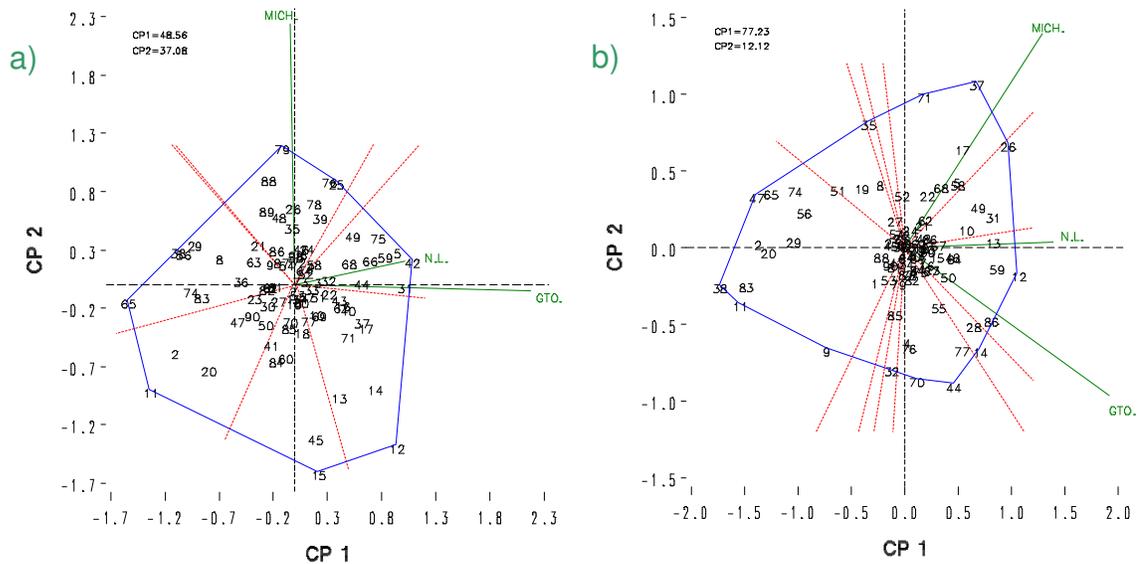


Figura 4.4. Biplot del modelo SREG para la interacción genotipo x ambiente de las cruces AxB (a) y las cruces BxA (b) para la variable rendimiento de mazorca (REND).

Ante la variabilidad que presentaron las líneas de ambos grupos en el cruzamiento entre ellas y considerando también el grado de diferenciación que existió al cambiar la participación de éstas en machos o hembras, el comportamiento genético de las líneas medido a través de la aptitud combinatoria general (ACG) fue estimado para cada grupo de cruzamientos (AB y BA) cuyos resultados se concentraron en el Cuadro 4.10. Para valorar la intensidad de estos cambios se utilizó un análisis de correlación de Spearman.

En el cuadro citado, se observa que en todas las variables de interés, las líneas mostraron un estimado diferente al ser utilizadas como hembras o como machos. Esta diferenciación es más notable en este tipo de cruces, donde se involucraron los dos grupos, que en aquellos casos en donde las cruces se

realizaron dentro de cada grupo germoplásmico (Cuadro 4.6) resaltando nuevamente que la diversidad genética dada principalmente por el origen geográfico diferente de los grupos, influye en el comportamiento genético de los híbridos al cambiar el orden en que se realizan los cruzamientos.

Para las líneas del grupo enano, se encontró que de las cuatro variables evaluadas, solamente FM presentó una correlación positiva y significativa ($P \leq 0.05$) entre las líneas macho y hembra; sin embargo, se presentaron estimados que cambiaron de signo y de significancia, como las líneas 2, 3, 7 y 8. Caso contrario se observó en la variable AP, en donde se obtuvo una correlación negativa y significativa ($P \leq 0.05$); es decir, que el orden de clasificación que presentaron las líneas al utilizarse como hembras, fue completamente opuesto al comportamiento de las mismas líneas pero considerada como macho. Por lo tanto, para cuando la altura de planta represente a la variable de mayor interés en un programa de mejoramiento (involucrando a estos dos grupos germoplásmicos) las líneas enanas deben ser tomadas en cuenta como hembras, ya que fue en este caso donde se presentan el mayor número de estimados de signo negativo.

En el Cuadro 4.10 también se aprecia que para el grupo enano, las variables que no presentaron correlación significativa fueron RMP y REND, debido mayormente a que las líneas mostraron una gran inconsistencia en el comportamiento genético al ser utilizadas como hembras o como machos en los

cruzamientos, siendo mayor dicha diferencia en la última variable, ya que la correlación fue de signo negativo, aunque estadísticamente irrelevante.

Las líneas del grupo QPM, presentaron un mayor grado de similitud entre los estimados de ACG de machos y hembras (Cuadro 4.10), ya que tres de las variables analizadas (FM, AP y RMP) presentaron correlaciones positivas ($r=0.82$, 0.88 y 0.70 , respectivamente) y significativas ($P\leq 0.01$ en las dos primeras y $P\leq 0.05$ en la última variable) por lo que las líneas mantuvieron el mismo orden de clasificación aun y cuando tienen estimados de diferente magnitud.

Cuadro 4.10. Efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de 10 líneas del grupo enano y 9 del grupo QPM, estimados bajo el método de línea x probador para cuatro variables agronómicas evaluadas durante la primavera del 2004.

I	FM (días)		AP (cm)		RMP (%)		REND (t ha ⁻¹)	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Líneas del grupo enano								
1	1.64 ** 2£	1.10 ** 2	-5.24 ** 8	-0.08 4	0.40 5	-0.19 7	-0.19 8	-0.73 ** 10
2	-3.05 ** 10	-0.01 7	-18.46 ** 10	10.88 ** 1	-1.82 ** 10	-0.15 5	-0.71 ** 10	1.16 ** 1
3	-0.26 7	0.46 3	3.83 * 5	-3.54 7	1.47 * 1	-0.15 6	0.17 3	-0.15 6
4	0.59 * 4	0.12 6	4.74 * 4	-2.40 6	1.38 * 2	0.21 3	0.05 5	0.15 4
5	-1.42 ** 9	-0.24 8	-2.50 7	-6.30 ** 9	0.44 4	2.54 * 1	0.35 2	-0.33 8
6	0.01 6	0.30 5	8.65 ** 2	-6.34 ** 10	-1.05 8	-1.24 10	0.13 4	-0.24 7
7	0.25 5	-1.17 ** 9	2.81 6	2.24 3	-0.08 7	-0.35 8	-0.12 7	0.52 * 2
8	1.29 ** 3	0.38 4	6.41 ** 3	-0.17 5	0.68 3	0.42 2	-0.04 6	0.33 3
9	2.09 ** 1	1.62 ** 1	9.38 ** 1	-4.33 * 8	-1.52 * 9	0.10 4	0.61 ** 1	-0.09 5
10	-1.08 ** 8	-2.76 ** 10	-14.16 ** 9	8.45 ** 2	0.06 6	-0.62 9	-0.50 * 9	-0.51 * 9
	r = 0.68*		r = -0.72*		r = 0.43		r = -0.15	
Líneas del grupo QPM								
11	-2.09 ** 9	-2.83 ** 9	4.38 * 5	0.16 7	-2.39 ** 8	-1.02 8	0.86 ** 3	0.22 7
12	-0.10 5	-0.62 6	-48.90 ** 9	-41.97 ** 9	-1.42 * 7	-2.66 ** 9	-3.94 ** 9	-2.42 ** 9
13	0.81 * 4	0.79 ** 3	16.86 ** 2	17.61 ** 1	-0.13 6	-0.76 7	0.83 ** 4	0.33 5
14	-0.99 * 7	-0.05 4	11.06 ** 3	8.17 ** 2	1.72 ** 2	0.79 3	1.02 ** 2	0.67 ** 2
15	-1.95 ** 8	-1.40 ** 7	10.20 ** 4	3.36 * 4	1.54 ** 3	0.09 5	1.27 ** 1	0.37 * 3
16	-0.31 6	-2.08 ** 8	-7.55 ** 8	-0.48 8	-2.52 ** 9	0.04 6	-0.10 7	0.28 6
17	1.38 ** 3	-0.18 5	3.76 * 6	1.30 6	0.36 4	0.62 4	0.11 6	0.81 ** 1
18	2.57 ** 1	2.33 ** 2	17.55 ** 1	8.10 ** 3	1.89 ** 1	1.29 * 2	0.60 ** 5	0.37 * 4
19	2.25 ** 2	2.97 ** 1	0.36 7	2.15 5	0.27 5	1.44 * 1	-0.49 * 8	-0.69 ** 8
	r = 0.82**		r = -0.88**		r = 0.70*		r = -0.57	

* y **=Estadísticamente diferente de cero al 0.05 y 0.01 de probabilidad, respectivamente; I=Identificación de las líneas; FM=Floración masculina; AP=Altura de planta; RMP=Relación altura mazorca-planta; REND=Rendimiento de mazorca al 15.5% de humedad; £=Clasificación de las líneas en cuanto a su ACG; ♀=ACG de la línea tomada como hembra; ♂=ACG de la línea tomada como macho; r=Coefficiente de correlación de orden de Spearman.

Además, se hace notar que la línea 12 del grupo QPM, presentó un comportamiento desigual al resto de las líneas de éste grupo, ya que tuvo un gran potencial para reducir la altura de la planta al cruzarse con las líneas enanas (ya sea como hembra o como macho) infiriendo que esta línea tiene un fondo genético similar a las líneas del grupo enano. Además, esto se puede corroborar con sus estimados de rendimiento, en donde se observaron valores negativos y significativos ($P \leq 0.05$).

Aunque la variable rendimiento (REND) no presentó significancia en la correlación, la intensidad de ésta fue mayor a la encontrada en el grupo enano, debido a que las líneas 11, 16, 17, 18 y 19 (QPM) presentaron un orden diferente, que en algunos casos fue ocasionado por el cambio de signo del valor estimado.

La importancia de los resultados abordados anteriormente es que a pesar de que las líneas del grupo QPM reflejan una amplia variabilidad genética, mantienen un comportamiento similar al cambiar su participación en las cruza. Por otro lado, las líneas del grupo enano, son más sensibles a cambiar su expresión genética al ser consideradas como hembras o como machos. Esta situación puede ser explicada principalmente a través del comportamiento que presentó la línea 12 del grupo QPM, que causó que este grupo presentara mayor variabilidad, sin que en realidad sea tan diferentes las demás líneas. Mientras que las líneas del grupo enano, sí existe una variabilidad genética entre las diez líneas.

Los cambios generados en los estimados de ACG que presentaron las líneas de los grupos enano (A) y QPM (B) al invertir su orden de participación en la formación de las cruzas de prueba; así como también del comportamiento medio de estos cruzamientos para cada una de las cuatro variables en estudio, alteraron el orden del comportamiento genético de los híbridos, medidos a través de la aptitud combinatoria específica (ACE).

El argumento anterior puede ser observado en los resultados del Cuadro 4.11, en donde se concentraron los estimados de ACE de cada craza evaluada en forma directa y recíproca entre líneas de los dos grupos bajo observación.

En el Cuadro 4.11 se observa que para todas las variables (FM, AP, RMP y REND) los estimados de ACE entre las cruzas directas y las recíprocas, presentaron diferentes cambios, en cuanto a intensidad, en el signo y en el orden que guardan. Esta situación ocasionó que se obtuvieran correlaciones de nivel bajo ($r=0.007$, 0.135 , 0.075 y 0.205 , respectivamente) y no significativas. Por lo tanto, el potencial genético que presentan las cruzas entre líneas de los grupos germoplásmicos enano y QPM, cambia radicalmente al invertir el orden de los progenitores en los cruzamientos.

Cuadro 4.11. Efectos de aptitud combinatoria específica (ACE) de 90 cruzas directas y recíprocas, obtenidas del cruzamiento línea x probador, entre 10 líneas del grupo Enano y 9 líneas del grupo QPM.

CRUZA	DFM		AP		RMP		REND									
	CD	CR	CD	CR	CD	CR	CD	CR								
1x11	0.78	15	0.19	42	-10.85	85	-1.57	51	-5.16 **	88	-0.84	61	-1.23	84	-0.45	60
1x12	-0.04	40	0.19	43	-5.73	75	-3.96	62	3.20	5	-2.27	77	0.60	17	-0.25	56
1x13	-0.62	64	-0.42	55	-3.17	64	3.05	29	-2.59	83	0.04	42	-0.33	64	0.51	28
1x14	-1.16	81	1.08	20	-3.20	65	4.43	24	-2.10	77	-0.32	50	-0.48	70	-0.13	50
1x15	-1.19	82	-2.57 **	89	-0.34	49	3.57	26	4.24 *	1	-0.12	45	1.05	10	1.92 **	3
1x16	-0.67	67	0.12	47	8.42	11	3.75	25	2.31	9	-0.90	62	0.73	13	0.35	36
1x17	-0.19	50	-1.46 *	77	-0.89	52	2.30	33	0.43	45	0.52	34	1.06	9	-0.81	72
1x18	0.95	14	1.24	16	8.82	6	-6.64	68	-0.27	60	0.79	29	-0.49	73	-1.57 *	87
1x19	0.11	36	1.40 *	14	-0.33	48	2.51	32	0.51	42	2.83	9	-1.07	81	-0.19	52
2x11	0.55	22	2.56 **	6	-3.14	63	8.99	16	-0.04	58	0.71	33	0.17	34	0.41	33
2x12	-0.27	53	0.36	37	-2.20	59	2.26	34	0.83	35	3.55	6	-2.00 **	90	-0.96	75
2x13	-0.19	49	-1.56 *	78	-3.13	62	-2.62	55	0.37	48	2.45	11	1.66 *	4	0.06	44
2x14	-0.72	72	-1.14	67	-0.99	53	-14.68 *	85	-2.31	81	-11.10 **	90	0.34	26	-1.53 *	85
2x15	-0.75	74	1.79 *	10	-1.13	54	-2.37	54	-0.47	63	-0.91	64	-0.49	71	0.46	32
2x16	-0.57	61	1.65 *	12	3.45	33	-10.36	78	1.60	21	-0.68	58	-0.18	53	-1.89 **	89
2x17	-0.59	63	2.84 **	2	-6.86	77	33.39 **	1	0.39	47	3.27	8	-0.69	78	0.65	19
2x18	-0.11	45	-2.43 **	88	7.02	19	-0.78	49	-0.65	67	2.23	14	0.07	41	1.14	9
2x19	1.04	11	-3.16 **	90	-5.12	72	-14.91 *	86	1.07	33	-2.51	80	-0.25	61	0.57	21
3x11	1.42	8	-1.41	74	7.78	15	-29.71 **	90	1.64	19	3.42	7	-1.89 **	88	-0.71	69
3x12	-0.57	62	2.69 **	3	-7.27	78	-27.23 **	89	-1.16	71	1.86	17	0.35	25	-0.55	64
3x13	-0.15	47	-0.53	60	3.13	36	12.42 *	9	1.21	31	-2.17	75	-0.21	55	-0.61	68
3x14	0.31	28	0.82	28	8.60	9	2.03	35	1.86	16	-0.73	59	-0.22	56	0.11	42
3x15	0.11	35	-0.50	58	-0.54	50	-0.66	48	-0.13	59	1.47	21	-1.46 *	86	-1.37 *	82
3x16	-0.37	57	0.35	38	10.54	4	5.43	22	2.94	6	-1.14	66	0.45	22	0.50	29
3x17	-0.72	71	1.94 **	8	0.24	47	0.57	41	0.72	37	1.28	24	-0.06	47	1.70 **	6
3x18	0.59	20	-1.82 *	80	-0.89	51	13.85 *	8	1.86	17	-3.39	86	2.94 **	1	1.00	12
3x19	-1.79 *	88	-1.45 *	75	-18.90 *	88	19.80 **	4	-8.32 **	90	-0.54	56	0.38	24	0.01	46
4x11	-1.24	84	1.00	24	2.97	37	5.63	21	1.28	30	-3.74 *	88	0.81	11	0.41	34
4x12	2.30 *	2	-1.45 *	76	5.81	25	20.43 **	2	-2.39	82	0.31	37	0.65	14	0.82	14
4x13	0.19	32	2.63 **	4	0.31	46	-8.72	75	0.18	53	-1.35	68	-0.37	65	-1.48 *	84
4x14	-0.01	38	0.67	31	5.78	26	2.52	31	3.67 *	2	2.30	13	1.42 *	5	1.80 **	5
4x15	-2.05 *	89	0.42	35	-8.52	82	11.73 *	10	-1.99	75	3.99 *	5	-1.90 **	89	0.52	27
4x16	-0.69	69	-2.00 **	85	8.06	12	-5.48	65	1.58	22	1.95	16	0.28	28	-0.12	49
4x17	-0.71	70	-1.15	68	-2.24	60	-10.51	79	0.03	57	-5.38 **	89	-0.22	57	-0.95	74
4x18	2.60 **	1	-1.24	72	-20.20 **	89	-5.81	67	-3.17	85	1.53	19	-1.58 *	87	0.03	45
4x19	-0.25	52	0.29	39	5.82	24	-5.53	66	1.45	25	-1.12	65	0.22	30	-0.34	57
5x11	0.46	25	-1.91 *	84	5.04	30	20.03 **	3	1.94	14	-2.05	74	1.89 **	2	0.00	47
5x12	-0.20	51	1.22	17	-3.68	67	-3.17	58	1.48	24	-1.41	69	-1.20	83	0.60	20
5x13	0.22	31	0.64	32	0.89	43	-2.75	56	-0.82	69	4.20 *	4	-0.20	54	0.50	30
5x14	0.35	27	-0.52	59	-5.31	73	-0.64	47	-1.66	73	2.64	10	-0.52	75	-0.22	54
5x15	0.98	13	0.16	45	-4.79	71	-1.67	52	-2.16	79	-1.49	71	-0.64	77	-1.95 **	90
5x16	-0.33	54	0.18	44	8.64	8	9.51	15	0.58	40	4.40 *	3	0.45	21	2.17 **	1
5x17	-0.35	55	0.61	33	-1.67	57	-10.27	77	-0.97	70	-2.86	83	-0.05	46	-0.37	58
5x18	-1.71	85	-0.40	54	6.20	23	8.43	18	0.16	54	-2.69	82	0.78	12	0.56	22
5x19	0.11	34	0.96	26	6.39	22	-16.62 **	88	0.45	44	-0.01	43	0.38	23	-1.39 *	83

Cuadro 4.11. Continuación.....

CRUZA	DFM		AP		RMP		REND									
	CD	CR	CD	CR	CD	CR	CD	CR								
6x11	-1.09	80	-1.17	70	7.58	16	-8.04	73	0.05	56	2.44	12	0.64	15	0.52	25
6x12	-1.75 *	87	-1.88 *	83	7.19	18	10.10	14	-2.25	80	-1.42	70	0.05	42	0.77	16
6x13	0.00	37	0.21	41	3.26	34	-2.90	57	1.29	29	-0.31	49	-0.07	49	-0.18	51
6x14	0.63	18	-0.45	56	-6.10	76	0.54	42	2.28	10	0.47	36	1.33 *	6	0.88	13
6x15	1.93 *	4	1.40 *	15	-7.74	79	-10.59	80	3.29	4	1.03	27	0.11	39	-1.54 *	86
6x16	1.79 *	7	0.75	30	-28.16 **	90	-2.14	53	-7.98 **	89	-0.11	44	-1.39 *	85	-0.21	53
6x17	-0.57	60	-2.32 **	86	8.03	13	-14.42 *	84	1.97	12	-2.20	76	0.14	36	-0.59	66
6x18	-0.75	75	2.27 **	7	14.25 *	2	10.67	13	1.44	26	0.24	38	-0.79	79	-0.60	67
6x19	-0.44	59	1.70 *	11	8.43	10	4.89	23	2.56	7	-0.52	54	0.51	20	0.54	23
7x11	-0.12	46	-1.66 *	79	1.16	39	3.55	27	3.67 *	3	0.73	32	-0.56	76	0.53	24
7x12	1.89 *	5	-1.01	66	11.11 *	3	-15.21 *	87	0.54	41	-2.99	84	0.62	16	0.28	37
7x13	0.47	24	-0.36	52	-1.33	55	-0.06	45	0.41	46	-2.45	78	-0.45	69	0.15	40
7x14	-0.06	41	0.21	40	0.81	44	-1.55	50	-3.27	86	2.16	15	0.00	45	-0.52	63
7x15	0.24	30	-1.84 *	81	-1.83	58	-3.95	61	-2.10	76	-1.74	73	1.11	8	1.86 **	4
7x16	-0.08	42	1.05	23	5.76	27	3.50	28	2.14	11	-2.68	81	0.20	32	-1.24 *	80
7x17	-0.10	44	1.54 *	13	-4.55	70	1.71	38	0.26	52	4.53 *	2	-0.30	62	-0.97	76
7x18	-0.95	77	0.77	29	-10.67	84	7.94	19	-0.61	66	1.34	22	-0.50	74	-0.55	65
7x19	0.37	26	0.13	46	3.85	31	-0.60	46	1.34	28	0.85	28	0.13	38	0.21	38
8x11	0.16	33	3.55 **	1	-10.59	83	1.79	37	-3.44 *	87	-0.46	53	0.13	37	0.07	43
8x12	-2.33 *	90	-1.15	69	1.03	40	8.76	17	0.10	55	1.85	18	0.03	44	-0.98	77
8x13	-0.08	43	1.13	19	0.42	45	5.81	20	0.30	50	-0.44	51	-0.49	72	1.99 **	2
8x14	0.56	21	-0.89	64	-3.94	68	-11.38	81	1.96	13	-1.27	67	-0.23	58	-0.82	73
8x15	1.02	12	-0.71	62	6.75	20	0.92	40	-1.37	72	-0.90	63	-0.40	67	1.24	8
8x16	-0.63	65	-1.19	71	7.51	17	1.85	36	1.37	27	0.16	40	0.16	35	-0.45	61
8x17	1.86 *	6	0.10	48	-8.30	81	-13.88 *	83	0.32	49	1.17	26	0.21	31	-1.36 *	81
8x18	-1.00	79	1.06	21	5.41	29	-3.65	60	0.29	51	-0.26	47	-0.08	50	0.18	39
8x19	-0.18	48	-1.25	73	5.60	28	14.63 *	7	1.57	23	-0.25	46	0.09	40	1.06	10
9x11	0.26	29	0.41	36	-16.60 *	87	-7.52	70	-2.11	78	0.75	31	0.05	43	-0.72	70
9x12	2.27 *	3	-0.13	49	-5.65	74	-6.71	69	-0.75	68	-0.45	52	1.32 *	7	-0.39	59
9x13	-0.64	66	-0.38	53	0.91	42	1.70	39	0.63	38	0.16	39	-0.39	66	0.77	15
9x14	1.32	10	0.97	25	3.55	32	10.81	12	-1.72	74	-0.56	57	-1.06	80	0.69	18
9x15	-0.38	58	0.48	34	17.08 **	1	2.62	30	0.79	36	-0.53	55	0.33	27	-1.04	78
9x16	-0.86	76	-0.25	51	8.66	7	-8.12	74	1.69	18	-3.39	87	0.26	29	1.05	11
9x17	-1.21	83	-2.41 **	87	-1.65	56	11.01 *	11	0.47	43	1.27	25	-0.24	60	0.52	26
9x18	-1.73	86	1.18	18	-7.77	80	-9.26	76	-0.39	62	1.31	23	-0.44	68	-0.80	71
9x19	-0.75	73	-0.22	50	6.42	21	0.33	43	1.89	15	0.79	30	0.19	33	-0.11	48
10x11	-0.02	39	2.59 **	5	7.79	14	-3.31	59	0.60	39	-0.84	60	-0.31	63	-0.47	62
10x12	-0.68	68	1.05	22	1.57	38	16.49 **	6	-0.53	65	0.47	35	-0.24	59	0.72	17
10x13	0.74	16	-0.95	65	-4.20	69	-7.67	71	1.01	34	0.08	41	-0.07	48	-1.63 **	88
10x14	-0.96	78	-1.86 *	82	-3.39	66	-4.23	63	1.16	32	5.52 **	1	-1.10	82	-1.13	79
10x15	0.67	17	1.82 *	9	-2.87	61	0.16	44	-0.50	64	-0.28	48	1.69 *	3	0.11	41
10x16	0.52	23	0.93	27	3.22	35	17.17 **	5	2.41	8	1.53	20	0.58	18	0.47	31
10x17	1.34	9	-0.73	63	9.41	5	-5.11	64	-2.64	84	-3.31	85	-0.16	52	1.42 *	7
10x18	-0.35	56	-0.49	57	-13.21 *	86	-11.67 *	82	-0.34	61	-2.48	79	-0.11	51	0.40	35
10x19	0.63	19	-0.54	61	0.98	41	-7.96	72	1.61	20	-1.63	72	0.51	19	-0.25	55

* y **=Estadísticamente diferente de cero al 0.05 y 0.01 de probabilidad; FM=Floración masculina; AP=Altura de planta; RMP=Relación altura mazorca-planta; REND=Rendimiento de mazorca al 15.5% de humedad; £=Clasificación de las cruza en cuanto a su ACE; CD=Cruza directa; CR=Cruza recíproca; r=Coefficiente de correlación de orden de Spearman.

Sin embargo, no todas las diferencias entre los estimados de ACE entre las cruzas directas y recíprocas fueron significativas estadísticamente. La prueba que se utilizó para comprobar lo anteriormente descrito fue una prueba de *t*. Para FM, las cruzas 2x15, 2x17, 2x18, 3x11, 3x18, 4x15, 5x11, 7x12, 7x15, 8x11, 8x18, 9x12, 10x11, 2x19, 3x12 y 4x12 presentaron diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0.01$ para las tres últimas, y $P \leq 0.05$ para el resto) entre los dos estimados de ACE directos y recíprocos.

Lo mismo sucedió para las cruzas 2x17, 3x12, 4x15, 5x19, 6x16, 6x17, 3x11, 3x14 y 7x12 para la variable AP, que presentaron diferencias de consideración de tal manera que fueron estadísticamente significativas ($P \leq 0.01$ para las tres últimas, y $P \leq 0.05$ para el resto). La variable RMP tuvo cruzas como la 1x12, 1x15, 3x19, 4x15, 4x18, 6x16, 7x14 y 2x14, que también presentaron diferencias estadísticas ($P \leq 0.01$ para la última, y $P \leq 0.05$ para el resto) entre sus estimados de ACE. Mientras que las cruzas 2x13, 2x14, 3x18, 4x15, 5x11, 5x12, 6x15, 8x13, 8x15, 9x12 y 9x14 presentaron diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0.05$) en la variable REND.

Estos resultados, reflejan la importancia de tomar en cuenta el sentido en que se realizan los cruzamientos entre líneas no emparentadas genéticamente, ya que influyen fuertemente en la expresión genética de las cruzas; originando que se seleccionen diferentes individuos para cada tipo de cruce y que se tenga una mejor comprensión del comportamiento del genotipo evaluado.

Las estimaciones de los efectos de aptitud combinatoria general (ACG) obtenidas a través del método 3 de Griffing, involucran las medias de las cruzas directas y recíprocas, por lo tanto éste estimado es un promedio de los valores de ACG presentados en el Cuadro 4.6 que se obtienen utilizando el método 4. Bajo esta situación, también se determinó el promedio de ACG de las líneas que se obtuvieron en el diseño línea x probador (Cuadro 4.10), con la finalidad de comparar el comportamiento genético de las líneas al ser cruzadas con líneas pertenecientes al mismo grupo germoplásmico y con líneas no emparentadas genéticamente.

En el Cuadro 4.12 se concentraron los estimados de ACG de las líneas de cada grupo germoplásmico obtenidos, por un lado, a través del apareamiento entre líneas del mismo grupo (Dialélicos); y por el otro lado, por el cruzamiento entre las líneas de ambos grupos obtenidos por el diseño de línea x probador (LxP). En lo general, los resultados reflejan que el potencial genético que expresa cada una de las líneas de ambos grupos (Enano y QPM) difiere en relación a el grupo de líneas con las que fue cruzada para obtener su aptitud combinatoria, por lo que se obtuvieron estimados que difirieron en el valor del estimado y en el signo.

No obstante, lo importante es el orden de importancia que presentan los estimados, porque es en base a esta clasificación donde se practica la selección de las líneas más prometedoras. Para la variable FM, las líneas de los dos grupos germoplásmicos mantuvieron el mismo orden de clasificación de los

estimados, generando una correlación alta y significativa para el grupo enano y QPM ($r=0.70^*$ y $r=0.85^{**}$, respectivamente).

Para las variables AP, RMP y REND sucedió lo opuesto, debido a que los valores de las correlaciones fueron bajos e inclusive de signo negativo, y sin importancia estadística, lo cual indica que las líneas presentaron un grado diferente de combinación con las líneas de su mismo grupo en comparación con las líneas de otro grupo diferente. Con los resultados anteriores se puede inferir que entre más divergentes sean las características entre las líneas involucradas en el estudio, el comportamiento genético de las líneas será diferente al que se obtiene al considerar líneas del mismo fondo genético; influyendo quizás en este fenómeno la heterosis.

La decisión de cual metodología utilizar para estimar parámetros genéticos de un conjunto de líneas, estará determinada por los objetivos del programa de mejoramiento, el número de líneas a utilizar y por el criterio de selección. Aunque es importante realizar cruzamientos tanto directos como recíprocos para lograr un mejor muestreo del potencial de las líneas en estudio y lograr una selección eficiente.

Cuadro 4.12. Efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de 10 líneas del grupo Enano y 9 del grupo QPM, estimados bajo el método 3 de Griffing y del método línea x probador para cuatro variables agronómicas evaluadas durante la primavera del 2004, a través de localidades.

l	FM (días)		AP (cm)		RMP (%)		REND (t ha ⁻¹)									
	Dialel	LxP	Dialel	LxP	Dialel	LxP	Dialel	LxP								
Líneas del Grupo Enano																
1	-0.83	8 ₂ 1.37	2	9.35	1	-2.66	7	-0.74	5	0.11	5	0.95	1	-0.46	9	
2	-0.27	7 -1.53	9	-2.26	7	-3.79	9	1.92	3	-0.99	9	-0.16	7	0.23	2	
3	0.45	4 0.10	6	3.43	2	0.15	6	2.15	2	0.66	3	-0.12	5	0.01	6	
4	0.76	2 0.36	4	0.64	4	1.17	4	0.97	4	0.80	2	0.37	3	0.10	5	
5	-1.08	9 -0.83	8	2.27	3	-4.40	10	2.18	1	1.49	1	0.37	4	0.01	7	
6	-0.01	5 0.16	5	-3.80	8	1.16	5	-1.15	8	-1.15	10	-0.59	9	-0.06	8	
7	-0.08	6 -0.46	7	-6.20	10	2.53	3	-2.02	10	-0.22	6	-0.70	10	0.20	3	
8	0.71	3 0.84	3	0.45	6	3.12	1	-1.22	9	0.55	4	-0.14	6	0.15	4	
9	2.04	1 1.86	1	0.50	5	2.53	2	-1.04	6	-0.71	8	0.57	2	0.26	1	
10	-1.70	10 -1.92	10	-4.37	9	-2.86	8	-1.07	7	-0.28	7	-0.57	8	-0.51	10	
	r = 0.70*		r = -0.23		r = 0.45		r = 0.02									
Líneas del Grupo QPM																
11	-0.86	7 -2.46	9	-9.58	9	2.27	6	-3.63	9	-1.71	8	-0.33	7	0.54	4	
12	-0.70	6 -0.36	5	-0.54	7	-45.44	9	3.34	1	-2.04	9	0.37	2	-3.18	9	
13	-0.06	5 0.80	3	9.28	1	17.24	1	1.03	3	-0.45	6	0.35	3	0.58	3	
14	-0.04	4 -0.52	6	0.60	5	9.62	3	0.83	4	1.26	2	-0.04	5	0.85	1	
15	-1.65	8 -1.68	8	-3.53	8	6.78	4	-1.90	8	0.82	4	-0.21	6	0.82	2	
16	-1.77	9 -1.20	7	-0.26	6	-4.02	8	-1.12	7	-1.24	7	0.53	1	0.09	7	
17	0.72	3 0.60	4	2.84	2	2.53	5	1.53	2	0.49	5	0.17	4	0.46	6	
18	1.32	2 2.45	2	0.60	3	12.83	2	-0.85	6	1.59	1	-0.39	8	0.49	5	
19	3.03	1 2.61	1	0.60	4	1.26	7	0.77	5	0.86	3	-0.46	9	-0.59	8	
	r = 0.85**		r = 0.53		r = -0.10		r = -0.17									

l=Identificación de las líneas; FM=Floración masculina; AP=Altura de planta; RMP=Relación altura mazorca-planta; REND=Rendimiento de mazorca al 15.5% de humedad; £=Clasificación de las líneas en cuanto a su ACG; M3=ACG de la línea estimado bajo el método 3 de Griffing; LxP=ACG de la línea estimado bajo el método línea x probador; r=Coefficiente de correlación de orden de Spearman.

V. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en el presente trabajo de investigación fueron derivados de una serie de cruzamientos realizados dentro y entre líneas derivadas de dos grupos germoplásmicos divergentes de maíz. Por lo que las conclusiones están dadas por cada tipo de cruce.

Grupo Enano

El comportamiento de las cruces entre las líneas del grupo enano para las variables FM, AP, RMP y REND indicó que existe suficiente variabilidad genética dentro de este grupo, además de que se detectó que la expresión de las variables se debió a efectos de dominancia principalmente. Sin embargo, para AP y REND los efectos recíprocos jugaron un papel importante en la expresión fenotípica de los híbridos, debido mayormente a efectos no maternos, que afectaron al 20 % de las cruces. La repercusión importante que hubo al invertir el orden de los progenitores en la cruce se vio reflejada en el cambio del comportamiento genético de líneas y cruces (ACG y ACE, respectivamente) principalmente en AP. Así como también en la interacción genotipo x ambiente de las cruces.

Grupo QPM

El grupo germoplásmico QPM representado por líneas endogámicas, presentó una amplia variabilidad genética, aunque fue menor que la observada en el grupo enano (cerca del 25 %). La expresión fenotípica de las cruzas realizadas dentro de este grupo para las cuatro variables fue debida en una mayor proporción a los efectos de dominancia, y solamente para FM se observaron efectos recíprocos, aunque el 13 % de las cruzas presentaron efectos recíprocos de importancia estadística en las demás variables. Las líneas y cruzas de este grupo (QPM) mostraron un cambio importante en los efectos de ACG y ACE, respectivamente entre las cruzas directas y recíprocas, principalmente en AP y REND, cambio que también fue observado en la interacción de los genotipos x el ambiente. En cuanto al rendimiento de mazorca, este grupo superó al grupo enano en cerca de 2 t ha⁻¹.

Grupo Enano x QPM

En el cruzamiento de ambos grupos, los híbridos tuvieron una variabilidad mayor cuando las líneas enanas fueron consideradas como hembras y las líneas QPM como machos, debido a que las líneas QPM tuvieron una varianza que superó al de las líneas enanas en un 45 %. El apareamiento de los dos grupos originó el mayor número de cruzas (23 %) con diferencias estadísticas entre las cruzas directas y recíprocas que las encontradas dentro de cada grupo (4 %). El potencial genético de las líneas y

cruzas (ACG y ACE, respectivamente) sufrió modificaciones de importancia al invertir el orden de los progenitores, siendo mayores en el grupo enano y en las variables RMP y REND. Generando diferencias en la expresión fenotípica de la descendencia y en la estabilidad de los híbridos a través de ambientes.

VI. LITERATURA CITADA

- Barreto H. 1999. Alfa, programa para crear y analizar diseños alfa (0,1) latice. *In: El programa de maíz del CIMMYT. Manual de usuario para Fieldbook 5.1/7.1 y Alfa.* México, D.F.: CIMMYT. pp. 38-48.
- Bernardo R. 2001. Breeding potential of intra- and interheterotic group crosses in maize. *Crop Sci.* 41:68-71.
- Bhatnagar S., F J. Betrán, and L. W. Rooney. 2004. Combining abilities of quality protein maize inbreds. *Crop Sci.* 44:1997-2005.
- Bulant C., A. Gallais, E. Matthys R., and J.L. Prioul. 2000. Xenia effects in maize with normal endosperm: II. Kernel growth and enzyme activities during grain filling. *Crop Sci.* 40:182-189.
- Burgueño J., J. Crossa and M. Vargas (2003) Graphing GE and GGE Biplots. *In: Handbook of Formulas and Software for Plant Geneticists and Breeders.* M S Kang (ed.) Food Products Press. New York. pp:193-203.
- Butruille V. D., H. D. Silva, S. M. Kaeppler, and J. G. Coors. 2004. Response to selection and genetic drift in three populations derived from the Golden Glow maize population. *Crop Sci.* 44:1527-1534.
- Cano R. P., G. Ramírez R., J. Ortégón P., J.H. Esparza M. y S. Rodríguez H. 2000. Análisis dialélico para vigor de semilla en melón. *Agrociencia* 34: 337-342.
- CIMMYT. 1998. A Complete Listing of Improved Maize Germplasm from CIMMYT. Maize Program Special Report. Mexico, D.F. 94 p.
- Corey L. A., D. F. Matzinger and C. C. Cockerham. 1976. Maternal and reciprocal effects on seedling characters in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Genetics* 82:677-683.
- Coutiño E., B., and V. A. Vidal M. 2003. Grain yield stability of corn hybrids using best linear unbiased predictors. *Agrociencia* 37:605-616.

- Cockerham C. C. and B. S. Weir. 1977. Quadratic analyses of reciprocal crosses. *Biometric* 33:187-203.
- Crossa J., P. L. Cornelius and W. Yan (2002) Biplots of linear- bilinear models for studying crossover genotype x environment interaction. *Crop Sci.* 42:619–633.
- Dhliwayo T., K. V. Pixley, and V. Kazembe. 2005. Combining ability for resistance to maize weevil among 14 Southern African maize inbred lines. *Crop Sci.* 45:662-667.
- Doerksen T. K., L. W. Kannenberg, and E. A. Lee. 2003. Effect of recurrent selection on combining ability in maize breeding populations. *Crop Sci.* 43:1652-1658.
- Estrada G., J.A., A. Hernández L., F. Hernández O., A. Carballo C. y F. González C. 1999. Tipos de endospermo en maíz y su relación con la calidad de semilla. *Rev. Fitotec. Mex.* 22:99-109.
- Evans M. M.S. and J. L. Kermicle. 2001. Interaction between maternal effect and zygotic effect mutations during maize seed development. *Genetics* 159:303-315.
- Fan X. M., J. Tan, H. M. Chen, and J. Y. Yang. 2003. Heterotic grouping for tropical and temperature maize inbreds by analyzing combining ability and SSR markers. *Maydica* 48:251-257.
- Fan X. M., J Tan, J. Y. Yang, and H. M. Chen. 2004. Combining ability and heterotic grouping of ten temperate, subtropical and tropical quality protein maize inbreds. *Maydica* 49:267-272.
- García E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen para Adaptarlos a las Condiciones de la Republica Mexicana. 4^a ed. UNAM, D.F. México. 217 p.
- González H. A., D.J. Pérez L., J. Sahagún C., R. Álvarez C. y I. Reyes C. 2000. Análisis de ocho líneas y sus híbridos de cruza simple en maíz usando el método I de Griffing. *In*: Zavala G. F., R. Ortega P., J.A. Mejía C., I. Benítez R. y H. Guillén A. (eds). *Memorias del XVIII Congreso Nacional de Fitogenética: Notas científicas.* SOMEFI. Chapingo, México. pp: 124.
- Guerrero C. R. 2002. Comparación de dos metodologías para la predicción del comportamiento de híbridos y la estimación de parámetros genéticos en una población enana de maíz. Tesis de Maestría en Ciencias en Fitomejoramiento. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coah. 63 p.
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.* 9:463-493.

- Herdenson C., R. 1963. Selection index and expected genetic advance. *In: statistical genetics and plant breeding*. NAS-NRC. Publication 982:141-163.
- Hoxha S., M.R. Shariflou and P. Sharp. 2004. Evaluation of genetic diversity in Albanian maize using SRR markers. *Maydica*. 49:97-103.
- Jaramillo G., N. Morante, J.C. Pérez, F. Calle, H. Ceballos, B. Arias, and A.C. Bellotti. 2005. Diallel analysis in cassava adapted to the midaltitude valleys environment. *Crop Sci*. 45:1058-1063.
- Kang M. S. 1994. Applied quantitative genetics. *In: M. S. Kang Publ.*, Baton Rouge, LA.
- Kang M. S., Y. Zhang, and R. Magari. 1995. Combining ability for maize weevil preference of maize grain. *Crop Sci*. 35:1556-1559.
- Kang M. S., A. Kushairi D., Y. Zhang, and R. Magari. 1999. Combining ability for rind puncture resistance in maize. *Crop Sci*. 39:368-371.
- Kollipara P. K., I. N. Saab, R. D. Wych, M. J. Lauer, and G. W. Singletary. 2002. Expression profiling of reciprocal maize hybrids divergent for cold germination and desiccation tolerance. *Plant Physiology*. 129:974-992.
- Klug S. W. y M. R. Cummings. 1999. Herencia extranuclear. *In: Conceptos de Genética*. 5^{ta} Ed. PRENTICE HALL, INC. Madrid, España. pp: 219-232.
- Latournerie M. L., S.A. Rodríguez H., H. Córdova O., S. Castellanos y R. López. 1998. Aptitud combinatoria de líneas élite de maíz tropical y subtropical. *In: P. Ramírez, V., F. Zavala G., N.O. Gómez M., F. Rincón S. y A. Mejía C. (eds.)*. Memorias del XVII Congreso de Fitogenética: Notas científicas. SOMEFI. Chapingo, México. pp. 464.
- Li Y., Y.S. Shi, Y.C Song, J.Y. Du, R. Tuberosa and T.Y. Wang. 2004. Analysis of genetic diversity in maize inbred lines based on AFLP markers. *Maydica*. 49:89-95.
- Long K. J., M. Bänziger, and E. M. Smith 2004. Diallel analysis of grain iron and zinc density in Southern African-adapted maize inbreds. *Crop Sci*. 44:2019-2026.
- Márquez S., F. 1998. Genotecnia Vegetal. Tomo II. AGTESA. México, D.F. 563 p.
- Martínez G. A. 1983. Diseños y Análisis de Experimentos de Cruzas Dialélicas. Segunda edición. Centro de Estadística y Cálculo. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 252 p.
- Mendoza E., M., A. Oyervides G., H. De León C. y S. Cortez G. 1998. Aptitud combinatoria y heterosis en maíz para el trópico húmedo. *In: P. Ramírez, V., F.*

- Zavala G., N.O. Gómez M., F. Rincón S. y A. Mejía C. (eds.). Memorias del XVII Congreso de Fitogenética: Notas científicas. SOMEFI. Chapingo, México. pp: 485.
- Melchinger A. E. and R. K. Gumber. 1998. Overview of heterosis and heterotic groups in agronomic crops. *In*: Lamkey K. R., J. E. Staub (eds). Concepts and breeding of heterosis in crop plants. Madison, Wisconsin. pp: 29-44.
- Mendoza E. M., A. Oyervides G., S.A. Rodríguez H. 2000. Efecto de dos probadores en la selección de líneas de maíz tropical. *Rev. Fitotec. Mex.* Vol. 23: 79-86.
- Mickelson R. H., H. Cordova, K. V. Pixley, and M. S. Bjarnason. 2001. Heterotic relationships among nine temperate and subtropical maize populations. *Crop Sci.* 41:1012-1020.
- Molina G., J.D. 1996. La selección recurrente en el fitomejoramiento. *In*: López B., A., S.A. Rodríguez H. y G. Martínez Z. Memorias del curso internacional de actualización en fitomejoramiento y agricultura sustentable. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coah. pp: 124-142.
- Molina G., J.D. 1992. Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa (algunas implicaciones en genotecnia). AGT Editor, S.A. México. 349 p.
- Molina G., J.D. y R. Lobato O. 1998. La aptitud combinatoria general de líneas autofecundadas de maíz en la estimación de heterosis. *In*: P. Ramírez, V., F. Zavala G., N.O. Gómez M., F. Rincón S. y A. Mejía C. (eds.). Memorias del XVII Congreso de Fitogenética: Notas científicas. SOMEFI. Chapingo, México. p. 259.
- Morata M. M., D.A. Presello, M. Del P. González & E. Frutos. 2003. Aptitud combinatoria entre líneas de maíz resistentes a mal de rio cuarto. *Fitopatol. Bras.* 28(3): 236-244.
- Moreno P. E del C., D. Lewis B., T. Cervantes S. y J.L. Torres F. 2004. Selección recíproca recurrente en poblaciones de maíz de valles altos en suelos con alto y bajo contenido de nitrógeno, en México. *Agrociencia* 38:305-311.
- Nestares G., E. Frutos y G. Eyhérbide. 1999. Evaluación de líneas de maíz flint colorado por aptitud combinatoria. *Pesq. Agropec. Bras., Brasilia.* 34(8):1399-1406.
- Ordás, A. 1991. Heterosis in crosses between American and Spanish populations of maize. *Crop Sci.* 28:500-504.
- Pollak L. M., S. Torres C., and A. Sotomayor R. 1991. Evaluation of heterotic patterns among Caribbean and tropical x temperate maize populations. *Crop Sci.* 31:1480-1483.

- Poneleit C. G. and D. B. Egli. 1983. Differences between reciprocal crosses of maize for kernel growth characteristics. *Crop Sci.* 23:871-875.
- Ramos G., F. y G. Moreno. 1994. Patrones heteróticos en dialelos poblacionales de maíz (*Zea mays* L.). *Memorias XV Congreso Nacional de Fitogenética.* Monterrey, N.L., México. pp: 125.
- Robles S., R. 1986. *Genética Elemental y Fitomejoramiento Práctico.* Editorial Limusa, S.A. México. 476 p.
- Singh R. K. and B. D. Chaudhary. 1977. *Biometrical Methods in Quantitative Genetic Analysis.* Kaylani Publishers. New Delthi, Ludhiana. pp: 205-213.
- Soengas P., B. Ordás, R.A. Malvar, P. Revilla and A. Ordás. 2003. Performance of flint maize in crosses with testers from different heterotic groups. *Maydica* 48:85-91.
- Sprague G., F and L. Tatum, A. 1942. A general vs specific combining ability in single crosses of corn. *J. Am. Soc. Agron.* 34:923-932.
- Steel G.D. R. y J. H. Torrie. 1985. *Bioestadística: Principios y Procedimientos.* Martínez B. R. (traductor). Segunda edición en inglés y primera en español. Ed. McGraw-Hill. Pp 83-117.
- Valdes S. A., H. De León C., G. Martínez Z. y D. Sámano G. 2000. Evaluación del potencial genético en líneas de maíz del CIMMYT y cruza simples del Instituto Mexicano del Maíz. *In: Zavala G. F., R. Ortega P., J.A. Mejía C., I. Benítez R. y H. Guillén A. (eds). Memorias del XVIII Congreso Nacional de Fitogenética: Notas científicas.* SOMEFI. Chapingo, México. pp: 280.
- Vales M. I., R. A. Malvar, P. Revilla and A. Ordás. 2001. Recurrent selection for grain yield in two spanish maize synthetic populations. *Crop Sci.* 41:15-19.
- Vasal S. K. , G. Srinivasal, S. Pandey, F. Gonzalez, J. Crossa, and D. L. Beck. 1993. Heterosis and combining ability of CIMMYT's quality protein maize germplasm I. Lowland tropical. *Crop Sci.* 33:46-51.
- Vasal S. K. y H. Córdova. 1996. Heterosis en maíz: acelerando la tecnología de híbridos de dos progenitores para el mundo en desarrollo. *In: López B. A., S.A. Rodríguez H. y G. Martínez Z. Memorias del curso internacional de actualización en fitomejoramiento y agricultura sustentable.* Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coah. pp: 32-61.
- Vasal K., S., H. Cordova, S. Pandey and G. Srinivasan. 1999. Tropical maize and heterosis. *In: Genetics and exploitation of heterosis in crops.* American Society of Agronomy, Inc. and Crop Science Society of America, Inc. pp: 363-373.

- Vergara N. A., S. Rodríguez H., H. Córdova O., S. Pandey y G. Srinivasan. 1998. Evaluación de híbridos de dos progenitores y sus líneas parentales de maíz. *In*: P. Ramírez, V., F. Zavala G., N.O. Gómez M., F. Rincón S. y A. Mejía C. (eds.). Memorias del XVII Congreso de Fitogenética: Notas científicas. SOMEFI. Chapingo, México. pp: 468.
- Yan W. and Hunt L. A. 2002. Biplot analysis of diallel data. *Crop Sci.* 42: 21-30.
- Yu J. and R. Bernardo. 2004. Changes in genetic variance during advanced cycle breeding in maize. *Crop Sci.* 44:405-410.
- Zhang Y. and M. S. Kang. 1997. Diallel-Sas: A SAS program for Griffing's diallel analyses. *Agron. J.* 89:176-182.
- Zhang Y., M. S. Kang, K. L. Lamkey. 2005. DIALLEL-SAS05: A comprehensive program for Griffing's and Gardner-Eberhart analyses. *Agron. J.* 97:1097-1106.

APÉNDICE

Cuadro A1. Promedio del comportamiento de 348 genotipos para cuatro variables agronómicas de cada una de las localidades de evaluación.

LOCALIDAD	FM (días)	AP (cm)	RMP (%)	REND (t ha ⁻¹)
1.- Celaya, Gto.	78.86 c [†]	206.31 a	50.07 a	12.688 a
2.- La Piedad, Mich.	79.43 b	170.09 b	49.31 a	12.204 b
3.- El Prado, Galeana, N.L.	103.09 a	159.37 c	49.34 a	10.289 c

[†]=Medias de cada variable con letra diferente son estadísticamente diferentes, según la prueba de contrastes ortogonales; FM=Floración masculina; AP=Altura de planta; RMP=Relación altura mazorca-planta; REND=Rendimiento de mazorca al 15.5% de humedad.

Cuadro A2. Cuadrados medios de un análisis dialélico (método 4, modelo 1 de Griffing) de 45 cruzas F1 directas del grupo enano, evaluadas en la primavera del 2004.

F.V.	g.l.	FM (días)	g.l.	AP (cm)	g.l.	RMP (%)	g.l.	REND (t ha ⁻¹)
Localidades (Loc)	2	15620.66**	2	29842.94**	2	16.62	2	116.89**
Bloques/Loc	3	40.91**	3	1106.65**	3	2.11	3	3.89
Cruzas	44	16.76**	44	610.92**	44	80.12**	44	8.37**
ACG	9	58.38**	9	706.40**	9	130.21**	9	10.33**
ACE	35	10.20	35	560.11**	35	60.25	35	8.54**
Cruzas x Loc	88	7.61	88	318.66**	88	48.52	88	3.51
ACG x Loc	18	3.52	18	326.85*	18	60.14	18	2.29
ACE x Loc	70	5.63	70	344.91**	70	46.68	70	3.58
Error	109	7.77	108	181.02	108	41.83	83	2.54
C.V. (%)		3.13		9.64		13.49		15.72
Media		88.94		139.52		47.93		10.14

*, **=Significativo al 0.05, 0.01 de probabilidad, respectivamente. F.V.=Fuentes de variación; ACG=Aptitud combinatoria general; ACE=Aptitud combinatoria específica; g.l.=Grados de libertad; FM=Floración masculina; AP=Altura de planta; RMP=Relación mazorca-planta; REND=Rendimiento de mazorca; C.V.=Coeficiente de variación.

Cuadro A3. Cuadrados medios de un análisis dialélico (método 4, modelo 1 de Griffing) de 45 cruzas F1 recíprocas del grupo enano, evaluadas en la primavera del 2004.

F.V.	g.l.	FM (días)	g.l.	AP (cm)	g.l.	RMP (%)	g.l.	REND (t ha ⁻¹)
Localidades (Loc)	2	15341.58**	2	36667.82**	2	68.05	2	164.41**
Bloques/Loc	3	101.55**	3	1513.10**	3	82.65	3	14.30**
Cruzas	44	19.80**	44	831.69**	44	71.70**	44	10.22**
ACG	9	54.39**	9	1638.46**	9	122.34**	9	17.32**
ACE	35	9.49	35	565.66**	35	56.98	35	8.85**
Cruzas x Loc	88	6.82	88	261.59*	88	43.21	88	3.39
ACG x Loc	18	11.01	18	351.70*	18	36.58	18	3.53
ACE x Loc	70	5.30	70	221.84	70	44.08	70	3.11
Error	117	7.74	117	189.04	117	41.06	96	3.49
C.V. (%)		3.13		9.74		13.36		18.31
Media		88.93		141.20		47.95		10.20

*, **=Significativo al 0.05, 0.01 de probabilidad, respectivamente. F.V.=Fuentes de variación; ACG=Aptitud combinatoria general; ACE=Aptitud combinatoria específica; g.l.=Grados de libertad; FM=Floración masculina; AP=Altura de planta; RMP=Relación mazorca-planta; REND=Rendimiento de mazorca; C.V.=Coeficiente de variación.

Cuadro A4. Cuadrados medios de un análisis dialélico (método 4, modelo 1 de Griffing) de 36 cruzas F1 directas del grupo QPM, evaluadas en la primavera del 2004.

F. V.	g.l.	FM (días)	g.l.	AP (cm)	g.l.	RMP (%)	g.l.	REND (t ha ⁻¹)
Localidades (Loc)	2	3725.93 **	2	6670.17 **	2	74.57	2	18.55
Bloques/Loc	3	9.30	3	1470.54 *	3	50.56	3	1.74
Cruzas	35	16.62 **	35	254.19	35	38.31	35	3.10
ACG	8	65.71 **	8	538.76	8	103.13 **	8	8.59
ACE	27	2.53	27	61.52	27	10.06	27	1.64
Cruzas x Loc	70	3.71	70	86.27	70	8.72	70	1.37
ACG x Loc	16	9.13	16	140.90	16	11.91	16	1.97
ACE x Loc	54	1.38	54	36.25	54	5.78	54	0.73
Error	24	5.92	24	379.12	24	29.64	15	5.50
C.V. (%)		2.86		10.11		11.13		19.36
Media		85.02		192.52		48.92		12.11

*, **=Significativo al 0.05, 0.01 de probabilidad, respectivamente. ACG=Aptitud combinatoria general; ACE=Aptitud combinatoria específica; g.l.=Grados de libertad; FM=Floración masculina; AP=Altura de planta; RMP=Relación mazorca-planta; REND=Rendimiento de mazorca; C.V.=Coeficiente de variación.

Cuadro A5. Cuadrados medios de un análisis dialélico (método 4, modelo 1 de Griffing) de 36 cruzas F1 recíprocas del grupo QPM, evaluadas en la primavera del 2004.

F.V.	g.l.	FM (días)	g.l.	AP (cm)	g.l.	RMP (%)	g.l.	REND (t ha ⁻¹)
Localidades (Loc)	2	5419.45 **	2	18760.25 **	2	64.38	2	45.88 **
Bloques/Loc	3	34.90 **	3	679.12	3	48.06	3	6.86
Cruzas	35	42.58 **	35	852.69 **	35	65.21	35	2.69
ACG	8	64.85 **	8	1024.28 **	8	157.13 **	8	5.03
ACE	27	24.43 **	27	527.66 *	27	23.54	27	2.51
Cruzas x Loc	70	17.52 **	70	245.42	70	17.18	70	1.95
ACG x Loc	16	17.75 **	16	349.77	16	28.38	16	3.75
ACE x Loc	54	17.46 **	54	185.00	54	10.86	54	0.81
Error	42	6.90	42	301.96	42	44.67	32	5.18
C.V. (%)		3.05		8.98		13.49		19.08
Media		86.14		193.59		49.54		11.92

*, **=Significativo al 0.05, 0.01 de probabilidad, respectivamente. ACG=Aptitud combinatoria general; ACE=Aptitud combinatoria específica; g.l.=Grados de libertad; FM=Floración masculina; AP=Altura de planta; RMP=Relación mazorca-planta; REND=Rendimiento de mazorca; C.V.=Coeficiente de variació.