

Exploración genética y reconstitución de una población de maíz enano

Genetic exploration and reconstitution of a dwarf maize population

Eduardo Hernández-Alonso¹, Humberto de León-Castillo², Víctor Manuel Zamora-Villa², Luis Hernández-San Juan³, Cirilo Cahuare-Ramos³

¹Maestría en Ciencias en Fitomejoramiento, ²Departamento de Fitomejoramiento, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista. CP 25315. Saltillo, Coah. ³DuPont Pioneer, Carretera Guadalajara-Morelia Km. 21, Poblado de Nicolás R. Casillas, Tlajomulco de Zúñiga, Jalisco. CP 45645. México. e-mail: eduardoalonso0821@gmail.com [*Autor responsable].

RESUMEN

En esta investigación se evaluaron 20 híbridos simples de maíz enano y sus parentales generados mediante la estrategia sugerida por el modelo II, método I de Griffing, con los propósitos de: i) estimar los tipos de acción génica y la heredabilidad exhibida en las variables estudiadas en este grupo germoplásmico, ii) Identificar cruas simples de fenotipo parecido, para seleccionar al menos diez que puedan recombinarse para generar una variedad sintética, y iii) Conformar poblaciones de cruas simples complementarias que sean útiles para derivación de nuevas líneas de maíz enano. El análisis dialélico se sometió a ensayos de rendimiento, que se evaluaron en cuatro ambientes durante los años 2015 y 2016, en el cual cada unidad experimental consistió en un surco de 3 m a 110,000 plantas ha⁻¹. Los resultados del análisis combinado indicaron que, en lo general, los efectos del tipo aditivo para el conjunto de variables evaluadas fueron de más importancia. Para la identificación de cruas simples complementarias se utilizó la metodología de índices de selección, con la que se detectaron como superiores los híbridos 20, 4 y 25, que se emplearán para derivar nuevas líneas enanas expectativamente superiores; estas cruas simples, junto a otras ocho, se utilizarán para formar una nueva variedad sintética de maíz enano.

Palabras clave: heredabilidad, acción génica, dialélico, germoplasma enano

ABSTRACT

Twenty simple hybrids of dwarf maize and their parents generated by the strategy suggested by the method I model II of Griffing, were evaluated, with next objectives i) estimating the types of gene action and heritability exhibited in the variables studied in this germplasmic group ii) identify simple crosses of similar phenotype, to select at least 10 that can be recombined to generate a synthetic variety and iii) form populations of complementary simple crosses that these are useful for derivation of new lines of dwarf maize. The diallelic was subjected to yield trials, they were evaluated in four environments during years 2015 and 2016. Each experimental unit consisted in 3 m furrows with 110,000 plants ha⁻¹. The results of the combined diallelic analysis indicated that, in general, the effects of the additive type were more important for the set of evaluated variables. As for complementary simple cross identification, index selection methodology was used, detecting hybrids 20, 4 and 25 as superior. These hybrids will be used to derive new dwarf lines; these simple crosses with eight others will be used to form a new synthetic variety of dwarf maize.

Key words: heritability, gene action, diallelic, dwarf germplasm

INTRODUCCIÓN

Debido a que la demanda del grano de maíz en México no se satisface plenamente, es necesario realizar más estudios sobre mejoramiento genético, ya que esta estrategia ha demostrado ser más eficiente que otras para lograr incrementar la producción por unidad de superficie, entre otras cosas, porque el productor no hace desembolsos extras. Al hacer uso de estos materiales se busca que los elementos del ambiente no limiten su desarrollo, lo que aumenta las posibilidades de obtener mayor rendimiento, incluso mayor al de las variedades locales.

Las plantas de maíz enano constituyen un importante grupo germoplásmico dentro del programa de mejoramiento de El Bajío, del Instituto Mexicano del Maíz (IMM), las cuales se caracterizan por tener una alta respuesta heterótica al cruzarse con individuos de poblaciones de altura normal y de origen tropical. Su conformación fenotípica les permite soportar altas densidades de siembra, así como responder favorablemente a la aplicación de insumos agrícolas. Fenotípicamente se reconocen por poseer entrenudos muy cortos debajo de la mazorca, tendencia a la prolificidad en el número de mazorcas por planta, hojas breves y erectas, espigas abiertas y grano profundo, cuyas características van desde dentado a semicristalino (De León *et al.*, 2005).

En programas de mejoramiento genético es deseable contar con el conocimiento genético de las poblaciones de fundación, ya que, para la elección del esquema de mejoramiento, es necesario conocer el tipo de herencia o acción génica específica para caracteres cuantitativos de interés agronómico, y una opción para lograrlo es siguiendo los diseños de apareamiento propuestos por Griffing (1956) (Peyman *et al.*, 2009).

Entre los diseños de apareamiento sobresalen los dialélicos, que permiten estimar la cuantía de la varianza aditiva y la de dominancia en la gobernanza del comportamiento de las variables, así como los efectos de aptitud combinatoria, recíprocos y maternos de los progenitores; también permiten conocer la heterosis de los cruzamientos (De León, 2005; Coutiño *et al.*, 2010 y De La Cruz *et al.*, 2009).

La idea central de este trabajo de investigación es desarrollar una población alternativa de maíces enanos con una serie de atributos superiores: sanidad, rendimiento, precocidad, además de otros, a los enanos tradicionalmente manejados en el IMM, y

disponer de mejor germoplasma para programas de hibridación o de selección recurrente, con altas expectativas de que sus productos sean empleados por productores de la región denominada sub-trópico; además de cumplir con los propósitos de: i) estimar los componentes genéticos exhibida en las variables estudiadas en este grupo germoplásmico, ii) Identificar cruza simples de fenotipo parecido, sobre todo en altura de planta, precocidad, sanidad y rendimiento para seleccionar –al menos 10– que puedan recombinarse para generar una variedad sintética, y iii) Conformar poblaciones de cruza simples complementarias que sean útiles para derivación de nuevas líneas de maíz enano.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material genético que se utilizó en esta investigación constó de cinco líneas élite de maíz de porte enano, con avanzado grado de endogamia y sus cruza directas y recíprocas, pertenecientes al programa de mejoramiento de El Bajío, del Instituto Mexicano del Maíz (IMM), de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Los cruzamientos del dialélico entre las líneas enanas se realizaron en el campo del Instituto Mexicano del Maíz durante el ciclo P-V del 2014, de las que se obtuvieron las cruza simples posibles.

En el 2015 se incorporaron dos líneas más al grupo, con el fin de tener una mayor cantidad de cruza simples; sin embargo, por cuestiones no controlables, sólo se obtuvieron 32 cruza y sus parentales.

La siembra de los ensayos de rendimiento se realizó en los campos directos de la Universidad. En 2015, la siembra de las cruza y sus parentales en el primer y segundo ambiente se realizó el 4 de abril y 12 de mayo, respectivamente; en 2016, la siembra de las cruza y sus parentales en el tercer y cuarto ambiente se realizó el 3 de marzo y el 8 de abril, respectivamente. Los experimentos se establecieron bajo un diseño de bloques al azar con arreglo alfa látice (0,1), con dos repeticiones por ambiente. La parcela experimental consistió en un surco de 3.84 m de largo, donde se sembraron 33 semillas espaciadas a 11.6 cm. El espaciamiento entre surcos fue de 0.80 m, lo que dio una densidad de 110,000 plantas ha⁻¹.

La fertilización total fue 240-100-100: al momento de la siembra se aplicó 120-100-100, y el resto al primer cultivo. El control de malezas se realizó de forma química, con el ingrediente activo Atrazina, cuyo nombre comercial es Gesaprim Calibre 90. Para

controlar el gusano cogollero se aplicó el producto Proclaim 5GS, con ingrediente activo Benzoato de Emamectina, y para controlar daños foliares durante el desarrollo vegetativo se aplicó el producto Topgard 75 WP, con ingrediente activo Cyromazina al 75%. La parcela útil se cosechó de forma manual y posteriormente se registró el peso de campo. Para hacer una muestra representativa y así poder determinar el porcentaje de humedad y el peso hectólitrico, se realizó el desgrane de cada parcela.

Las variables de estudio fueron: días a floración masculina y femenina (DFM, DFF); altura de planta y de mazorca (AP, AM); porcentaje de plantas con acame de raíz y tallo (AR y AT); porcentaje de plantas con mala cobertura (MC); porcentaje de plantas con *Fusarium* ssp. (FUS); calificación de planta (CP); calificación de mazorca (CM); porcentaje de humedad de grano (HUM); peso hectólitrico (PHL); rendimiento de mazorca en t ha⁻¹ al 15.5 % de humedad (REND).

Análisis estadístico

El análisis de componentes genéticos y la estimación de heredabilidad se realizó a través de los cuatro ambientes mediante el modelo II, método III de Griffing 1956, con la rutina computacional DIALLEL-SAS05, propuesto por Zhang *et al.* (2005). Cuyo modelo genético se presenta a continuación:

$$Y_{ijklm} = \mu + A_i + R_{j(i)} + g_k + g_l + s_{kl} + m_m + Ag_{ik} + Ag_{il} + As_{ikl} + Am_{im} + E_{ijklm}$$

Donde:

Y_{ijklm} = Variable de respuesta;

μ = Efecto de la media general;

A_i = Efecto del i -ésimo ambiente;

$R_{j(i)}$ = Efecto de la j -ésima repetición dentro del i -ésimo ambiente;

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;

Ag_{ik} = Efecto de la interacción entre el i -ésimo ambiente y la aptitud combinatoria general del padre k ;

Ag_{il} = Efecto de la interacción entre el i -ésimo ambiente y la aptitud combinatoria general del padre l ;

As_{ikl} = Efecto de la interacción entre el i -ésimo am-

biente y la aptitud combinatoria específica de los padres k y l ;

Am_{im} = Efecto de la interacción entre el i -ésimo ambiente y el efecto recíproco, y

E_{ijklm} = Error experimental.

Para la estimación de la ACG, ACE y ER se empleó el análisis dialélico de Griffing (1956) mediante el modelo II, método I, con el que se examinaron las líneas parentales, para las cruza F_1 directas y recíprocas, se utilizó el programa DIALLEL-SAS05 propuesto por Zhang *et al.* (2005), que permite la división de los efectos recíprocos (ER), en efectos maternos (EM) y no maternos (ENM).

Con base en el análisis de varianza combinado (Cuadro 2) y a partir de los cuadrados medios de este, se calculó σ_A^2 ; σ_D^2 ; σ_F^2 y la heredabilidad en sentido estrecho:

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_F^2}$$

Además, se realizó el cálculo del grado promedio de dominancia descrito por Comstock y Robinson (1952):

$$\bar{d} = \sqrt{\frac{2\sigma_D^2}{\sigma_A^2}}$$

Una vez estimados los componentes genéticos, el siguiente paso fue la elección de las cruza simples con comportamiento similar para formar el sintético, así como la identificación de cruza simples complementarias que sirvan como poblaciones para la derivación de líneas enanas superiores. Se utilizó un índice de selección propuesto por Barreto *et al.* (1991).

El primer paso para elección confiable fue tratar de construir el índice de selección óptimo con al menos tres variables agronómicas representativas de interés: i) componentes de rendimiento, ii) componentes fitosanitarios y iii) porte de plantas, para lo cual fue necesario conocer el agrupamiento natural entre las trece variables evaluadas, por lo que primero se realizó un análisis para explorar las tendencias naturales de agrupamiento entre ellas, es decir, aquellas que se ubicaron en el mismo cuadrante tienen una asociación natural.

Para visualizar la agrupación natural que existe entre las variables y con el fin de seleccionar la variable más representativa de cada sector, tomando en cuenta la heredabilidad del carácter, se empleó el Gráfico Biplot. Para lograrlo fue necesaria la estan-

Cuadro 1. Estructura del análisis genético combinado a través de ambientes del modelo II, método III de Griffing.

Fuentes de variación	G.I.	CM	ECM
Ambientes (AMB)	a-1		
Repeticiones (REP)	a(r-1)		
Híbrido (HIB)	p(p-1)		
ACG	p-1	M12	$\sigma_e^2 + 2r((p^2-p+1)/p^2) \sigma_{sa}^2 + 2r((p^2-p+1)/p^2) / \sigma_s^2 + 2rp\sigma_{ga}^2 + 2rp/\sigma_g^2$
ACE	p(p-3)/2	M11	$\sigma_e^2 + 2r((p^2-p+1)/p^2) \sigma_{sa}^2 + 2r((p^2-p+1)/p^2) / \sigma_s^2$
ER	p(p-1)/2	M10	$\sigma_e^2 + 2r\sigma_{ra}^2 + 2r/\sigma_r^2$
EM	p-1	M9	$\sigma_e^2 + 2r\sigma_{ra}^2 + 2r/\sigma_r^2 + 2rp + 2rp\sigma_{ma}^2 + 2rp/\sigma_m^2$
ENM	(p-1)(p-2)/2	M8	$\sigma_e^2 + 2r\sigma_{ra}^2 + 2r/\sigma_r^2$
HIB*AMB	p(p-1)(a-1)	M7	$\sigma_e^2 + r\sigma_{ha}^2$
ACG*AMB	(p-1)(a-1)	M6	$\sigma_e^2 + 2r((p^2-p+1)/p^2) \sigma_{sa}^2 + 2r\sigma_{ga}^2$
ACE*AMB	p(p-3)(a-1)/2	M5	$\sigma_e^2 + 2r((p^2-p+1)/p^2) \sigma_{sa}^2$
ER*AMB	p(p-1)(a-1)/2	M4	$\sigma_e^2 + 2r \sigma_{ra}^2$
EM*AMB	(p-1)(a-1)	M3	$\sigma_e^2 + 2r \sigma_{ra}^2 + 2rp\sigma_{ma}^2$
ENM*AMB	(p-1)(p-2)(a-1)/2	M2	$\sigma_e^2 + 2r\sigma_{ra}^2$
Error	{p(p-1)}{a(r-1)}	M1	σ_e^2

G.I.= Grados de libertad; ACG= Aptitud Combinatoria General; ACE= Aptitud Combinatoria Especifica; ER= Efectos Recíprocos; EM= Efectos Maternos; ENM= Efectos No Maternos; CM= Cuadrados Medios; ECM= Esperanza de Cuadrados Medios.

darización de los datos que se encuentran en diferentes unidades: días, %, t ha⁻¹, cm, etc., ya que es requisito primordial para la utilización de este análisis (Crossa *et al.*, 2000).

Una vez realizada la estandarización de las trece variables, se procedió a su acomodo en una tabla de contingencia, donde los genotipos conformaron las filas y las variables fueron las columnas; de esta forma se analizó el modelo AMMI para generar el gráfico Biplot, cuya rutina fue propuesta por Vargas y Crossa, 2000.

Modelo lineal AMMI:

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

Dónde:

Y_{ij} = comportamiento del i -ésimo genotipo en la j -ésima variable;

μ = media general;

g_i = efecto del i -ésimo genotipo;

e_j = efecto de la j -ésima variable;

λ_k = raíz cuadrada del vector característico del k -ésimo eje del ACP;

α_{ik} = calificación del ACP para el k -ésimo eje del i -ésimo genotipo;

γ_{jk} = calificación del ACP para el k -ésimo eje de la j -ésima variable;

R_{ij} = residual del modelo con $\sim \text{DNI} \left(\frac{\sigma^2}{r} \right)$.

Índices de selección

Una vez identificado el agrupamiento natural, se llevó a cabo la identificación de los genotipos sobresalientes con base en su representatividad y he-

redabilidad visualizadas en cada cuadrante, para lo cual se consideraron cuatro variables agronómicas: rendimiento (REND), altura de mazorca (AM), días a floración masculina (DFM), porcentaje de plantas con *Fusarium* ssp. (FUS). A partir de lo anterior, se utilizó el método de índices de selección (IS) desarrollado por Barreto *et al.* (1991), el cual se basa en la selección simultánea de varios caracteres, cuya fórmula se describe a continuación:

$$IS = \frac{[(Y_i - M_j)^2 * I_k] + [(Y_i - M_j)^2 * I_k] + \dots + [(Y_i - M_j)^2 * I_k]}{2}$$

Donde:

IS= Es el índice de selección;

Y_i = es la variable en unidades Z;

M_j = Es la meta deseada para cada variable, también en unidades Z;

I_k = Es la intensidad de selección para cada variable.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En este estudio existieron diferencias altamente significativas al ($P \leq 0.01$) en la fuente de variación de ACG para todas las variables; estas diferencias se pueden atribuir a la base genética de donde se derivaron los progenitores, los cuales han pasado por varios ciclos de selección recurrente.

En el Cuadro 3 se presentan a detalle, por progenitor, los efectos de ACG para los caracteres evaluados, en los que se destaca lo siguiente: para hacer cruzas complementarias entre líneas del mismo grupo heterótico, la línea 0101 puede ser buena donadora para los siguientes efectos: AP, AM, FUS, CP, CM, REND y HUM. La línea 0102 sólo puede aportar efectos de AP, lo cual indica que es la que menores aportaciones hace a nuestro grupo heterótico. La línea 0103 tiene efectos que pueden ser explotados para DFM, DFF, AP, MC y HUM; sin embargo, a pesar de que tiene buenos efectos, tiende a disminuir la CP, CM y REND, que son de mayor importancia para el programa de mejoramiento enfocado al aumento de rendimiento. La línea 0104 se considera buena en cuanto a su precocidad y obtiene las plantas más sanas en relación al FUS; es una de las líneas que tiene aportaciones no favorables respecto a las variables CP, CM y REND. La línea 0105 tiende a reducir la AM y FUS, a aportar buenos efectos para CP y CM, y tiene un efecto positivo para el REND.

La elección de progenitores que darán paso a la generación de híbridos sobresalientes, tiende a llevar

a los de mejores efectos genéticos involucrados en cada uno de los grupos heteróticos, para así poder explotar el germoplasma de una manera más eficiente.

La aptitud combinatoria específica (ACE) mostró efectos altamente significativos a ($P \leq 0.01$) y significativos a ($P \leq 0.05$) para las variables DFM, DFF, AM, MC y PHL, es decir, la variabilidad genética no aditiva para estos caracteres fue importante. Para el efecto de ACE, los datos del Cuadro 3 indican que sólo 9% presenta efectos significativos. Los pocos efectos de ACE se deben a que las líneas pertenecen al mismo grupo heterótico.

Si bien estas líneas pertenecen al mismo grupo heterótico, no era de esperarse tal respuesta en los cruzamientos. Reyes *et al.* (2004) mencionan que se espera que los cruzamientos con mayor ACE resulten al cruzar al menos dos líneas diferentes, sin importar sus efectos ACG. En el presente estudio se encontró que los progenitores con efectos bajos o negativos de ACG produjeron buenos cruzamientos. Guillen *et al.* (2009) obtuvieron resultados similares al cruzar progenitores con ACG negativa, ya que obtuvieron cruzas con valores positivos de ACE.

Los efectos recíprocos mostraron diferencias significativas al ($P \leq 0.01$) sólo para tres de las 13 variables que se evaluaron: DFM, DFF, CM, y significativo al ($P \leq 0.05$) para las variables AP, CP, REND, HUM, lo cual indica que, para la magnitud de la expresión de un carácter en una craza, es importante determinar si es con la directa o con la recíproca con la que se obtiene la expresión más deseable del carácter.

El desglose de los efectos recíprocos en efectos maternos mostró efectos significativos al ($P \leq 0.01$) para las variables; DFM, DFF, HUM, así como efectos significativos a ($P \leq 0.05$) en las variables; CP y REND, por lo cual se deduce que las cruzas tienen un comportamiento diferente en cuanto al arreglo de cada progenitor utilizado como hembra o como macho, es decir, la relación de estos caracteres evaluados está influenciada por genes localizados en el citoplasma.

Los efectos no maternos mostraron significancia al ($P \leq 0.05$) en las variables de AP, AM, MC, CP y CM, por lo que se deduce que estos caracteres no están influenciados por el citoplasma. De acuerdo con Henderdon y Jacobsen (2007), esto ocurre debido a que complejas maquinarias enzimáticas mitótica y meióticamente estables, pueden adquirirse o perderse como consecuencia de factores ambientales externos, lo cual otorga mayor plasticidad a los organismos, ya que pueden adaptarse con mayor rapidez a su entorno. Este fenómeno se denomina epigenética.

Cuadro 2. Cuadros medios del análisis dialélico de veinte híbridos formadas a partir de cinco líneas, considerando cruizas directas y recíprocas, evaluadas en cuatro ambientes durante el 2015 y 2016.

Fv.	G. I.	DFM	DFF	AP	AM	AR	AT	MC	FUS	CP	CM	REND	PHL	HUM
AMB	3	1968.57**	2179.25**	1841.04**	2459.85**	379.25**	233.14**	665.95**	1806.07**	20.98**	36.90**	753.48**	306.14**	96.47**
REP (AMB)	4	39.99**	63.13**	446.98**	316.21**	49.98	29.73	144.46	909.16**	3.01*	0.09	23.61*	29.95**	27.81**
HÍBRIDO	19	12.62**	10.49**	476.94**	418.88**	220.91**	50.36*	469.74**	254.95**	8.26**	4.47**	49.90**	11.23**	5.17**
ACG	4	31.18**	20.02**	1581.77**	1439.82**	659.17**	149.91**	859.91**	872.79**	29.61**	15.26**	182.26**	20.57**	16.81**
ACE	5	6.28*	8.48*	124.34	150.10*	225.60**	16.79	644.58**	104.22	2.57	1.08	11.88	22.37**	1.13
REC	10	8.36**	7.68**	211.33*	144.91	43.26	27.33	226.25	83.18	2.58*	1.85**	15.97*	1.93	2.03*
MAT	4	14.45**	12.55**	139.48	110.38	60.55	23.93	61.76	155.26	2.34	2.26*	22.35*	3.21	3.84**
NMAT	6	4.31	4.43	259.23*	167.93*	31.73	29.6	335.91*	35.12	2.73*	1.58*	11.72	1.07	0.83
HIB*AMB	57	4.27**	7.22**	79.09	38.92	58.64	48.76**	152.06	215.60**	1.91*	1.16*	10.11	6.67	2.02*
ACG*AMB	12	7.64**	10.59**	141.51	80.11	87.75	55.87*	283.68*	382.33**	2.68*	2.53**	15.07*	9.75*	3.43**
ACE*AMB	15	3.54	4.56	83.45	38.72	34.43	21.29	103.04	117.79	2.45*	0.83	9.37	7.1	0.75
REC*AMB	30	3.3	7.21**	51.96	22.56	59.09	59.65**	123.92	197.81*	1.33	0.78	8.5	5.22	1.47
MAT*AMB	12	3.52	9.71**	76.68	22.92	46.59	93.95**	182.88	247.95*	1.13	1.13	10.48	7.71	1.49
NMAT*AMB	18	3.15	5.54*	35.48	22.32	67.43	36.78	84.61	164.39	1.46	0.55	7.17	3.56	1.46
ERROR	76	2.3	2.96	103.34	64.18	61.34	26.22	120.27	114.2	1.124	0.699	6.8711	4.47	1.19
TOTAL	159													
C. v.		1.9731	2.1691	7.043	11.065	193.38	146.83	89.938	71.8744	20.17	13.748	18.593	3.044	4.8019
MEDIA		77.01	79.31	144.33	72.4	4.05	3.487	12.1937	14.8687	5.2562	6.0812	14.0982	69.456	22.737

**, significancia a ($P \leq 0.05$) y ($P \leq 0.01$) respectivamente; Fv.= Fuente de variación; AMB=Ambiente; REP(AMB) = Repetición dentro de Ambiente; HIB=Híbrido; ACG=Aptitud Combinatoria General; ACE=Aptitud Combinatoria Especifica; REC= Efectos Recíprocos; MAT= Efectos Maternos; NMAT=Efectos No Maternos; HIB*AMB= Híbrido por Ambiente; ACG*AMB= Aptitud Combinatoria General por Ambiente; ACE*AMB= Aptitud Combinatoria Especifica por Ambiente; C.v.= Coeficiente de variación; G.I.=Grados de libertad; DFM= Días a Floración Masculina; DFF=Días Floración Femenina; AP= Altura de Planta; AM= Altura de Matorra; AR= Porcentaje de Plantas con Acame de Raíz; AT= Porcentaje de Plantas con Acame de Tallo; MC= Porcentaje de Matorras con Mala Cobertura; FUS= Porcentaje de plantas con *Fusarium* spp.; CP= Calificación de Planta; CM= Calificación de Matorra; REND=Rendimiento; PHL= Peso Hectolítrico; HUM= Porcentaje de Humedad.

Cuadro 3. Estimación de efectos directos de ACG, ACE obtenidos a través del diseño dialélico de Griffing modelo II, método III, de 13 variables agronómicas de 10 cruzas en F¹.

ACG	DFM	DFF	AP	AM	AR	AT	MC	FUS	CP	CM	REND	HUM	PHL
	Días	Días	Cm	Cm	%	%	%	%	1-9	1-9	t ha ⁻¹	%	Vol.
0101	0.27	0.62	8.65 **	5.84 **	4.51 **	0.06	3.05	-3.80 *	0.84 **	0.60 **	2.52 **	-0.62 *	0.64
0102	0.89	0.66	1.32	4.59 **	2.78 **	0.20	-1.82	2.30	-0.13	0	0.36	0.51	-1.02 *
0103	-0.80	-0.43	-3.88 *	-0.03	-2.87 **	-1.07	-2.99	0.97	-0.77 **	-0.73 **	-2.30 **	-0.40	0.23
0104	-0.90	-0.82	-6.32 **	-2.88 *	-0.13	2.74 **	-4.05 *	5.36 **	-0.71 **	-0.35 *	-1.55 *	-0.23	-0.23
0105	0.54	-0.03	0.24	-7.51 **	-4.29 **	-1.94 *	5.80 **	-4.80 *	0.78 **	0.49 **	0.98	0.73 **	0.39

ACE	DFM	DFF	AP	AM	AR	AT	MC	FUS	CP	CM	REND	HUM	PHL
	Días	Días	Cm	Cm	%	%	%	%	1-9	1-9	t ha ⁻¹	%	Vol.
0101*0102	-0.48	-0.34	-0.81	2.42	5.58 **	-0.44	-0.93	-2.30	0.09	0.14	0.29	-0.01	0.37
0101*0103	-0.61	-0.76	2.08	1.35	-2.63	-0.48	-3.89	-1.97	0.48 *	0.24	1.02	-0.12	0.76
0101*0104	0.73	0.95	0.27	0.02	-0.69	0.15	-1.57	2.14	-0.26	-0.01	-0.23	0.29	-0.41
0101*0105	0.36	0.16	-1.54	-3.79 *	-2.27	0.77	6.38 **	2.14	-0.32	-0.36	-1.08	-0.16	-0.72
0102*0103	0.57	0.45	-1.40	-3.95 *	-2.40	0	-1.45	3.11	-0.53 *	-0.16	-0.76	-0.14	0.21
0102*0104	-0.20	-0.47	-1.90	-0.67	-1.21	1.25	-0.95	0.34	0.22	-0.16	-0.18	0.13	-1.24 *
0102*0105	0.11	0.36	4.10	2.21	-1.98	-0.81	3.32	-1.16	0.22	0.18	0.66	0.02	0.67
0103*0104	-0.01	0.18	1.75	0.83	1.33	-0.48	8.78 **	-1.32	-0.01	-0.05	-0.13	-0.15	0.32
0103*0105	0.05	0.14	-2.44	1.77	3.68 *	0.96	-3.45	0.18	0.05	-0.03	-0.13	0.41	-1.28 *
0104*0105	-0.24	-0.66	-0.13	-0.19	0.56	-0.92	-6.26 **	-1.16	0.05	0.22	0.54	-0.13	0

*, **, significancia a (P ≤ 0.05) y (P ≤ 0.01) respectivamente; 0101= PEGB-1; 0102= PEGB-2; 0103= PEGB-3; 0104= PEGB-4; 0105= PEGB-5; ACG= Aptitud Combinatoria General; ACE= Aptitud Combinatoria Específica; DFM= Días a Floración Masculina; DFF= Días a Floración Femenina; AP= Altura de Planta; AM= Altura de Mazorca; AR= Porcentaje de Plantas con Acame de Raíz; AT= Porcentaje de Plantas con Acame de Tallo; MC= Porcentaje de Mazorcas con Mala Cobertura; FUS= Porcentaje de plantas con *Fusarium* spp.; CP= Calificación de Planta; CM= Rendimiento; PHL= Peso Hectolítrico; HUM= Porcentaje de Humedad.

La separación de efectos directos y recíprocos es determinante para observar la capacidad del cruzamiento y así poder explotar las mejores características. La estimación de los efectos recíprocos es importante para tomar decisiones más acertadas sobre la utilización de las líneas como progenitor macho o hembra. Por lo tanto, se deben hacer estudios que permitan realizar análisis detallados para determinar si factores maternos o extranucleares están involucrados en la expresión de un carácter.

Dada la importancia que muestran los efectos recíprocos, el desglose de este efecto se presentan en el Cuadro 4. La cruce 0104*0102 presenta significancia al ($P \leq 0.05$) para efectos recíprocos en la variable de AM y muestra una reducción en la altura de mazorca al cambiar la participación del orden de los progenitores. La cruce 0104*0101 presenta la misma significancia, pero para las variables de AT y MC; esta cruce tiene características que ayudan al potencial de rendimiento al tener plantas que no se acamen, con una buena cobertura de mazorca, lo que evita la penetración de patógenos.

La cruce 0103*0101 se destaca por ser la mejor en la CP y CM en la cruce directa, ya que obtuvo una significancia de ($P \leq 0.01$) y ($P \leq 0.05$), respectivamente, lo que indica que para estas variables es mejor utilizar la cruce de forma recíproca para obtener las plantas más sanas y con buena mazorca. Al hacer el desglose de los efectos recíprocos en los efectos maternos (EM) y efectos no maternos (ENM), se pueda apreciar más claramente la intervención y/o afectación del cambio de orden de los progenitores, lo que implica que un carácter está siendo influenciado por el genotipo nuclear de la madre.

Al observar el Cuadro 4, no se aprecian diferencias significativas para el efecto materno en ninguna de las variables evaluadas, es decir, la influencia materna no tiene expresión significativa, o si la tiene, es mínima sobre el fenotipo.

Por último, del Cuadro 3, a pesar de la significancia de algunas interacciones: ACG*AMB, ACE*AMB, REC*AMB, MAT*AMB, NMAT*AMB, su contribución a la varianza fenotípica observada para las diferentes variables resultó pequeña, en comparación con la contribución de los efectos de ACG y ACE. El desvío fenotípico refleja básicamente el grado de interacción entre el genotipo y el ambiente para expresar un fenotipo dado. La interacción de ACG*AMB indica la desviación genotípica esperada de los valores de los genotipos, causada por el ambiente, que resulta de interés para el fitomejorador, ya que si esta interacción

es alta (Mayor que la ACG), los estimadores de heredabilidad son sesgados. Lo ideal es que el valor de la ACG debería ser el mismo para cada genotipo en los diferentes ambientes, es decir, que la correlación entre ACG y genotipo fuera igual a uno. Sin embargo, esto nunca sucede, por lo que se debe tener mucho cuidado con las estimaciones de heredabilidad.

Componentes de varianza

Se encontró que tanto la varianza genética aditiva como la de dominancia controlan la expresión de las variables evaluadas. La varianza aditiva (Cuadro 5) resultó más importante para DFM, AP, AM, AT, FUS, CP, CM, REND y HUM, con heredabilidades que van desde 0.03 a 0.26, por lo que es factible utilizar progenies endogámicas por lo menos en dos ciclos de selección, para así aumentar la aditividad y depurar la carga genética y, posteriormente, seguir con selección recurrente. Los valores 0.21 AM, 0.26 CP, 0.20 CM y 0.26 REND de heredabilidad sugieren que es posible la obtención de ganancia relativamente rápida para esos caracteres, si la intensidad de selección es alta.

La varianza de dominancia presentó valores negativos en AT, FUS y PC, lo que indica que no hay efecto de dominancia en estos caracteres. El grado promedio de dominancia indicó sobredominancia en los siguientes caracteres: DFM (0.84), DFF (1.29), CP (0.18), CM (0.34), PHL (11.56) y HUM (0.39). El resultado es que el incremento de los alelos favorables dentro de las poblaciones se hace a tasas lentas y, por ende, el progreso genético es mucho menor.

Selección de cruces

La selección de cruces simples complementarias para la derivación de líneas, así como las cruces para la formación del sintético, se realizó mediante el auxilio de un índice de selección, para lo cual se utilizó el total de cruces. Las variables para integrar el índice: altura (AM), precocidad (FM), sanidad (FUS) y rendimiento (REND), fueron sugeridas por el gráfico Biplot (Figura 1)

Barreto *et al.* (1991) mencionan que el valor del índice representa la suma de las distancias euclidianas de las variables respecto a la meta deseada para un genotipo. Aquellos genotipos con el menor valor de índice son los que minimizan dicha distancia, y representan aquéllos más cercanos a los criterios expresados en la meta para cada variable y, por lo tanto, se pueden considerar como superiores.

Bajo este criterio, se encontró a los híbridos 20, 4 y 25 como las mejores cruces simples por su com-

Cuadro 4. Estimación de efectos recíprocos (EM y ENM), obtenidos a través del diseño dialéctico de Griffing modelo II, método III de trece variables agronómicas de diez cruzas en F1.

CR	DFM	DFE	AP	AM	AR	AT	MC	FUS	CP	CM	REND	HUM	PHL
	Días	Días	Cm	Cm	%	%	%	%	1-9	1-9	t ha ⁻¹	%	Vol.
0102*0101	0.81	1.13	2.63	3.13	-3.31	0.94	4.00	-0.69	-0.19	0.06	0.04	0.10	-0.40
0103*0101	1.63	1.75	5.19	3.31	1.69	-0.75	0.75	-3.31	0.93**	0.81*	1.90	0.49	0.08
0104*0101	-0.25	0.19	-5.19	-4.75	1.63	-3.31*	-6.25*	-0.31	-0.25	-0.19	-1.50	-0.59	0.31
0105*0101	0.19	0.19	3.31	0.69	-0.88	-0.88	-3.81	-1.63	0.19	0.06	0.77	0.09	-0.38
0103*0102	-0.44	0.25	1.50	0.63	0.56	0.13	0.19	2.88	-0.19	0.06	0.26	-0.08	0.09
0104*0102	-0.44	0.06	-4.44	-5.95*	2.88	0.81	0.75	4.13	-0.50	-0.44	-1.19	-0.05	-0.19
0105*0102	-0.19	0.19	-1.37	1.69	0.56	-0.56	5.63	2.44	-0.13	-0.25	-0.30	-0.07	-0.68
0104*0103	-0.81	-0.25	3.75	2.19	-0.75	0.44	5.94	2.13	0.13	0.06	0	-0.69	0.04
0105*0103	0.44	0.38	-4.50	-1.88	0.56	-0.69	0.06	1.44	-0.19	-0.06	-0.35	-0.11	-0.24
0105*0104	0.75	0.31	-1.50	0.06	-0.19	-1.50	1.94	0.00	0.50	0.44	1.34	0.64	-0.48

EM	DFM	DFE	AP	AM	AR	AT	MC	FUS	CP	CM	REND	HUM	PHL
	Días	Días	Cm	Cm	%	%	%	%	1-9	1-9	t ha ⁻¹	%	Vol.
101	0.48	0.65	1.19	0.48	-0.18	-0.80	-1.06	-1.19	0.14	0.15	0.24	0.02	-0.08
102	-0.38	-0.13	-1.39	-1.35	1.46	-0.11	0.51	2.03	-0.13	-0.14	-0.26	-0.06	-0.08
103	-0.31	-0.38	-1.49	-0.73	-0.49	0.08	1.01	0.80	-0.16	-0.18	-0.50	-0.24	-0.08
104	0.45	0.06	0.88	1.71	-0.79	0.11	0.30	-1.19	0.23	0.20	0.81	0.39	-0.13
105	-0.24	-0.21	0.81	-0.11	-0.01	0.73	-0.76	-0.45	-0.08	-0.04	-0.29	-0.11	0.36

EM	DFM	DFE	AP	AM	AR	AT	MC	FUS	CP	CM	REND	HUM	PHL
	Días	Días	Cm	Cm	%	%	%	%	1-9	1-9	t ha ⁻¹	%	Vol.
0103*0104	-0.04	0.35	0.05	1.30	-1.68	1.63	5.57*	2.53	-0.45	-0.23	-0.46	0.02	-0.40
0103*0105	0.84	0.73	2.51	2.11	1.38	0.13	2.83	-1.33	0.63*	0.49	1.16	0.24	0.08
0103*0101	-0.28	-0.40	-5.50*	-3.51	1.01	-2.40	-4.88*	-0.31	-0.16	-0.14	-0.93	-0.22	0.26
0104*0101	-0.53	-0.68	2.94	0.10	-0.71	0.65	-3.51	-0.89	-0.03	-0.13	0.24	-0.04	0.06
0105*0101	-0.39	0.00	1.40	1.25	-1.39	0.31	0.69	1.65	-0.23	0.03	0.01	-0.26	0.09
0103*0102	-0.05	0.25	-2.18	-2.88	0.63	1.04	0.54	0.91	-0.15	-0.10	-0.13	0.40	-0.25
0104*0102	-0.05	0.10	0.83	2.93	-0.91	0.28	4.35	-0.04	-0.08	-0.15	-0.34	-0.12	-0.25
0105*0102	-0.05	0.19	6.11**	4.62*	-1.05	0.48	5.22*	0.14	0.51	0.44	1.31	-0.05	-0.01
0104*0103	0.51	0.54	-2.20	-1.26	1.04	-0.04	-1.71	0.19	-0.10	0.08	-0.14	0.03	0.19
0104*0105	0.06	0.04	-1.56	-1.76	0.59	-0.89	0.88	0.74	0.20	0.20	0.24	0.13	0.00

***, significancia a [$P \leq 0.05$] y [$P \leq 0.01$] respectivamente; CR= Cruza Recíproca; EM= Efectos Maternos; ENM=Efectos No Maternos; 0101= PEGB-1; 0102= PEGB-2; 0103= PEGB-3; 0104= PEGB-4; 0105= PEGB-5; DFM= Días a Floración Masculina; DFE= Días a Floración Femenina; AP= Altura de Planta; AM= Altura de Mazorca; AR= Porcentaje de Plantas con Acame de Raíz; AT= Porcentaje de Plantas con Acame de Tallo; MC= Porcentaje de Mazorcas con Mala Cobertura; FUS= Porcentaje de plantas con *Fusarium* spp.; CP= Calificación de Planta; CM= Calificación de Mazorca; REND=Rendimiento; PHL= Peso Hectolítico; HUM= Porcentaje de Humedad.

Cuadro 5. Componentes de varianza genética y heredabilidad de las 13 variables evaluadas en cuatro ambientes durante el 2015 y 2016.

	DFM	DFF	AP	AM	AR	AT	MC	FUS	CP	CM	REND	PHL	HUM
	Días	Días	Cm	Cm	%	%	%	%	1-9	1-9	t ha-1	Vol.	%
σ^2_A	0.58	0.35	30.31	26.62	9.74	3.35	7.92	20.66	0.55	0.32	3.52	0.02	0.37
σ^2_F	5.06	6.55	173.46	127.88	74.94	53.15	231.38	237.88	2.07	1.58	13.50	6.77	11.07
h^2	0.11	0.05	0.17	0.21	0.13	0.06	0.03	0.09	0.26	0.20	0.26	0.002	0.03
σ^2_D	0.41	0.58	6.08	16.57	28.45	-0.67	80.59	-2.02	0.02	0.04	0.37	2.27	0.06
\bar{d}	0.84	1.29	0.45	0.79	1.71	0	3.19	0	0.18	0.34	0.33	11.56	0.39

σ^2_A = Varianza Aditiva; σ^2_F = Varianza Fenotípica; σ^2_D = Varianza de Dominancia; h^2 = heredabilidad; \bar{d} = Grado Promedio de Dominancia; DFM= Días a Floración Masculina; DFF= Días Floración Femenina; AP= Altura de Planta; AM= Altura de Mazorca; AR= Porcentaje de Plantas con Acame de Raíz; AT= Porcentaje de Plantas con Acame de Tallo; MC= Porcentaje de Mazorcas con Mala Cobertura; FUS= Porcentaje de plantas con *Fusarium* spp.; CP= Calificación de Planta; CM= Calificación de Mazorca; REND=Rendimiento; PHL= Peso Hectolítrico; HUM= Porcentaje de Humedad.

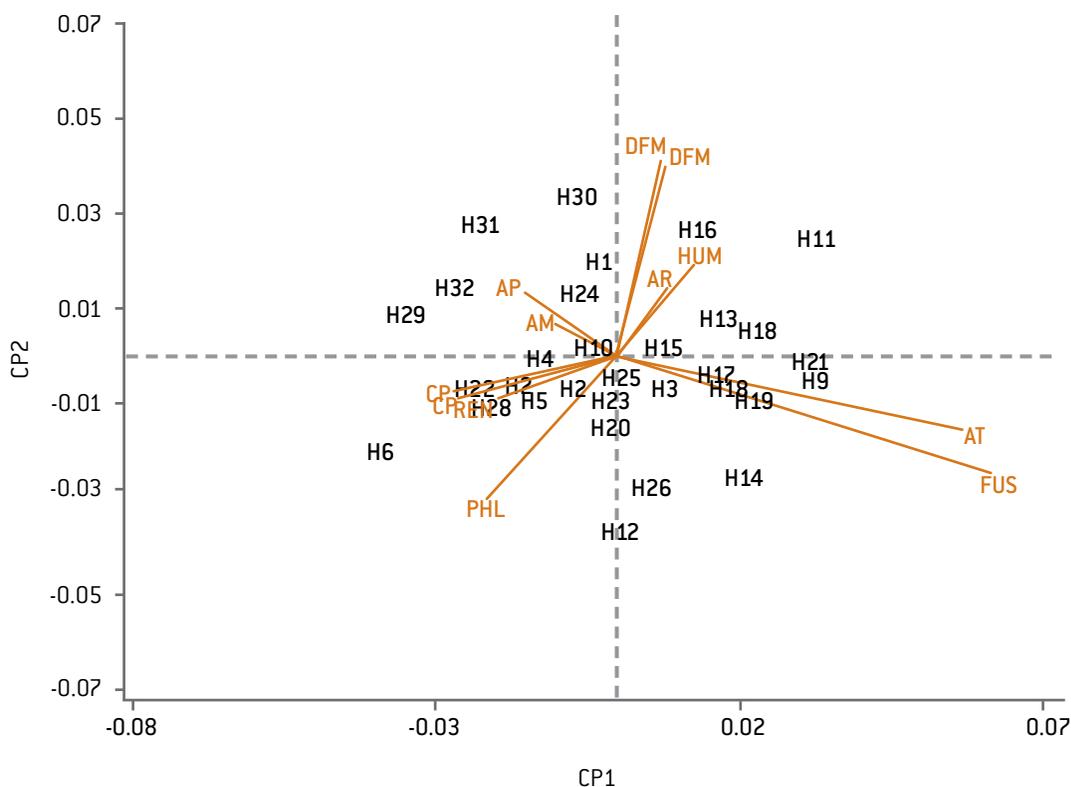


Figura 1. Gráfico Biplot, para la observación de los patrones de correlación entre variables.

plementariedad, con lo que se cumplió uno de los objetivos planteados en este trabajo, que fue conformar poblaciones de mejoramiento con base genética dirigida a la derivación de líneas élite de maíz enano.

Respecto a la formación de una variedad sintética, es necesaria la identificación de las cruza simples

que la constituirán. La idea central fue elegir cruza muy semejantes en altura, precocidad, sanidad y rendimiento para generar una variedad uniforme, las cuales se reportan en el Cuadro 6. Se espera que esta variedad se emplee por agricultores de áreas ubicadas entre 1000 y 1700 msnm.

Cuadro 6. Concentración de cruza simples que constituirán la variedad sintética, seleccionadas en base al índice de selección.

HIB	Genealogía	DFM	AM	FUS	REND
		Días	Cm	%	t ha ⁻¹
20	(PEGB-4)*(PEGB-5)	76.87	61.87	14.25	15.58
4	(PEGB-1)*(PEGB-5)	78.37	67.62	6.75	16.86
25	(PEGB-5)*(PEGB-3)	76.37	68.50	9.75	14.13
6	(PEGB-1)*(PEGB-7)	82.25	98.25	2.58	21.32
28	(PEGB-5)*(PEGB-7)	83.00	79.50	4.58	17.00
10	(PEGB-2)*(PEGB-5)	78.37	73.37	13.62	16.77
27	(PEGB-5)*(PEGB-6)	83.25	73.00	10.33	15.19
7	(PEGB-2)*(PEGB-1)	76.87	82.12	11.25	16.49
2	(PEGB-1)*(PEGB-3)	77.50	82.87	6.75	16.35
22	(PEGB-4)*(PEGB-7)	82.00	95.75	6.08	17.25
9	(PEGB-2)*(PEGB-4)	76.37	67.50	8.37	14.37
5	(PEGB-1)*(PEGB-6)	75.95	91.63	5.08	15.28

HIB= Híbrido; REND= Rendimiento; FUS= porcentaje de Plantas con *Fusarium* ssp.; AM= Altura de Mazorca; FM= Floración masculina.

CONCLUSIONES

El comportamiento de las cruzas entre las líneas del grupo enano permitió detectar variabilidad genética para la mayoría de las variables evaluadas, a pesar de que las cruzas simples se originaron dentro del mismo grupo heterótico. Además, se detectó que los efectos del tipo aditivo son de mayor contribución para el conjunto de variables evaluadas, por lo que se recomienda utilizar, para mejorar esta población, un programa de selección recurrente de hermanos completos.

Los híbridos que se encontraron como los mejores, de acuerdo al índice de selección fueron, el 20, 4 y 25.

En lo referente a la formación de la variedad sintética, se eligieron once cruzas simples semejantes en altura, precocidad, sanidad y rendimiento para generar una variedad uniforme y estable. Los cruzamientos de las líneas que se utilizaron para generar este sintético no participaron de manera proporcional, ya que se prefirieron aquellas líneas que demostraron tener mayores efectos de ACG.

LITERATURA CITADA

- BARRETO, H.J., Bolaños, J.A. y Córdova, H.S. (1991). Programa índices de selección, Guía para la operación de software. Manual de Capacitación Regional. México. CIMMYT. p. 20.
- COMSTOCK R.E. y Robinson, F.H. (1952). Estimation of Average of Dominance of Genes. Heterosis. Ames, Iowa State College Press. pp. 494-516.
- COUTIÑO, E. B., Vidal, M.V.A., Cruz, G.B. y Cruz, V.C. (2010). Aptitud combinatoria general y específica del contenido de azúcares en maíces criollos eloteros. *Rev. Fitotec. Mex.* 33(4):57-61.
- CROSSA, J, Cornelius, L.P. y Vargas, M. (2000). Modelos estadísticos multiplicativos para el análisis de interacción genotipo x ambiente. Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo. p. 30.
- DE LA CRUZ, L.E., Córdova, O.H., Estrada, B.M.A., Mendoza, P.J.D., Gómez, V.A. y Brito, M.N.P. (2009). Rendimiento de grano de genotipos de maíz sembrados bajo tres densidades de población. *Universidad y Ciencia* 25(1):93-98.
- DE LEÓN, C.H.; Rincón, S.F.; Reyes, V.M.H.; Sámano, G.D.; Martínez, Z.G.; Cavazos, C.R. y Figueroa, C.J. de D. (2005). Potencial de rendimiento y estabilidad de combinaciones germoplásmicas formadas entre grupos de maíz. *Rev. Fitotec. Mex.* 28(2):135-143.
- GRIFFING, B. (1956). Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Division of Plant Industry, C.S.I.R.O., Canberra, A.C.T.* 463-493.
- GUILLEN DE LA C.P., De la Cruz, L.E., Castañón, N.G., Osorio, O.R., Brito, M.N.P., Lozano, del R.A.J. y López, N.U. (2009). Aptitud combinatoria general y específica de germoplasma tropical de maíz. *Trop. Subtrop. Agroecosyst.* 10:101-107.
- HENDERSON, R.I. and Jacobsen, E.S. (2007). Epigenetic inheritance in plants. *Nature* 447:418-424.
- PEYMAN S., Hamid D., Ali, M. y Mohammad, M. (2009). Genetic and genotype x environment interaction effects for appearance quality of rice. *Agric. Sci. China.* 8(8):891-901.
- REYES, L. D., Molina, G.J.D., Oropeza, R.M.A. y Moreno, P.E.C. (2004). Cruzas dialélicas entre líneas autofecundadas de maíz derivadas de la raza tuxpeño. *Rev. Fitotec. Mex.* 27(1):49-56.
- VARGAS, M. and Crossa, J. (2000). The AMMI analysis and graphing the biplot. *Biometrics and Statistics Unit. CIMMYT, México.* p. 39.
- ZHANG, Y., Kang, M. S. y Lamkey, K. L. (2005). DIALLEL-SAS05: A comprehensive program for Griffing's and Gardner-Eberhart analyses. *Agron. Journal.* 97:1097-1106.