

COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD GENÉTICA

SELECCIÓN RECURRENTE EN LA POBLACIÓN PANDOLY.PABG DE TRIGO UTILIZANDO LA ANDROESTERILIDAD DEBIDA AL GEN MUTANTE "OLY"

HUIZAR LEONARDO DÍAZ CENICEROS

T E S I S
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

2019

CARTA DE CONSENTIMIENTO DE USO DE LOS DERECHOS DE AUTOR Y DE LAS REGALIAS COMERCIALES DE PRODUCTOS DE INVESTIGACION

En adición al beneficio ético, moral y académico que he obtenido durante mis estudios en el Colegio de Postgraduados, el que suscribe HUIZAR LEONARDO DIAZ CENICEROS, Alumno (a) de esta Institución, estoy de acuerdo en ser participe de las regalías económicas y/o académicas, de procedencia nacional e internacional, que se deriven del trabajo de investigación que realicé en esta institución, bajo la dirección del Profesor HIGNACIO BENITEZ RIQUELME, por lo que otorgo los derechos de autor de mi tesis UTILIZANDO LA ANDROESTERILIDAD DEBIDA AL GEN MUTANTE "OLY"

y de los productos de dicha investigación al Colegio de Postgraduados. Las patentes y secretos industriales que se puedan derivar serán registrados a nombre del colegio de Postgraduados y las regalías económicas que se deriven serán distribuidas entre la Institución, El Consejero o Director de Tesis y el que suscribe, de acuerdo a las negociaciones entre las tres partes, por ello me comprometo a no realizar ninguna acción que dañe el proceso de explotación comercial de dichos productos a favor de esta Institución.

Montecillo, Mpio. de Texcoco, Edo. de México, a 22 de AGOSTO de 2019

Firma del Alumno (a)

DR. IGNACIO BENITEZ RIQUELME

Vo. Bo. del Consejero o Director de Tesis

La presente tesis titulada: **SELECCIÓN RECURRENTE EN LA POBLACIÓN PANDOLY.PABG DE TRIGO UTILIZANDO LA ANDROESTERILIDAD DEBIDA AL GEN MUTANTE "***OLY*" realizada por el alumno: HUIZAR LEONARDO DÍAZ CENICEROS bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS

RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD GENÉTICA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO	Dr. Ignacio Bennez Riquelme
ASESOR	Dr. Héctor Eduardo Villaseñor Mir
ASESORA	Dra. Ma. del Carmen Mendoza Castillo

Montecillo, Texcoco, Estado de México, julio de 2019

SELECCIÓN RECURRENTE EN LA POBLACIÓN PANDOLY.PABG DE TRIGO UTILIZANDO LA ANDROESTERILIDAD DEBIDA AL GEN MUTANTE "OLY"

Huizar Leonardo Díaz Ceniceros, M. en C. Colegio de Postgraduados, 2019

RESUMEN

El mejoramiento genético en las especies autógamas se ha efectuado mediante métodos de selección recurrente que implican reducida variabilidad y amplios lapsos de tiempo entre cada ciclo de selección y recombinación, mientras que en las especies alógamas se involucran altos niveles de variación en cada ciclo de selección y tiempos cortos en cada ciclo de recombinación; desde este punto de vista, las oportunidades de recombinación en cada ciclo de selección y recombinación pone en desventaja el mejoramiento genético de las autógamas frente a las alógamas. El gen dominante "Oly", es una fuente de androesterilidad, que ha permitido la conformación de diversas poblaciones para el mejoramiento poblacional en trigo (Triticum aestivum L.); tal es el caso de la Población Androestéril Oly de Amplia Base Genética denominada PANDOLY.PABG. Con el objetivo de evaluar el avance genético después de 14 ciclos de selección recurrente a nivel de plantas individuales F3 y a nivel de familias F5 en la población PANDOLY.PABG, se evaluaron 10 líneas F₅ tomadas al azar de cada uno de los ciclos 0, 2, 4, 6, 8, 10, 12 y 14 más 10 variedades testigo (VT) en un diseño alfa látice 9 x 10 con dos repeticiones, y dos fechas de siembra durante el periodo Otoño-Invierno 2017-18 en Roque, Gto. y en Montecillo, Méx. Tomando como base cambios morfo-fisiológicos tales como días a floración (DF), altura de planta (AP), días a madurez (DM), periodo de llenado de grano (PLLG), rendimiento de grano (RG), tasa de llenado de grano (TLLG), índice de cosecha (IC), biomasa (BIO), peso de 1 000 semillas (PMS), espigas por m² (EPM²), granos por m² (GPM²), granos por espiga (GPE), número de espiguillas por espiga (NEE) y longitud de espiga (LDE), se encontró que el mayor aumento de RG fue de 1 298 kg ha⁻¹ entre los ciclos de selección C0 y C2 y un avance genético promedio en los 14 ciclos de selección de 3.52 % (147.2 kg ha⁻¹ ciclo⁻¹). Entre los cambios morfo-fisiológicos destacan, particularmente en los ciclos avanzados de selección, un aumento (p≤0.05) en los caracteres PLLG, TLLG, IC, BIO, PMS, EPM2, GPM2, GPE y NEE; y disminución (p≤0.05) de DF, DM, AP y LDE. Respecto a los parámetros genéticos estimados en los ciclos de selección, se encontró que el grado promedio de dominancia en general para todos los caracteres medidos fue de dominancia parcial. Los mayores niveles de heredabilidad en sentido estricto y coeficiente de variación aditiva mantenidos durante los ciclos de selección recurrente en la población PANDOLY.PABG indican que el rendimiento de grano por planta, el índice de cosecha y el número de espigas por planta (NEP) podrían ser la base del mejoramiento del RG.

Palabras Clave: *Triticum aestivum* L., esterilidad masculina, avance genético, componentes de varianza, heredabilidad.

RECURRENT SELECTION IN THE WHEAT PANDOLY.PABG POPULATION USING THE ANDROESTERILITY DUE TO THE MUTATING GENE "OLY"

Huizar Leonardo Díaz Ceniceros, M. en C. Colegio de Postgraduados, 2019

ABSTRACT

Genetic improvement in autogamous species has been carried out by means of recurrent selection methods that involve reduced variability and wide time periods between each cycle of selection and recombination, while in allogamous species high levels of variation are involved in each cycle of selection and short times in each recombination cycle; from this point of view, the opportunities for recombination in each cycle of selection and recombination puts at a disadvantage the genetic improvement of the autogamous against the allogamous. The dominant gene "Oly" is a source of male sterility, which has allowed the conformation of various populations for population improvement in wheat (Triticum aestivum L.); such as the Andro-Sterile Oly Population of Broad Genetic Base called PANDOLY.PABG. In order to evaluate the genetic progress after 14 cycles of recurrent selection at the level of individual F3 plants and F5 families in the PANDOLY.PABG population, 10 F₅ lines randomly taken from each of the 0, 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14 cycles were evaluated plus 10 control varieties (VT) in a 9 x 10 lattice alpha design with two repetitions, and two planting dates during the Fall-Winter 2017-18 period in Roque, Gto. and in Montecillo, Mex. Based on morpho-physiological changes such as days to flowering (DF), plant height (AP), days to maturity (DM), grain filling period (PLLG), grain yield (RG), filling rate of grain (TLLG), harvest index (IC), biomass (BIO), weight of 1000 seeds (PMS), spikes per m² (EPM²), grains per m² (GPM²), grains per spike (GPE), number of spikelets per spike (NEE) and spike length (LDE), it was found that the greatest increase in RG was 1,298 kg ha⁻¹ between the C0 and C2 selection cycles and an average genetic advance of 3.52 % in the 14 selection cycles (147.2 kg ha⁻¹ cycle⁻¹). Among the morpho-physiological changes, particularly in advanced selection cycles, there is an increase (p≤0.05) in the characters PLLG, TLLG, IC, BIO, PMS, EPM², GPM², GPE and NEE; and decrease (p≤0.05) of DF, DM, AP and LDE. Regarding the estimated genetic parameters in the selection cycles, it was found that the average degree of dominance in general for all the characters measured was of partial dominance. The higher levels of heritability in the strict sense and coefficient of additive variation maintained during the cycles of recurrent selection in the PANDOLY.PABG population indicate that grain yield per plant, crop index and number of spikes per plant (NEP) could be the basis of the improvement of the RG.

Key Words: *Triticum aestivum* L., male sterility, genetic advance, variance components, heritability.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para realizar mis estudios de Maestría.

Al Colegio de Postgraduados (**COLPOS**) por la oportunidad de realizar mis estudios de Maestría en especial al posgrado de *GENÉTICA*, por todo el apoyo durante mi estancia.

Al Programa de Mejoramiento Genético de Trigo de Temporal del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (**INIFAP**) con sede en el Campo Experimental Valle de México (**CEVAMEX**), por la oportunidad de proporcionarme su germoplasma y por el apoyo brindado en la realización de la investigación.

Al *Dr. Ignacio Benítez Riquelme* por ser la guía durante mi formación académica en el COLPOS, por su tiempo y sus observaciones siempre acertadas.

Al *Dr. Héctor Eduardo Villaseñor Mir* por la disponibilidad de facilitarme el germoplasma, por compartirme sus conocimientos y experiencias en la aplicación de la MSFRS, por el apoyo brindado en la realización de la investigación, por su amistad, comprensión y consejos.

A la *Dra. Ma. del Carmen Mendoza Castillo* por su colaboración en esta investigación y sus conocimientos compartidos.

A la *M.C. Renata*, al *Dr. René*, a la *Dra. Elsa*, al *Dr. Eliel*, al *Dr. Espitia*, al *Ing. Salvador* y al *Ing. Desiderio* por el apoyo en este trabajo de investigación, sus experiencias, consejos y su amistad.

Al Personal de campo del Programa de Trigo del INIFAP-CEVAMEX, *Don José*, *Don Adrián* y a *Don Héctor* por todo el apoyo brindado durante la investigación y por su amistad.

DEDICATORIA

A mis padres *Miguel Díaz Rodríguez* y *Ma. Guadalupe Ceniceros López* por su confianza, consejos, por mi formación como persona, y por el amor incondicional. ¡Gracias!

A *Renata Valdez* y a mi hijo *Santiago Díaz Valdez* por todos los momentos inolvidables a su lado, por ser mi inspiración y motivación para continuar en busca de nuevos sueños.

A mis hermanos *Miguel Ángel*, *Oriandy* y *Nancy* porque siempre he contado con su apoyo, su confianza y amistad.

A mis sobrinos *Sofía*, *Ethan* y a la *bebé* (que está por nacer: *Oriana*) por hacerme reír y por tener una personalidad única.

A *Nancy* y *Abel* por querer y cuidar a mis sobrinos, y por el apoyo brindado desde que inicie mis estudios.

CONTENIDO

RESUMEN	iii
ABSTRACT	iv
AGRADECIMIENTOS	v
DEDICATORIA	vi
LISTA DE CUADROS	viii
LISTA DE FIGURAS	ix
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1. OBJETIVO GENERAL	4
1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	4
1.3. HIPÓTESIS	4
1.4. BIBLIOGRAFÍA	5
CAPÍTULO 1. AVANCE GENÉTICO EN 14 CICLOS DE SELECCIÓN RECURRENTE EN TR	IGO
UTILIZANDO LA ANDROESTERILIDAD DOMINANTE DEL GEN OLY	6
1.1. RESUMEN	6
1.2. ABSTRACT	7
1.3. INTRODUCCIÓN	8
1.4. MATERIALES Y MÉTODOS	10
1.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	12
1.6. CONCLUSIONES	21
1.7. BIBLIOGRAFÍA	21
CAPÍTULO 2. PARÁMETROS GENÉTICOS Y RESPUESTA A 14 CICLOS DE SELECCIÓN	I EN
LA POBLACIÓN PANDOLY.PABG DE TRIGO	24
2.1. RESUMEN	24
2.2. ABSTRACT	25
2.3. INTRODUCCIÓN	26
2.4. MATERIALES Y MÉTODOS	28
2.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	31
2.6. CONCLUSIONES	40
2.7. BIBLIOGRAFIA	41
DISCUSIÓN GENERAL	44
CONCLUSIONES GENERALES	46

LISTA DE CUADROS

		Pág
Cuadro 1.1	Cuadrados medios del análisis de varianza para días a floración (DF), madurez fisiológica (DM), altura de planta (AP), periodo de llenado de grano (PLLG), tasa de llenado de grano (TLLG), índice de cosecha (IC) y biomasa (BIO)	12
Cuadro 1.2	Cuadrados medios del análisis de varianza para rendimiento de grano (RG), peso de mil semillas (PMS), espigas por m² (EPM²), granos por m² (GPM²), granos por espiga (GPE), número de espiguillas por espiga (NEE) y longitud de espiga (LDE) componentes de rendimiento	13
Cuadro 1.3	Comparación de medias entre ciclos y variedades testigo (VT) de los caracteres fisiológicos	14
Cuadro 1.4	Comparación de medias entre ciclos y variedades testigo (VT) de los componentes de rendimiento	15
Cuadro 1.5	Porcentaje de avance genético (ΔAG) por ciclo (C) y anual de los caracteres fisiológicos y componentes de rendimiento después de los 14 ciclos de selección recurrente.	17
Cuadro 1.6	Número de líneas superiores al testigo Nana F2007 y a la media de testigos para rendimiento de grano (RG) y componentes de rendimiento	20
Cuadro 2.1	Análisis de varianza que considera ambientes como repeticiones (A), ciclos (C) y plantas dentro de ciclo (P/C0-14).	30
Cuadro 2.2	Cuadrados medios del análisis de varianza para días a floración (DF), madurez fisiológica (DM), tasa de llenado de grano (TLLG), altura de planta (AP), rendimiento de grano por planta (RGP), biomasa por planta (BIOP), índice de cosecha (IC), peso de 100 semillas (P100S), número de espigas por planta (NEP) y número de espiguillas por espiga (NEE)	32
Cuadro 2.3	Coeficiente de regresión lineal (<i>bi</i>) de la media de cada variable sobre el número de ciclos de selección, la respuesta a la selección en porcentaje por año (RS año ⁻¹) y después de los 14 ciclos de selección recurrente (RS-T)	36
Cuadro 2.4	Estimaciones de varianza aditiva ($\sigma^2 A$), varianza de dominancia ($\sigma^2 D$), coeficiente de variabilidad aditiva (CVA), heredabilidad en sentido estricto (h^2) para días a floración (DF), días a madurez (DM), tasa de llenado de grano (TLLG), altura de planta (AP), rendimiento por planta (RP), biomasa por planta (BIOP), índice de cosecha (IC), peso de 100 semillas (P100S), número de espigas por planta (NEP) y número de espiguillas por espiga (NEE).	38

LISTA DE FIGURAS

		Pág
Figura 1.1	Regresión lineal del avance genético de rendimiento de grano (RG), granos por m ² (GPM ²), granos por espiga (GPE), tasa de llenado de grano (TLLG) e índice de cosecha (IC) comparado con la media de testigos (línea punteada) y la media del	
	testigo Nana F2007 (línea continua)	18
Figura 2.1	Respuesta a la selección (línea continua) y varianza genética (σ^2G) (línea punteada) a través de ciclos para días a floración (DF), madurez fisiológica (DM), tasa de	
	llenado de grano (TLLG) y altura de planta (AP)	33
Figura 2.2	Respuesta a la selección (línea continua) y varianza genética (σ2G) (línea punteada) a través de ciclos para rendimiento de grano por planta (RP), biomasa por planta (BIOP), índice de cosecha (IC), peso de 100 semillas (P100S), número de espigas	
	por planta (NEP) y número de espiguillas por espiga (NEE)	35

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los cereales son la fuente de energía dietética más importante y continuarán siendo la principal fuente de alimentos para la humanidad (Serna-Saldívar, 2010). El trigo (*Triticum* spp.) es el segundo cereal con mayor producción a nivel mundial solo por debajo del maíz, pero superior al arroz y la cebada. En el 2017 hubo una producción mundial de 771.72 millones de toneladas (MT) con un promedio de 3.5 t ha⁻¹ (FAOSTAT, 2019). En el mismo año en México, el trigo alcanzó una producción de 3.5 MT con un promedio nacional de 5.3 t ha⁻¹, aproximadamente; 1.8 t más que el promedio mundial (SIAP, 2019).

El mejoramiento de cereales inició a principios del siglo XX; los avances más importantes se dieron gracias a la Revolución Verde durante los años sesenta y setenta. Los rendimientos incrementaron hasta un nivel de sostenibilidad para el crecimiento poblacional durante ese período, de aproximadamente 1,700 millones en 1900 a más de 6,000 millones en 2000.

El rango de adaptación del trigo es muy amplio, incluidas las regiones elevadas en los trópicos y subtrópicos (Feldman, 1995). Además, existe una creciente demanda de trigo en nuevos mercados, más allá de su región de adaptación climática, ya que es una fuente importante de almidón y energía, proporciona cantidades importantes de una serie de componentes que son esenciales para la salud. Por lo tanto, los fitomejoradores deben seleccionar hacia la obtención de cultivares con más beneficios para la salud humana, además del aumento del rendimiento de los cultivos (Shewry and Hey, 2015).

En México los programas de mejoramiento genético de trigo iniciaron con cruzamientos de trigos criollos sobresalientes; mediante el método Pedigrí se liberaron las primeras variedades (Yaqui 48, Mayo 48 y Kentana 48); el éxito del programa de mejoramiento genético se debió a la realización de dos ciclos agrícolas por año (con rotación del Valle del Yaqui, Son. a Toluca y

Chapingo, Méx.). Con esta estrategia se consiguió generar variedades con amplia adaptación e insensibles al fotoperiodo, ya que se podían sembrar a diferentes latitudes y en cualquier época del año; además lograron contralar la roya del tallo (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*) con el efecto del gen *Sr2*, el que al conjuntarse con los genes insensibles al fotoperiodo con genes de enanismo (*Rth1* y *Rth2*), condujo a la liberación de variedades (Pénjamo 62, Sonora 64 y Siete Cerros 66) que vencieron la barrera del rendimiento de 4.5 t/ha⁻¹, que al ser cultivadas en diversas partes del mundo originó la Revolución Verde, lo que llevó al Dr. Norman E. Borlaug a recibir el Premio Nobel de la Paz en 1970 (Villaseñor *et al.*, 2004).

Durante la década de los noventas se dejó de usar el método de mejoramiento denominado Pedigrí por ser laborioso y costoso, y se optó por la implementación de métodos como el masal, masal modificado o de familias masivas F₃; en la actualidad este último es el más utilizado por los programas de mejoramiento del INIFAP para generar variedades con alto potencial de rendimiento, tolerancia al acame, resistencia a royas, carbón parcial y mejorar la calidad industrial (Villaseñor *et al.*, 2004).

En el año 1993 se comenzó a implementar la selección recurrente en trigo asistida con la androesterilidad, un método de mejoramiento poblacional poco usado; se introdujo una población con deficiencia cromosómica de la Universidad de Arizona, E.U.A para la reconversión de variedades progenitoras fértiles a androestériles (Villaseñor, 1996). Tres años más tarde se comenzó a implementar irradiaciones recurrentes a la variedad Temporalera M87 con el propósito de obtener una fuente de androesterilidad menos problemática para su manejo; de este trabajo se obtuvo un mutante androestéril dominante denominado "Oly", fuente confiable que permitió la conformación de diversas poblaciones para implementar el mejoramiento poblacional en trigo (Villaseñor *et al.*, 2014), que presenta una serie de ventajas sobre los métodos tradicionales de

mejoramiento. Este gen *Oly* incorporado a líneas y mantenido en forma heterocigótica, cuando se cruza con plantas fértiles homocigóticas recesivas, segrega en una proporción 1:1 (de plantas estériles y fértiles). Las pruebas de progenies estériles y fértiles siempre lo fueron 100 %. Por su condición homocigótica recesiva, las plantas fértiles ya no segregaron a estériles; por el contrario, las androestériles cruzadas con machos fértiles, siempre segregan en una proporción 1:1. Además, reportan que el gen *Oly* no está ligado con efectos deletéreos lo que facilita la selección recurrente en trigo. Dicho gen *Oly* incorporado a través de retrocruzas a genotipos elite (Villaseñor *et al.*, 2015) ha permitido conformar diversas poblaciones; una de ellas es la denominada Población Androestéril Dominante *Oly* de Amplia Base Genética (PANDOLY.PABG) la cual es una población recombinante que se generó con 20 progenitores del programa de trigo de secano (temporal) del INIFAP (Villaseñor *et al.*, 2014; Villaseñor *et al.*, 2015).

OBJETIVO GENERAL

• Evaluar el avance genético después de 14 ciclos de selección recurrente a nivel de plantas individuales F₃ y a nivel de familias F₅ en la población PANDOLY.PABG.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Evaluar la eficiencia del uso de la androesterilidad debida al gen mutante Oly para facilitar
 la recombinación y su uso en la selección recurrente para incrementar el rendimiento de
 grano en la población PANDOLY.PABG y para facilitar la formación de líneas fértiles con
 características morfo-fisiológicas favorables.
- Estimar los cambios en los parámetros genéticos durante 14 ciclos de selección recurrente de la población PANDOLY.PABG de caracteres morfo-fisiológicos y su relación fenotípica con el avance en rendimiento.

HIPÓTESIS

- El gen *Oly* dominante es facilitador de la recombinación genética de los individuos seleccionados en cada ciclo de selección y de la formación de líneas fértiles.
- Los avances genéticos logrados en el rendimiento de grano, después de 14 ciclos de selección recurrente, son debidos a las mejoras morfo-fisiológica que expresan componentes agronómicos favorables.

BIBLIOGRAFÍA

- Feldman, M. 1995. Wheats. Pp. 185–192. *in* J. Smartt, N. W. Simmonds, eds. Evolution of crop plants. Longman Scientific and Technical, Harlow, UK.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAOSTAT). 2019. FAO Statistical Database. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Consultado: junio, 2019. Disponible en: http://faostat3.fao.org/home/E.
- SIAP (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera). 2019. SAGARPA. México. Disponible en http://www.siap.sagarpa.gob.mx/.
- Serna-Saldívar, S. O. 2010. Cereal Grains Properties, Processing, and Nutritional Attributes. CRC Press. Boca Raton, FL.
- Shewry, P. R., and S. J. Hey. 2015. The contribution of wheat to human diet and health. Food and Energy Security 4(3): 178-202.
- Villaseñor M., H. E., 1996. Selección recurrente en una población de trigo de apareamiento aleatorio mediante el uso de la androesterilidad. Tesis de Doctorado en Ciencias. IREGEP. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 196 p.
- Villaseñor, H. E., J. Huerta E., E. Espitia R., M. Camacho C., y E. Solís M. 2004. Contribuciones de la genotecnia en el cultivo de trigo en México. In Memoria Científica: XX Congreso Nacional Fitogenética. Simposium Aportaciones de la Genotecnia a la Agricultura. Toluca, Edo. Méx. 58-86 pp.
- Villaseñor M., H. E., J. Huerta E., E. Espitia R., R. Hortelano S, M. F. Rodríguez G., y E. Martínez C. 2014. Genética y estabilidad del mutante androestéril dominante de trigo "Oly", Revista Mexicana Ciencias Agrícolas 8:1509-1515.
- Villaseñor M. H. E., Hortelano S. R. R., Martínez C. E., Huerta E. J., García L. E. y Espitia R. E. 2015. Uso de la androesterilidad genética masculina en la reconversión de genotipos para realizar selección recurrente en trigo. Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas Pub. Esp. Núm 11 p. 2177-2182.

CAPÍTULO 1. AVANCE GENÉTICO EN 14 CICLOS DE SELECCIÓN RECURRENTE

EN TRIGO UTILIZANDO LA ANDROESTERILIDAD DOMINANTE DEL GEN OLY

Huizar Leonardo Díaz-Ceniceros¹; Héctor Eduardo Villaseñor-Mir²; Ignacio Benítez-Riquelme¹; Ma. del Carmen Mendoza-Castillo¹.

¹Postgrado en Recursos Genéticos y Productividad-Genética, Campus Montecillo, Colegio de Postgraduados. km 36.5 Carretera México-Texcoco. 56230, Montecillo, Texcoco, Edo. de México. Tel. 01 (595) 9520200 Ext. 1524. ²Campo Experimental Valle de México, INIFAP. Carretera Los Reyes-Texcoco km 13.5, Coatlinchán, Texcoco, Estado de México. C. P. 56250 Tel. 01 595 9212715.

1.1. RESUMEN

El gen "Oly", es una fuente de androesterilidad dominante, que ha permitido conformar diversas poblaciones para el mejoramiento poblacional en trigo (Triticum aestivum L.); tal es el caso de la Población Androestéril Oly de Amplia Base Genética denominada PANDOLY.PABG. Con el objetivo de valorar la eficiencia del gen Oly para facilitar la recombinación en cada ciclo de selección recurrente y para formar líneas fértiles, se evaluaron 10 líneas F₅ tomadas al azar de cada uno de los ciclos C0, C2, C4, C6, C8, C10, C12 y C14 más 10 variedades testigo en un diseño alfa látice 9 x 10 con dos repeticiones, y dos fechas de siembra durante el periodo Otoño-Invierno 2017-18 en Roque, Gto. y en Montecillo, Méx. Tomando como base cambios morfo-fisiológicos tales como días a floración (DF), altura de planta (AP), días a madurez (DM), periodo de llenado de grano (PLLG), rendimiento de grano (RG), tasa de llenado de grano (TLLG), índice de cosecha (IC), biomasa (BIO), peso de 1000 semillas (PMS), espigas por m² (EPM²), granos por m² (GPM²), granos por espiga (GPE), número de espiguillas por espiga (NEE) y longitud de espiga (LDE), se encontró que el mayor aumento de RG fue de 1 298 kg ha⁻¹ entre los ciclos de selección C0 y C2 y un avance genético promedio en los 14 ciclos de selección de 3.52 % (147.2 kg ha⁻¹ ciclo⁻¹). Entre los cambios morfo-fisiológicos destacan, particularmente en los ciclos avanzados de selección, un aumento (p≤0.05) en los caracteres PLLG, TLLG, IC, BIO, PMS, EPM², GPM², GPE y NEE; y disminución (p≤0.05) de DF, DM, AP y LDE. Las variedades testigo y las líneas derivadas del C14 presentaron los RG más altos (p≤0.05) y sin diferencias significativas entre las líneas de estos grupos. Además, en todas las líneas evaluadas y derivadas de todos los ciclos de selección, no se presentaron consecuencias de la andresterilidad; lo anterior indica que el gen Oly es un excelente facilitador del mejoramiento genético poblacional en trigo y permite al mejorador obtener una ganancia anual en rendimiento de grano, componentes del mismo y caracteres agronómicos asociados.

Palabras Clave: Triticum aestivum L., ciclo de selección, esterilidad masculina, MSFRS.

CHAPTER 1. GENETIC ADVANCE IN 14 CYCLES OF RECURRENT SELECTION IN

WHEAT USING THE MALE STERILITY DUE TO THE "OLY" MUTANT GENE

1.2. ABSTRACT

The "Oly" gene is a source of dominant male sterility, which has allowed the formation of diverse populations for population improvement in wheat (Triticum aestivum L.); such is the case of the Male-Sterility Oly Population of Broad Genetic Base called PANDOLY.PABG. In order to assess the efficiency of the "Oly" gene to facilitate recombination in each recurrent selection cycle and to form fertile lines, 10 F₅ lines randomly taken from each of the C0, C2, C4, C6, C8 C10, C12 and C14 cycles were evaluated plus 10 control varieties in a 9 x 10 lattice alpha design with two repetitions, and two planting dates during the Fall-Winter 2017-18 period in Roque, Gto. and in Montecillo, Mex. Based on morpho-physiological changes such as days to flowering (DF), plant height (AP), days to maturity (DM), grain filling period (PLLG), grain yield (RG), filling rate of grain (TLLG), harvest index (IC), biomass (BIO), weight of 1,000 seeds (PMS), spikes per m² (EPM²), grains per m² (GPM²), grains per spike (GPE), number of spikelets per spike (NEE) and spike length (LDE), it was found that the greatest increase in RG was 1,298 kg ha-1 between the C0 and C2 selection cycles and an average genetic advance of 3.52 % in the 14 selection cycles (147.2 kg ha-1 cycle-1). Among the morpho-physiological changes, particularly in advanced selection cycles, there is an increase (p<0.05) in the characters PLLG, TLLG, IC, BIO, PMS, EPM², GPM², GPE and NEE; and decrease (p≤0.05) of DF, DM, AP and LDE. The control varieties and the lines derived from C14 had the highest RG (p≤0.05) and without significant differences between the lines of these groups. In addition, in all the lines evaluated and derived from all the selection cycles, there were no consequences of male sterility; this indicates that the Oly gene is an excellent facilitator of population genetic improvement in wheat and allows the breeder to obtain an annual gain in grain yield, components thereof and associated agronomic characters.

Keywords: Triticum aestivum L., selection cycle, male sterility, MSFRS.

1.3. INTRODUCCIÓN

La selección recurrente es un proceso cíclico de selección-recombinación entre individuos sobresalientes, diseñada para acumular combinaciones de genes favorables, mantener la variabilidad genética y para obtener avances genéticos motivado por la sustitución de alelos favorables por los desfavorables de la población original (Ramya *et al.*, 2016). El cruzamiento de diverso germoplasma es un proceso simple, barato y continuo, lo que justifica la importancia de la selección recurrente en la obtención de nuevas líneas. Algunos de los beneficios son el rápido desarrollo de un ciclo de selección y la creación de un genotipo superior por la acumulación continua de alelos favorables de diversas variedades progenitoras, gracias a la facilidad de cruzamiento entre docenas de líneas progenitoras (Pang *et al.*, 2017) y a la ruptura de los bloques de ligamiento (Zhang *et al.*, 2015).

La selección recurrente no es común que se aplique en especies autógamas debido a la cantidad de mano de obra requerida para cruzar líneas seleccionadas (Zhang *et al.*, 2015). Sin embargo, existen varias fuentes efectivas para la inducción de la androesterilidad en trigo. Se reporta el uso de: i) agentes o productos químicos, que de acuerdo con el mecanismo de acción y dosis inducen esterilidad masculina, la ventaja en el empleo de este tipo de moléculas es que se induce simplemente rociando el producto químico; ii) androesterilidad citoplasmática que se basa en reordenamientos del ADN mitocondrial; iii) androesterilidad nuclear se basa en mutaciones en genes con codificación nuclear (Whitford, 2013).

Singh *et al.* (2015) reportan genes recesivos (*ms1 y ms5*) y dominantes (*ms2, ms3 y ms4*) que causan esterilidad masculina en trigo. La androesterilidad nuclear acrecienta la posibilidad de seleccionar las mejores líneas parentales a lo largo de la selección recurrente, el empleo de esta

fuente de esterilidad evita los efectos citoplásmicos negativos en el rendimiento, como es la restauración completa de la fertilidad. (Whitford, 2013).

Los mejoradores de plantas autógamas han buscado alternativas para practicar la selección recurrente con la misma eficiencia que se logra en las especies alógamas. Ramya *et al.* (2016) mediante selección recurrente reporta ganancias para rendimiento de grano de 17 %, realizando cruzas masivas en F₅ a partir de una cruza simple (HI 1500 x HUW 510). Una forma de aplicar esta metodología, de forma sencilla, es recurrir a una fuente de androesterilidad, Ramage (1977) denominó a la técnica de mejoramiento poblacional como "Male Sterility Facilitated Recurrent Selection" (MSFRS).

En México, Solís *et al.* (2002) y Villaseñor *et al.* (2002a) reportan avances genéticos para rendimiento de grano de 1.9 y 4.7 % por ciclo de MSFRS en trigo, respectivamente, además obtienen aumentos en la frecuencia de genotipos con alto rendimiento y resistencia a roya amarilla; ambas investigaciones usaron como fuente androestéril una población de Arizona, EUA que presenta deficiencia cromosómica y provee diferentes tipos de aneuploides (Villaseñor, 1996).

Villaseñor *et al.* (2014) llevaron a cabo radiación recurrente con CO⁶⁰ en la variedad Temporalera M87 durante dos años. En el año 2000 identificaron una planta completamente estéril, que mantenida en forma heterocigótica y cruzada con una planta fértil homocigótica recesiva, segrega en una proporción 1:1 (de plantas estériles y fértiles). En las pruebas de progenies que realizaron las plantas estériles y fértiles siempre lo fueron al 100 %. Por su condición homocigótica recesiva, las plantas fértiles ya no segregaron a estériles; por el contrario, las androestériles cruzadas con machos fértiles, siempre segregaron en una proporción 1:1. Además, reportaron que este gen dominante denominado *Oly* no está ligado con efectos deletéreos lo que podría facilitar la selección recurrente en trigo. Dicho gen *Oly* incorporado a través de retrocruzas a genotipos

elite (Villaseñor et al., 2015) ha permitido conformar diversas poblaciones; una de ellas es la Población Androestéril Dominante Olvde **Amplia** denominada Base Genética (PANDOLY.PABG) es una población recombinante que se generó con 20 progenitores del programa de trigo de secano (temporal) del INIFAP (Villaseñor et al., 2014; Villaseñor et al., 2015). También en Arroz, Pang et al. (2017) usaron un gen dominante androestéril (encontrado en una población F2 de la cruza entre SE21S x Basmati370 por el Instituto Sanming de Ciencias Agrícolas), que incorporado por retrocruzamiento al cultivar 'Jiafuzhan' (designado como "Jiabuyu") y usado como progenitor donador permitió convertir a 25 líneas para conformar una población básica androestéril.

El objetivo de este trabajo fue evaluar la eficiencia del uso de la androesterilidad debida al gen mutante *Oly* para facilitar la recombinación y su uso en la selección recurrente para incrementar el rendimiento de grano en la población PANDOLY.PABG y para facilitar la formación de líneas fértiles con características morfo-fisiológicas favorables.

1.4. MATERIALES Y MÉTODOS

De los ocho ciclos en estudio (ciclo original (C0), C2, C4, C6, C8, C10, C12 y C14) de 14 ciclos de selección recurrente que se han aplicado en la población PANDOLY.PABG, en la etapa de floración se etiquetaron 100 plantas fértiles F₃ y fueron cosechadas por separado; durante el periodo Otoño-Invierno 2016-17 se obtuvo semilla F₄ por cada ciclo en evaluación, de las cuales se seleccionaron 50 familias completamente al azar y fueron sembradas en dos surcos de 1.0 m de longitud en Chapingo, Texcoco, México durante el ciclo Primavera-Verano 2017 y se cosecharon en forma masiva, obteniendo semilla F₅. Posteriormente por cada ciclo de selección se tomaron al azar 10 familias F₅ para la evaluación del avance genético.

Las 80 familias (10 familias por ciclo de selección) más las variedades testigo Rebeca F2000, Tlaxcala F2000, Náhuatl F2000, Tacupeto F2001, Barcenas S2002, Urbina S2007, Nana F2007, Norteña F2007, Bourlaug 100 F2014 y Conatrigo F2015 (90 genotipos en total). Se evaluaron en un diseño alfa látice 9 x 10 con dos repeticiones, en dos fechas de siembra: 5 y 15 de diciembre en el periodo Otoño-Invierno 2017-2018 en Roque, Celaya, Guanajuato; y otras dos el 20 de diciembre y 19 de enero en Montecillo, Texcoco, México, ambos sitios en condiciones de riego normal. La unidad experimental (UE) consistió de cuatro surcos de 1.0 m de longitud, con distancia entre surcos de 0.30 m y una densidad de 120 kg ha⁻¹. La fertilización se aplicó al voleo en la siembra, a una dosis de 80N-40P-00K. Las malezas se controlaron oportunamente con Topik® 240EC (700 mL ha⁻¹) y Esteron® 47M (750 mL ha⁻¹); también se aplicó preventivamente Folicur® (500 mL ha⁻¹) para el control de roya lineal (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* W.). Además, en Montecillo, Tex., Méx. para evitar el daño que ocasionan las aves, los experimentos se cubrieron con malla anti-pájaros.

Los caracteres que se registraron por UE fueron: días a floración (DF), desde la siembra hasta que 50 % de las espigas estaban expuestas. La altura de planta (AP, cm) se midió a la madurez fisiológica del grano, desde la superficie del suelo hasta el ápice de la espiga; los días a madurez (DM), desde la siembra hasta que 50 % del pedúnculo se tornó amarillento; periodo de llenado de grano (PLLG) = DM - DF; rendimiento de grano (RG, kg ha⁻¹); tasa de llenado de grano (TLLG, kg día⁻¹) = RG/PLLG; índice de cosecha (IC, g) = RE/RB, donde RE = rendimiento de granos de 20 tallos por UE y RB = rendimiento biológico de 20 tallos por UE; biomasa (BIO, kg ha⁻¹) = (RG + RE/PU)/IC, donde PU = parcela útil en metros cuadrados; peso de 1 000 semillas (PMS); espigas por m² (EPM²) = BIO/RB; granos por m² (GPM²) = RG/(PMS/1000); granos por espiga (GPE), mediante el cociente GPM²/EPM²; espiguillas por espiga (NEE), número promedio de 10 espigas

por parcela; y longitud de espiga (LDE), número promedio de 10 espigas por parcela (Solís *et al.* 2002).

Se realizó un análisis de varianza combinado, con el paquete estadístico SAS 9.4 (2013), en el cual los factores de variación fueron los ambientes (combinación entre localidades y fechas de siembra), ciclos de selección y familias dentro de cada ciclo. Se realizó comparación de medias con la prueba Tukey con una confiabilidad de 0.05. El avance genético (AG) se estimó con la fórmula: $AG = (bi / X_{C0}) * 100$ (donde bi es el coeficiente de regresión lineal simple de la media de cada carácter entre el número de ciclos y X_{C0} es el promedio de cada carácter en el C0) (Benítez, 2001).

1.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se realizó un análisis estadístico completo; para los genotipos se detectaron diferencias significativas en ambientes, ciclos y familias para todos los caracteres, con excepción del IC en ambientes de evaluación (Cuadro 1.1 y 1.2). Los genotipos tuvieron un comportamiento semejante en ambientes; es decir, se acumuló una proporción similar de la relación grano-rastrojo a lo largo del ciclo de producción.

Cuadro 1.1 Cuadrados medios del análisis de varianza para días a floración (DF), madurez fisiológica (DM), altura de planta (AP), periodo de llenado de grano (PLLG), tasa de llenado de grano (TLLG), índice de cosecha (IC) y biomasa (BIO).

·	. •							
FV	GL	DF	DM	AP	PLLG	TLLG	IC	BIO
A	3	17127.2**	19986.5**	7688.1**	263.8**	363425.3**	0.0701	6993302383**
R(A)	4	30.2**	24.3**	115.3*	31.9**	15759.2**	0.0132**	257792753**
SB(A*R)	72	3.5	4.1	36.6906	6.0**	331.8	0.0011	9356721
C	8	209.8**	133.9**	3868.4**	61.4**	14941.0**	0.0705**	67865362**
A*C	24	12.7**	22.4**	53.5	18.1**	1254.7**	0.0016	13996029**
F	81	93.6**	107.3**	1285.2**	30.7**	2572.1**	0.0111**	23073409**
Error	527	4.4	5.5	35.5	6.0	426.5	0.0013	7279593
T	719							
CV (%)		2	2	6	5	19	9	20

FV = fuentes de variación; GL = grados de libertad; A = ambiente; R = repetición; SB = sub-bloque; C = ciclo; F = familia; T = total; CV = coeficiente de variación; ** = altamente significativo; * = significativo.

Cuadro 1.2. Cuadrados medios del análisis de varianza para rendimiento de grano (RG), peso de mil semillas (PMS), espigas por m² (EPM²), granos por m² (GPM²), granos por espiga (GPE), número de espiguillas por espiga (NEE) y longitud de espiga (LDE) componentes de rendimiento.

FV	GL	RG	PMS	EPM ²	GPM ²	GPE	NEE	LDE
A	3	889191626**	1235.4**	610339530**	507240193697**	2075.2*	152.9**	115.3**
R(A)	4	29688233**	10.5	19787433**	17451611448**	221.1**	4.1*	2.6**
SB(A*R)	72	799741	7.6	1167418	546202743	38.6	1.1	0.4
C	8	39822829**	229.5**	1921290*	22829444571**	1116.3**	8.6**	6.6**
A*C	24	3054992**	10.6*	1327778	1865273812.4**	28.2	2.3*	0.5
F	81	6250232**	107.2**	2166525**	5004583318**	210.1**	6.6**	3.8**
Error	527	958364	6.7	909539	704906157	41.1	1.2	0.46
T	719							
CV (%)		19	6	26	20	18	6	7

FV = fuentes de variación; GL = grados de libertad; A = ambiente; R = repetición; SB = sub-bloque; C = ciclo; F = familia; T = total; CV = coeficiente de variación; ** = altamente significativo; * = significativo.

Para los caracteres fisiológicos la comparación de medias muestra que C0 y C2 son los ciclos que tardaron más días en llegar a floración, mostrando diferencias con el resto de los ciclos, mientras que las VT y el C12 son los que registraron menos días (Cuadro 1.3). Para DM el C0 y C14 no presentan efecto diferente entre ellos, pero sí cuando se comparan con VT, C12 y C4, lo que significa que la selección para este carácter no presenta una relación lineal a lo largo de los ciclos de selección recurrente. En AP C10 presenta menor altura con una diferencia de 22.3 cm comparado con C0 (presentó la mayor altura), VT, C14 y C12 presentan diferencia significativa con C0 pero no entre ellas. Para PLLG, VT, C10 y C14 presentan el periodo más largo en comparación con C0 y C2. En TLLG se observa que VT presentan una diferencia y similitud estadística evidente con C0 y C14, respectivamente. En IC los ciclos avanzados (C10 - C12) y VT presentan valores similares entre ellos estadísticamente iguales pero diferente con C0.

El mayor aumento de RG es de 1 298 kg ha⁻¹ y se presenta entre los ciclos C0 y C2; en el C4 disminuye, pero a partir de C6 hasta C14 comienza a incrementar (Cuadro 1.4). Las VT y C14 presentan el rendimiento más alto y no presentan diferencia estadística. En los componentes de

rendimiento, en el carácter PMS, C12 tiene la media más alta incluso por encima de VT, es estadísticamente diferente del resto. El C14 y C0 no presentan una diferencia significativa para PMS, se puede decir que a lo largo del proceso de selección recurrente no presentan una tendencia clara. Para GPM², el C14 presenta el mayor número de granos seguido por VT y C10, el incremento en el rendimiento se relaciona con el aumento en GPM² y de EPM²; C0 presenta la menor cantidad de espigas y es estadísticamente diferente con VT y C14. Hay un incremento sustancial de GPE a lo largo de los ciclos, y es diferente al resto. El NEE y LDE no presentan una tendencia clara.

Cuadro 1.3. Comparación de medias entre ciclos y variedades testigo (VT) de los caracteres fisiológicos

С	DF	DM	AP	PLLG	TLLG	IC	BIO
C0	85.1 a	130.4 a	115.3 a	45.3 d	76.7 e	0.33 e	11016 c
C2	84.5 a	130.2 ab	107.0 b	45.7 dc	103.8 cd	0.38 cd	12679 b
C4	81.1 cd	126.9e	108.5 b	45.8 bdc	97.7 d	0.37 d	12399 b
C6	82.7 b	129.0 bc	97.6 d	46.3 bdc	105.7 cd	0.40 bc	12561 b
C8	81.4 c	128.4 cd	103.4 c	47.0 ab	105.9 cd	0.39 c	12976 ab
C10	81.8 bc	129.6 ab	93.0 e	47.7 a	111.8 bc	0.42 a	13032 ab
C12	80.4 de	127.0 e	98.9 d	46.6 abc	112.0 bc	0.41 ab	13110 ab
C14	82.6 b	130.3 a	97.9 d	47.7 a	121.7 ab	0.41 ab	14289 a
VT	80.1 e	127.8 de	96.2 d	47.8 a	122.7 a	0.43 a	14090 a

C = ciclo; DF = días a floración; DM = madurez fisiológica; AP = altura de planta; PLLG = periodo de llenado de grano; TLLG = tasa de llenado de grano; IC = índice de cosecha; y BIO = biomasa.

Cuadro 1.4. Comparación de medias entre ciclos y variedades testigo (VT) de los componentes de rendimiento

С	RG	PMS	EPM^2	GPM^2	GPE	NEE	LDE
C0	3510.6 f	40.5 c	3332 b	87777 e	27.9 d	17.9 ab	10.7 a
C2	4809.2 de	39.9 c	3621 ab	119411 cd	34.7 bc	18.2 a	10.6 ab
C4	4524.3 e	42.5 b	3583 ab	109243 d	31.8 c	17.1 c	9.9 e
C6	4964.5 cde	38.5 d	3640 ab	128935 bc	36.8 ab	17.9 ab	10.2 bcd
C8	4967.4 cde	39.4 cd	3725 ab	128200 bc	37.2 ab	17.7 ab	10.2 cde
C10	5360.2 bc	39.5 cd	3677 ab	135561 ab	39.2 a	17.7 ab	10.3 bc
C12	5259.1 cd	44.1 a	3397 ab	118888 cd	37.5 ab	17.9 ab	10.5 abc
C14	5799.0 ab	40.6 c	3818 a	142397 a	39.3 a	18.0 ab	10.3 bc
VT	5901.6 a	42.8 b	3831 a	138657 ab	37.8 ab	17.6 bc	9.9 de

C = ciclo; RG =rendimiento de grano; PMS= peso de mil semillas; EPM² = espigas por m²; GPM² = granos por m²; GPE = granos por espiga; NEE = número de espiguillas por espiga; y LDE = longitud de espiga.

El avance genético para los 14 ciclos en las variables DF, DM, AP y LDE es negativo, lo que significa que hay una disminución en la expresión de las variables a través del proceso de selección recurrente. La disminución de estos caracteres es en las siguientes proporciones 0.26, 0.04, 1.05 y 1.64 % por ciclo de selección, respectivamente. El avance en el resto de las variables es positivo, lo que indica que se incrementan (Cuadro 1.5). El RG tiene el mayor incremento porcentual, de 3.52 % (147.2 kg ha⁻¹) por ciclo; es decir, 7.04 % anual; porcentaje superior a lo reportados por Paquini *et al.* (2016) en México y por Balota *et al.* (2017) en EUA; donde se logran ganancias anuales de 1.21 % (41.77 kg ha-1) y 1.11 % (46.7 kg ha⁻¹), respectivamente. A nivel global, Crespo-Herrera *et al.* (2017) midieron las ganancias en mega ambientes (bajo condiciones óptimas de riego) y repartan aumentos de 0.72 % (46.65 kg ha⁻¹). Lo anterior indica que la MSFRS es un excelente método de mejoramiento genético poblacional en trigo logrando una mayor efectividad en ganancia de rendimiento de grano y compite con los métodos tradicionales de

fitomejoramiento del cultivo, tornándose como alternativa para lograr un mayor aumento anual en rendimiento.

Las variables fisiológicas y los componentes de rendimiento más relacionados con el aumento del rendimiento, de acuerdo con el avance genético expresado son IC, TLLG, GPE y GPM² (Cuadro 1.5). PMS no explica el aumento en rendimiento ya que no presenta una relación lineal (R² = 0.047). En la Figura 1.1 se observa la regresión lineal para las variables RG, GPM², GPE, TLLG e IC obtenida por las medias por cada ciclo (C0 a C14), además se comparan con la media de testigos (MT) y la media del cultivar Nana F2007. Lo anterior se debe a que la población PANDOLY a lo largo de los 14 ciclos de selección sólo ha derivado variedades para secano (temporal), como ejemplo Valles F2015 (Villaseñor *et al.*, 2018). Se observa que para RG y TLLG la media de C14 no supera a MT y Nana F2007 (Figura 1.1A y 1.1C), mientras que para los componentes de rendimiento GPM² y GPE esta población fue superior (Figura 1.1B y 1.1D).

Cuadro 1.5. Porcentaje de avance genético (\Delta AG) por ciclo (C) y anual de los caracteres fisiológicos y componentes de rendimiento después de 14 ciclos de selección recurrente.

C0	bi	R^2	R ² ajustada	ΔAG C ⁻¹	ΔAG año⁻
85.1	-0.22	0.4368	0.3429	-0.26	-0.52
130.4	-0.05	0.0354	-0.1253	-0.04	-0.08
115.3	-1.21*	0.6648	0.6090	-1.05	-2.10
45.3	0.16**	0.7945	0.7602	0.36	0.73
76.7	2.37**	0.7696	0.7312	3.09	6.19
0.33	0.0051**	0.7305	0.6855	1.53	3.06
11016.4	163.0**	0.7695	0.7311	1.48	2.96
3510.6	123.7**	0.7938	0.7595	3.52	7.05
40.5	0.0810	0.0470	-0.1118	0.20	0.40
3332.1	15.75	0.2259	0.0969	0.47	0.95
87777.0	2725.86*	0.6140	0.5497	3.11	6.21
27.9	0.69**	0.7414	0.6983	2.49	4.97
17.9	0.0048	0.0051	-0.1607	0.03	0.05
10.7	-0.0125	0.0572	-0.0999	-0.12	-0.23
	85.1 130.4 115.3 45.3 76.7 0.33 11016.4 3510.6 40.5 3332.1 87777.0 27.9 17.9	85.1 -0.22 130.4 -0.05 115.3 -1.21* 45.3 0.16** 76.7 2.37** 0.33 0.0051** 11016.4 163.0** 3510.6 123.7** 40.5 0.0810 3332.1 15.75 87777.0 2725.86* 27.9 0.69** 17.9 0.0048	85.1 -0.22 0.4368 130.4 -0.05 0.0354 115.3 -1.21* 0.6648 45.3 0.16** 0.7945 76.7 2.37** 0.7696 0.33 0.0051** 0.7305 11016.4 163.0** 0.7695 3510.6 123.7** 0.7938 40.5 0.0810 0.0470 3332.1 15.75 0.2259 87777.0 2725.86* 0.6140 27.9 0.69** 0.7414 17.9 0.0048 0.0051	85.1 -0.22 0.4368 0.3429 130.4 -0.05 0.0354 -0.1253 115.3 -1.21* 0.6648 0.6090 45.3 0.16** 0.7945 0.7602 76.7 2.37** 0.7696 0.7312 0.33 0.0051** 0.7305 0.6855 11016.4 163.0** 0.7695 0.7311 3510.6 123.7** 0.7938 0.7595 40.5 0.0810 0.0470 -0.1118 3332.1 15.75 0.2259 0.0969 87777.0 2725.86* 0.6140 0.5497 27.9 0.69** 0.7414 0.6983 17.9 0.0048 0.0051 -0.1607	85.1 -0.22 0.4368 0.3429 -0.26 130.4 -0.05 0.0354 -0.1253 -0.04 115.3 -1.21* 0.6648 0.6090 -1.05 45.3 0.16** 0.7945 0.7602 0.36 76.7 2.37** 0.7696 0.7312 3.09 0.33 0.0051** 0.7305 0.6855 1.53 11016.4 163.0** 0.7695 0.7311 1.48 3510.6 123.7** 0.7938 0.7595 3.52 40.5 0.0810 0.0470 -0.1118 0.20 3332.1 15.75 0.2259 0.0969 0.47 87777.0 2725.86* 0.6140 0.5497 3.11 27.9 0.69** 0.7414 0.6983 2.49 17.9 0.0048 0.0051 -0.1607 0.03

C0 = medias del ciclo original; bi = coeficiente de regresión lineal de la media de cada variable sobre el número de ciclos de selección; R^2 = coeficiente de determinación; DF = días a floración; DM = madurez fisiológica; AP = altura de planta; PLLG = periodo de llenado de grano; TLLG = tasa de llenado de grano; IC = índice de cosecha; BIO = biomasa; RG = rendimiento de grano; PMS = peso de mil semillas; EPM2 = espigas por m^2 ; GPM2 = granos por m^2 ; GPE = granos por espiga; NEE = número de espiguillas por espiga; LDE = longitud de espiga; ** = altamente significativo; * = significativo.

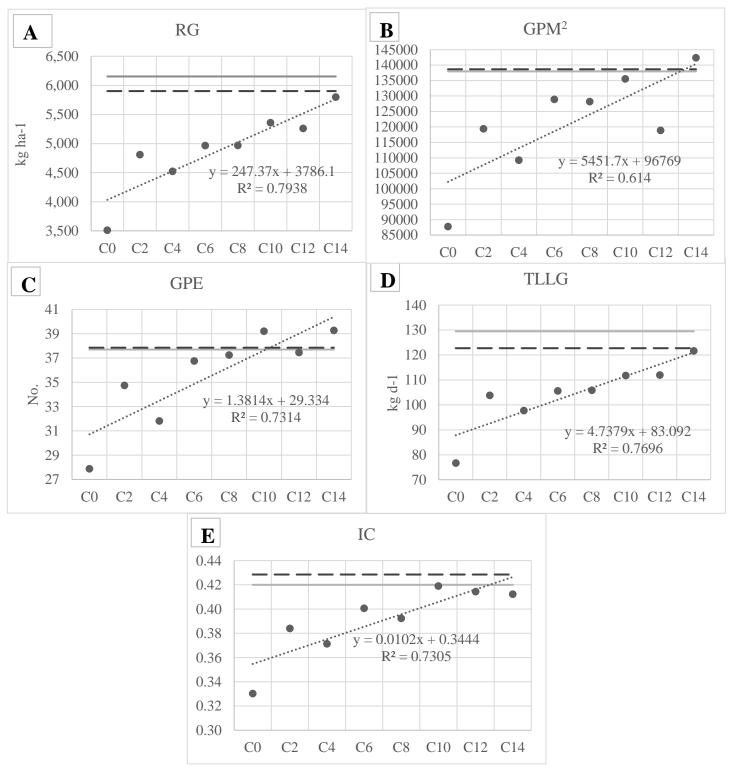


Figura 1.1 Regresión lineal del avance genético de rendimiento de grano (RG), granos por m² (GPM²), granos por espiga (GPE), tasa de llenado de grano (TLLG) e índice de cosecha

(IC) comparado con la media de testigos (línea punteada) y la media del testigo Nana F2007 (línea continua).

En el análisis general se compara el comportamiento de los 90 genotipos en los diferentes ambientes, la frecuencia de líneas con mejores características que MT y Nana F2007 son importantes porque se espera un número mayor de líneas representantes de los ciclos avanzados y uno menor de los iniciales. Para RG hay ocho líneas (Cuadro 1.6) con valores mayores al mejor testigo de temporal, de las cuales 37.5 % corresponden al C14 seguido por el C2 con 25 %, mientras que de C0 y C4 no hay líneas. Los ciclos C0, C4, C6 y C14 presentan el mismo porcentaje (16.7 %) de frecuencia de líneas intermedias (LI); es decir, aquéllas que fueron superiores a la media de los testigos, pero inferiores a Nana F2007; dentro de este grupo las líneas de C10 conforman 33.5 %.

Para los componentes de rendimiento EPM² de las 30 líneas que superan a Nana F2007 (LS) 20 % corresponde al C14, seguido por el C8 y C10 con 16.7 %. En LI solo hay dos líneas de C4 y C12. En GPM² son 28 LS, el mayor porcentaje es para C10 con 21.4 %, además, la única LI también pertenece a este ciclo; en segundo lugar, C6 y C14, ambos con 17.9 % (Cuadro 2. 6). Para el componente GPE ocho (20 %) de las 40 LS son de C10, enseguida C6, C8, C12 y C14 tienen el mismo número de líneas que representan 15 % cada uno; es importante mencionar que no hay LI para GPE.

Para LDE fue el componente con mayor LI (33) y LS (18), el máximo de líneas por ciclo fue de 5 y 4, respectivamente, lo que indica que este carácter no es tomado en cuenta al momento de la selección. Lo anterior también se observa en NEE, ya que a pesar de tener el mayor número de LS (58) en comparación con el resto de los componentes de rendimiento, el máximo porcentaje es de 17.2 %, correspondientes al C2, pero la diferencia entre el número de líneas de cada ciclo es

poca. En PMS se encuentran 17 LS y C12 cuenta con el mayor porcentaje (29.4 %) pero de C14 no hay ninguna línea que supere a Nana F2007. En el caso de las líneas intermedias, C12 estuvo representado por 44 % del total. Cabe señalar que tres de las 17 LS pertenecen a C0 y con una en LI (Cuadro 1.6); es decir, cuatro líneas representantes de C0 superan a MT.

Cuadro 1.6. Número de líneas superiores al testigo Nana F2007 y a la media de testigos para rendimiento de grano (RG) y componentes de rendimiento.

	RG	PMS	EPM^2	GPM^2	GPE	NEE	LDE
-			Líneas Su	uperiores a Na	na F2007		
C0	0	3	3	1	1	8	4
C2	2	1	4	4	4	10	2
C4	0	3	3	2	3	4	1
C6	1	1	3	5	6	7	1
C8	0	2	5	4	6	7	2
C10	1	2	5	6	8	5	3
C12	1	5	1	1	6	8	3
C14	3	0	6	5	6	9	2
VT	3	5	3	5	4	6	0
T	11	22	33	33	44	64	18
			Líneas super	riores a la med	ia de testigo	S	
C0	1	1	0	0	0	2	5
C2	0	0	0	0	0	3	5
C4	1	1	1	0	0	1	3
C6	1	0	0	0	0	1	6
C8	0	1	0	0	0	1	3
C10	2	1	0	1	0	1	2
C12	0	4	1	0	0	2	4
C14	1	1	0	0	0	1	5
VT	1	2	2	0	0	3	3
T	7	11	4	1	0	15	36

GPE = granos por espiga; NEE = número de espiguillas por espiga; LDE = longitud de espiga; PMS = peso de mil semillas; EPM² = espigas por m²; GPM² = granos por m²; VT = Variedades testigo y T = Total.

1.6. CONCLUSIONES

La esterilidad masculina debida al gen mutante *Oly* para facilitar la selección recurrente fue eficiente para incrementar el rendimiento de grano en 3.52 % (147.2 kg ha⁻¹ ciclo⁻¹) con un total acumulado, a lo largo de los 14 ciclos de selección (7 años) de 49.3 % (2 060.8 kg ha¹) logrados por el incremento de granos por espiga y granos por metro cuadrado.

Los componentes de rendimiento con mayor beneficio por la selección recurrente fueron granos por espiga y granos por metro cuadrado, con incrementos por ciclo de selección 2.49 y 3.11 %, respectivamente. Mientras que los fisiológicos fueron índice de cosecha y tasa de llenado de grano, con incrementos de 1.53 y 3.09 %, respectivamente.

1.7. BIBLIOGRAFÍA

- Balota, M., A. J. Green, C. A. Griffey, R. Pitman, and W. Thomason. 2017. Genetic gains for physiological traits associated with yield in soft red winter wheat in the Eastern United States from 1919 to 2009. European Journal of Agronomy 84: 76-83.
- Benítez R., I. 2001. Comportamiento de líneas de trigo derivadas de poblaciones mejoradas por selección recurrente. Revista Fitotecnia Mexicana 24(1): 63-70.
- Crespo-Herrera, L. A., J. Crossa, J. Huerta-Espino, E. Autrique, S. Mondal, G. Velu, M. Vargas, H. J. Braunand and R. P. Singh. 2017. Genetic yield gains in CIMMYT's international elite spring wheat yield trials by modeling the genotype × environment interaction. Crop Science 57(2): 789-801.
- Pang, Y., K. Chen, X. Wang, J. Xu, J. Ali, and Z Li. 2017. Recurrent selection breeding by dominant male sterility for multiple abiotic stresses tolerant rice cultivars. Euphytica 213(12): 1–13. https://doi.org/10.1007/s10681-017-2055-5

- Paquini-Rodríguez, S. L., I. Benítez-Riquelme, H. E. Villaseñor-Mir, A. Muñoz-Orozco, y H. Vaquera-Huerta. 2016. Incremento en el rendimiento y sus componentes bajo riego restringido de variedades mexicanas de trigo. Revista Fitotecnia Mexicana 39(4): 367–378.
- Ramage, R. T. 1977. Varietal improvement of wheat through male sterile facilitated recurrent selection. Technical Bulletin-Asian and the Pacific Council. Food and Fertilizer Technology Center (ASPAC/FFTC).
- Ramya, P., G. P. Singh, N. Jain, P. K. Singh, M. K. Pandey, K. Sharma, A. Kumar, Harikrishna and K. V. Prabhu. 2016. Effect of recurrent selection on drought tolerance and related morphophysiological traits in bread wheat. PloS one 11(6): 1-17-e0156869. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156869.
- SAS Institute Inc. (2013). SAS® 9.4 Statements: Reference. Cary, NC: SAS Institute Inc
- Singh, S. P., R. Srivastava and J. Kumar. 2015. Male sterility systems in wheat and opportunities for hybrid wheat development. Acta Physiologiae Plantarum 37(1):1-13. https://doi.org/10.1007/s11738-014-1713-7
- Solís M., E., H. E. Villaseñor M., J. Molina G., E. Espitia R., T. Cervantes S., y A. Martínez G. 2002. Selección masal visual recurrente para rendimiento de grano en una población androdroestéril de trigo harinero. Agrociencia 36(2): 191-200.
- Villaseñor M., H. E., 1996. Selección recurrente en una población de trigo de apareamiento aleatorio mediante el uso de la androesterilidad. Tesis de Doctorado en Ciencias. IREGEP. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 196 p.
- Villaseñor M., H., F. Castillo G., S. Rajaram, E. Espitia R., y J. Molina G. 2002. Selección recurrente para rendimiento de grano en una población androestéril de trigo. Agricultura Técnica en México 28(1): 43-52.

- Villaseñor M., H. E., J. Huerta E., E. Espitia R., R. Hortelano S, M. F. Rodríguez G., y E. Martínez C.
 2014. Genética y estabilidad del mutante androestéril dominante de trigo "Oly", Revista
 Mexicana Ciencias Agrícolas 8:1509-1515.
- Villaseñor M. H. E., R. Hortelano S. R., E. Martínez C., J. Huerta E., E. García L., y E. Espitia R. E. 2015. Uso de la androesterilidad genética masculina en la reconversión de genotipos para realizar selección recurrente en trigo. Revista Mexicana Ciencias Agrícolas 11: 2177-2182.
- Villaseñor M., H., J. Huerta E., R. Hortelano S. R., E. Martínez C., E. Espitia R., E. Solís M., L. Osorio
 A., y M. Rodríguez G. 2018. Valles F2015: nueva variedad de trigo para siembras de temporal
 en México. Revista Mexicana Ciencias Agrícolas 9(6): 1315-1321.
 https://doi.org/https://doi.org/10.29312/remexca.v9i6.1592.
- Whitford, R., D. Fleury, J. C. Reif, M. Garcia, T. Okada, V. Korzun, and P. Langridge. 2013. Hybrid breeding in wheat: technologies to improve hybrid wheat seed production. Journal of Experimental Botany 64(18): 5411–5428. https://doi.org/10.1093/jxb/ert333.
- Zhang, L., R. A. Richards, A. G. Condon, D. C. Liu, and G. J. Rebetzke. 2015. Recurrent selection for wider seedling leaves increases early biomass and leaf area in wheat (*Triticum aestivum* L.).

 Journal of Experimental Botany 66(5): 1215–1226. https://doi.org/10.1093/jxb/eru468.

CAPÍTULO 2. PARÁMETROS GENÉTICOS Y RESPUESTA A 14 CICLOS DE SELECCIÓN EN LA POBLACIÓN PANDOLY.PABG DE TRIGO

Huizar Leonardo Díaz-Ceniceros¹; Héctor Eduardo Villaseñor-Mir²; Ignacio Benítez-Riquelme¹; Ma. del Carmen Mendoza-Castillo¹.

¹Postgrado en Recursos Genéticos y Productividad-Genética, Campus Montecillo, Colegio de Postgraduados. km 36.5 Carretera México-Texcoco. 56230, Montecillo, Texcoco, Edo. de México. Tel. 01 (595) 9520200 Ext. 1524. ²Campo Experimental Valle de México, INIFAP. Carretera Los Reyes-Texcoco km 13.5, Coatlinchán, Texcoco, Estado de México. C. P. 56250 Tel. 01 595 9212715.

2.1. RESUMEN

El mejoramiento genético en las especies autógamas se ha efectuado mediante métodos de selección recurrente que implican reducida variabilidad y amplios lapsos de tiempo entre cada ciclo de selección y recombinación, mientras los que en las especies alógamas se involucran altos niveles de variación en cada ciclo de selección y tiempos cortos en cada ciclo de recombinación. Se estimaron los parámetros genéticos de ocho de 14 ciclos en la población Androestéril Dominante Oly de Amplia Base Genética de trigo (Triticum aestivum L.) para obtener información sobre la variación genética y heredabilidad. En la etapa de floración se etiquetaron 100 plantas con competencia completa de cada ciclo y se registraron los días a floración (DF) y días a madurez fisiológica (DM), tasa de llenado de grano (TLLG), altura (AP), rendimiento de grano por planta (RP), rastrojo (PAJA), índice de cosecha (IC), peso de 100 semillas (P100S), número de espigas por planta (NEP) y número de espiguillas por espiga (NEE). Los ciclos de selección se distribuyeron en tres ambientes con un diseño completamente al azar. La varianza aditiva ($\sigma^2 A$) fluctuó de 25.1 a 30.3 DF, 29.2 a 35.3 DM, 0.02 a 0.03 TLLG, 537 a 627 AP, 65.5 a 76.1 RP, 1,162 a 1,350 BIOP, 0.027 a 0.033 IC, 0.57 a 0.62 P100S, 10.9 a 14.1 NEP y 5.1 a 5.4 NEE. El grado promedio de dominancia (GPD) fue menor a la unidad para todos los caracteres, lo que indica la presencia de dominancia parcial. Los valores estimados de heredabilidad (h²) variaron de 0.20 a 0.41, donde el menor correspondió a NEP y el mayor a IC. La respuesta a la selección se extendió desde -21.98 a 20.4 % para BIOP e IC. Los resultados de h² y coeficiente de variación aditiva (CVA) indican que el rendimiento de grano por planta (RP), índice de cosecha (IC) y número de espigas por planta (NEP) podrían ser la base del programa de mejoramiento genético.

Palabas Clave: *Triticum aestivum* L., alelo dominante, avance genético, componentes de varianza, esterilidad masculina, heredabilidad.

CHAPTER 2. GENETIC PARAMETERS AND RESPONSE TO 14 SELECTION CYCLES IN WHEAT PANDOLY.PABG POPULATION

2.2. ABSTRACT

The genetic improvement in autogamous has been carried out through recurrent selection schemes that are characterized by their reduced variability and wide lapses between selection cycles, which makes it a less efficient population improvement methodology than those applied in allogamous species. The genetic parameters of eight out of 14 cycles were estimated in the dominant male sterility population "Oly" of wheat (Triticum aestivum L.) to obtain information on genetic variation and heritability. 100 plants of each cycle in flowering stage were labeled with complete competition and days at flowering (DF) and physiological maturity (DM), grain filling rate (TLLG), height (AP), grain yield per plant (RP), stubble (PAJA), harvest index (IC), weight of 100 seeds (P100S), number of spikes per plant (NEP) and number of spikelets per spike (NEE) were recorded. The selection cycles were distributed in three environments with a completely random design. The additive variance ($\sigma^2 A$) ranged from 25.1 to 30.3 in DF, 29.2 to 35.3 in DM, 0.02 to 0.03 in TLLG, 537 to 627 in AP, 65.5 to 76.1 in RP, 1.162 to 1.350 in BIOP, 0.027 to 0.033 in IC, 0.57 to 0.62 in P100S, 10.9 a 14.1 in NEP and 5.1 to 5.4 in NEE. The average degree of dominance (GPD) was less than a unit for all the characters, indicating the presence of partial dominance. The estimated values of heritability (h²) ranged from 0.20 to 0.41, where the lowest corresponded to NEP and the highest to IC. The response to the selection (RS) ranged from -21.98 to 20.4% for PAJA and IC. The results of h² and coefficient of additive variation (CVA) indicate that the yield of grain per plant (RP), harvest index (IC) and number of ears per plant (NEP) could be the basis of the breeding program.

Key Words: *Triticum aestivum* L., dominant allele, genetic advance, variance components, male sterility, heritability.

2.3. INTRODUCCIÓN

El mejoramiento genético de trigo (*Triticum aestivum* L.) mediante selección recurrente que se aplica en México es de los más exitosos en el mundo, aunque se considera que a futuro se llegará a los límites genéticos de esta especie (Villaseñor *et al.*, 2002 a), pues desde la década de los sesentas (Villaseñor *et al.*, 2002 b) las ganancias en rendimiento de grano han disminuido en las nuevas variedades de trigo (Solís *et al.*, 2002).

El mejoramiento genético en las especies autógamas se ha efectuado mediante métodos de selección recurrente que implican reducida variabilidad y amplios lapsos de tiempo entre cada ciclo de selección y recombinación, mientras los que en las especies alógamas se involucran altos niveles de variación en cada ciclo de selección y tiempos cortos en cada ciclo de recombinación (Villaseñor, 1996); desde este punto de vista, las oportunidades de recombinación en cada ciclo de selección y recombinación pone en desventaja el mejoramiento genético de las autógamas frente a las alógamas. Al respecto, la variedad de trigo Cirno C2008 se originó de la selección en poblaciones segregantes a partir de cruzas simples y su identificación como línea sobresaliente (F7) tardó 4 años (Figueroa *et al.*, 2010); en contraste, la variedad Valles F2015 se derivó mediante selección recurrente con el uso de androesterilidad y selección de familias masivas para obtener la línea uniforme (F7) en un periodo de 2 años (Villaseñor *et al.*, 2018). Las diferencias de las técnicas de mejoramiento en lo económico, lo práctico y en reducción de tiempo que se requiere para realizar un ciclo de selección, son evidentes (Villaseñor *et al.*, 2002 b).

Si bien la utilización de la androesterilidad puede aplicarse en trigo, es deseable que la fuente genética de esterilidad no esté ligada a efectos deletéreos, y de preferencia sea atribuida a un gen simple dominante y que su incorporación a germoplasma élite base sea efectiva (Villaseñor *et al.*, 2002 b).

En el programa de mejoramiento genético de trigo en el Campo Experimental Valle de México del INIFAP se utiliza un mutante androestéril dominante denominado "Oly" (Villaseñor et al., 2014), que se ha incorporado a 68 genotipos élite y ha permitido conformar diversas poblaciones (Villaseñor et al., 2015). La Población Androestéril Dominante Oly de Amplia Base Genética (PANDOLY.PABG) es una población recombinante que se generó con 20 progenitores del programa de trigo de secano (temporal) del INIFAP. El método de mejoramiento que se empleó fue la selección masal con selección de plantas hembras. El C0 se conformó con la semilla del compuesto balanceado F2 como lo describe Villaseñor (1996); el tamaño de la población fue de 10 000 plantas y durante la floración se seleccionó el 5 % de las plantas androestériles (plantas hembra) que se dejaron a libre apareamiento; esas plantas recombinantes se cosecharon masivamente, generándose catorce ciclos de recombinación (Villaseñor et al., 2018).

En los programas de mejoramiento genético, la estimación de parámetros genéticos en poblaciones segregantes proporciona información sobre la variación genética y su heredabilidad, lo que permite esclarecer y diseñar estrategias para identificar líneas élite (Rebolloza *et al.*, 2016; Melendres *et al.*, 2018). Es deseable que se obtengan ganancias en los caracteres de interés antropocéntrico a medida que se aumentan los ciclos de selección, pero sin disminuir la variabilidad genética y la heredabilidad en cada ciclo de selección.

El objetivo del presente estudio fue estimar los parámetros genéticos de 14 ciclos de selección recurrente de la población PANDOLY.PABG de caracteres morfo-fisiológicos y su relación fenotípica con el avance en rendimiento.

2.4. MATERIALES Y MÉTODOS

De los 14 ciclos de selección recurrente (C1 a C14) que se han aplicado en la población PANDOLY.PABG, se utilizó semilla remanente cosechada de plantas fértiles del ciclo original (C0) y de los ciclos C2, C4, C6, C8, C10, C12 y C14.

Se establecieron tres experimentos con la semilla remanente de cada ciclo. El primero durante el ciclo Otoño-Invierno 2016-2017 en Chapingo, Texcoco, México en condiciones de riego; el segundo durante el ciclo Primavera-Verano 2017 en Chapingo y el tercero en este mismo ciclo pero en Santa Lucía, Texcoco, México; ambos en condiciones de secano. La unidad experimental consistió de cuatro surcos de 8 m de longitud, con distancia entre surcos de 0.30 m y densidad de 10 plantas por metro lineal. La fertilización se aplicó al voleo en la siembra, a una dosis de 80N-40P-00K. Las malezas se controlaron oportunamente con Topik® 240EC (700 mL ha⁻¹), Esteron® 47M (750 mL ha⁻¹); también se aplicó preventivamente Folicur® (500 mL ha⁻¹) para el control de roya lineal amarilla (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* W.). Además, para evitar el daño que ocasionan las aves, cada experimento se cubrió con malla anti-pájaros.

En la etapa de floración se etiquetaron 100 plantas con competencia completa en las que se registraron los días a floración (DF), desde la siembra hasta que 50 % de las espigas estaban expuestas. A la madurez fisiológica del grano, en esas plantas se midió la altura (AP, cm) desde la superficie del suelo hasta el ápice de la espiga; los días a madurez (DM) desde la siembra hasta que 50 % del pedúnculo se tornó amarillento; el número de espigas por planta (NEP); el número de espiguillas por espiga (NEE); el rendimiento de grano por planta (RGP, g); el peso de 100 semillas (P100S, g); la tasa de llenado de grano (TLLG, g día-1) = RGP/(DM-DF); el índice de cosecha (IC) = REP/RBP, donde REP = rendimiento de grano por planta (g planta-1) y RBP = rendimiento biológico (g planta-1); y biomasa por planta (BIOP) = RBP-REP.

La estimación de los componentes de varianza genética se basó en el Diseño de Familias de Medios Hermanos Maternos (Sahagún-Castellanos, 2000). Se realizó un análisis de varianza combinado, en el cual los factores de variación fueron los ambientes (repeticiones), los ciclos de selección y las plantas dentro de cada ciclo. Los ciclos de selección se distribuyeron en cada ambiente con base en un diseño completamente al azar; se aplicó el paquete estadístico SAS 9.0 (2002), con base en el modelo:

$$Y_{ijk} = \mu + A_i + C_j + P/C_k + E_{ij} + W_{ijk}$$

Dónde: Y_{ijk} = variable respuesta, μ = media; A_i = efecto del i-ésimo ambiente; C_j = efecto del j-ésimo ciclo; P/C_k = efecto de la k-ésima planta dentro del ciclo; E_{ij} = error inter-parcelar correspondiente al j-ésimo ciclo y al i-ésimo ambiente; y W_{ijk} = error intra-parcelar correspondiente a la observación de la planta k en el ciclo j del ambiente.

El cuadrado medio de población se tomó como la varianza fenotípica que se utilizó para analizar la variabilidad genética a través de los ciclos de selección (Cuadro 2.1).

Cuadro 2.1. Análisis de varianza que considera ambientes como repeticiones (A), ciclos (C) y plantas dentro de ciclo (P/C0-14).

FV		GL	CM	E(CM)				
A		(a-1)						
C		(c-1)	M1	σ^2 W/n+ σ^2 BE+a σ^2 BG				
	P/C0	(n-1)	M2	σ^2 WG				
	P/C2	(n-1)	M3	$\sigma^2 WG$				
	P/C4	(n-1)	M4	$\sigma^2 WG$				
	P/C6	(n-1)	M5	$\sigma^2 WG$				
	P/C8	(n-1)	M6	$\sigma^2 WG$				
	P/C10	(n-1)	M7	$\sigma^2 WG$				
	P/C12	(n-1)	M8	$\sigma^2 WG$				
	P/C14	(n-1)	M9	σ^2WG				
	*Ei	(a-1)(n-1)	M10	$\sigma^2WG+n\sigma^2WE$				
Er		Dif.	M11	$\sigma^2 W/n + \sigma^2 BE$				
T		acn-1						

FV = fuentes de variación; GL = grados de libertad; CM = cuadrados medios; M_{1-11} = cuadrado medio; E(CM) = esperanzas de los cuadrados medios; Ei = Error intra-parcelar, Er = Error inter-parcelar; T = total; a = 3; c = 8; n = 100 y * = promedio de análisis individuales para cada carácter.

La varianza fenotípica ($\sigma^2 F$) se compone de la varianza genética entre ciclos ($\sigma^2 BG$), la varianza ambiental entre ciclos ($\sigma^2 BE$), la varianza genética dentro de ciclos ($\sigma^2 WG$) y la varianza ambiental dentro de ciclos ($\sigma^2 WE$) (Márquez, 1985) y se representó con el siguiente modelo:

$$\sigma^2 F = \sigma^2 BG + \sigma^2 BE + \sigma^2 WG + \sigma^2 WE$$

La varianza genética total (σ^2GT) es la suma de la $\sigma^2BG + \sigma^2WG$ (Márquez, 1988); donde $\sigma^2BG = [(M_1 - M_{11})/a] \ y \ \sigma^2WG = M_{(2-9)} - [(M_{(2-9)} - M_{10})/n] \ para cada ciclo de selección.$

Los parámetros genéticos que se calcularon fueron: a) varianza aditiva ($\sigma^2 A$); b) varianza de dominancia ($\sigma^2 D$); c) coeficiente de variación genética aditiva (CVA) = $\sigma A/\mu$ (donde σA es la desviación estándar y μ es la media del carácter); d) grado promedio de dominancia (GPD) = (2 $\sigma^2 D/\sigma^2 A)^{1/2}$; e) heredabilidad en sentido estricto (h^2) = $\sigma^2 A/\sigma^2 F$; f) respuesta a la selección (RS) = (bi/X_{C0})*100 (donde bi es el coeficiente de regresión lineal simple de la media de cada carácter entre el número de ciclos y X_{C0} es el promedio de cada carácter en el C0 (Benítez, 2001)). La evaluación se realizó en poblaciones equivalentes a una generación F3 por el nivel de homocigosis (Villaseñor *et al.*, 2018); por lo tanto, las proporciones correspondientes son 1/2 de $\sigma^2 A$ y 1/16 de $\sigma^2 D$ de la $\sigma^2 BG$; así mismo son de 1/4 de $\sigma^2 A$ y 1/8 de $\sigma^2 D$ de la $\sigma^2 WG$ para esta generación (Márquez, 1988).

2.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Para las fuentes de variación ambiente (A) y ciclos (C) hubo diferencias altamente significativas para todos los caracteres (Cuadro 2.2). La variabilidad genética entre poblaciones refleja el parentesco fenotípico y genotípico. La σ^2F tiene origen en la σ^2G más la varianza ambiental, ambas entre y dentro de ciclos.

Cuadro 2.2. Cuadrados medios del análisis de varianza para días a floración (DF), madurez fisiológica (DM), tasa de llenado de grano (TLLG), altura de planta (AP), rendimiento de grano por planta (RGP), biomasa por planta (BIOP), índice de cosecha (IC), peso de 100 semillas (P100S), número de espigas por planta (NEP) y número de espiguillas por espiga (NEE).

FV	GL	DF	DM	TLLG	AP	RGP	BIOP	IC	P100S	NEP	NEE
A	2	78875.83**	69715.17**	0.4863**	34780.34**	2023.3**	3392.65**	0.4543**	119.92**	4354.46**	846.73**
C	7	150.53**	170.04**	0.1424**	3350.37**	379.1**	7175.05**	0.1657**	3.37**	60.65**	29.81**
Er	2399	18.68	23.60	0.03380	267.82	80.1	516.40	0.00870	0.398	22.39	4.23
CV	(%)	6	4	55	21	56	63	29	16	42	12

FV = fuentes de variación; GL = grados de libertad; Er = Error inter-parcelar; CV = coeficiente de variación; ** = altamente significativo.

Al seleccionar plantas individuales con características deseables y con el control de un solo progenitor (femenino), la respuesta por ciclo en la población PANDOLY para DF, DM y AP presenta una correlación lineal negativa y significativa ($R^2 = 0.42$, $R^2 = 0.34$, $R^2 = 0.76$ respectivamente) lo que se reflejó en la disminución de 1.32 días a antesis, 1.26 días a la madurez fisiológica y 8.45 cm de altura después de 14 ciclos de mejoramiento (Figura 2.1 A, 2.1B y 2.1D).

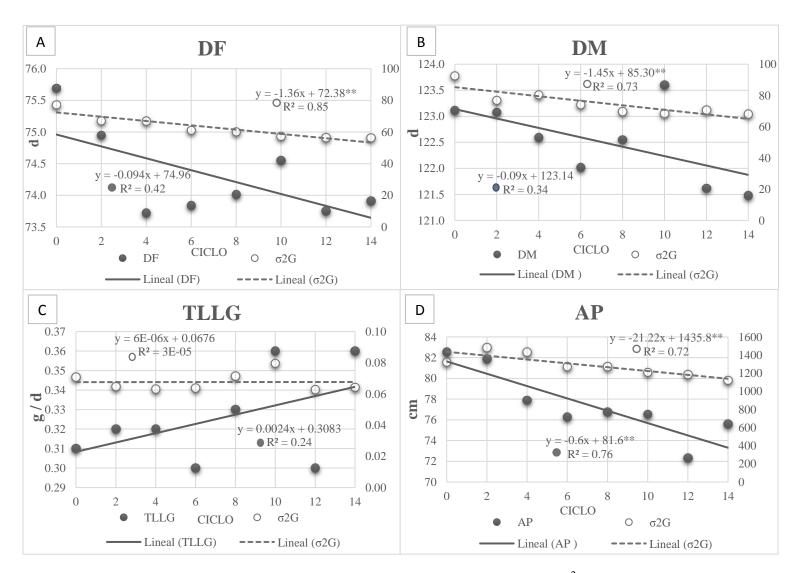


Figura 2.1 Respuesta a la selección (línea continua) y varianza genética (σ²G) (línea punteada) a través de los ciclos de selección para días a floración (DF), madurez fisiológica (DM), tasa de llenado de grano (TLLG) y altura de planta (AP).

La TLLG presentó una correlación lineal positiva con incremento en biomasa de grano de 2.4 mg.d⁻¹ por planta ($R^2 = 0.24$) por ciclo de selección; es decir, se consiguió acumular 33.6 mg d⁻¹ más en el C14 que en el C0 (Figura 2.1C); además, para este carácter, $\sigma^2 G$ no presenta una relación lineal ($R^2 = 0.0003$), se mantuvo la variabilidad genética durante los ciclos de selección, a diferencia de DF, DM y AP que en $\sigma^2 G$ presentan correlación lineal negativa ($R^2 = 0.85$, $R^2 = 0.73$ y $R^2 = 0.72$, respectivamente) (Figura 2.1), lo que significa que efectivamente la variabilidad genética está decreciendo.

El IC muestra una respuesta positiva y significativa, con avance por ciclo de 0.059 (Figura 2.2 C), que se explica por la disminución de la BIOP ($R^2 = 0.42$) y por el aumento de RP y P100S con una relación lineal positiva ($R^2 = 0.21$ y $R^2 = 0.24$, respectivamente) (Figura 2.2A, 2.2B y 2.2D). En σ^2 G para PAJA la regresión lineal fue negativa ($R^2 = 0.56$) y para los caracteres RP, IC y RP no se encontró relación.

El NEP y el NEE presentan una relación lineal negativa ($R^2 = 0.16$ y $R^2 = 0.20$, respectivamente) se traduce con la reducción de la cantidad de 0.5 espigas y 0.4 espiguillas por planta a lo largo del proceso se selección recurrente (Figura 2.2E y 2.2F). Estos resultados indican que no se han modificado ambos caracteres y que se tendrá un efecto positivo si al momento de la selección se toman como factor para la elección de los individuos, sobre todo con NEE se obtendrían más granos por espiga o más longitud de la espiga; ambos caracteres se encuentran correlacionado con el rendimiento (Sowmya *et al.*, 2017 y Tanveer *et al.*, 2018). La σ^2 G para NEP presenta una relación lineal negativa ($R^2 = 0.36$), y para NEE no se halló relación alguna.

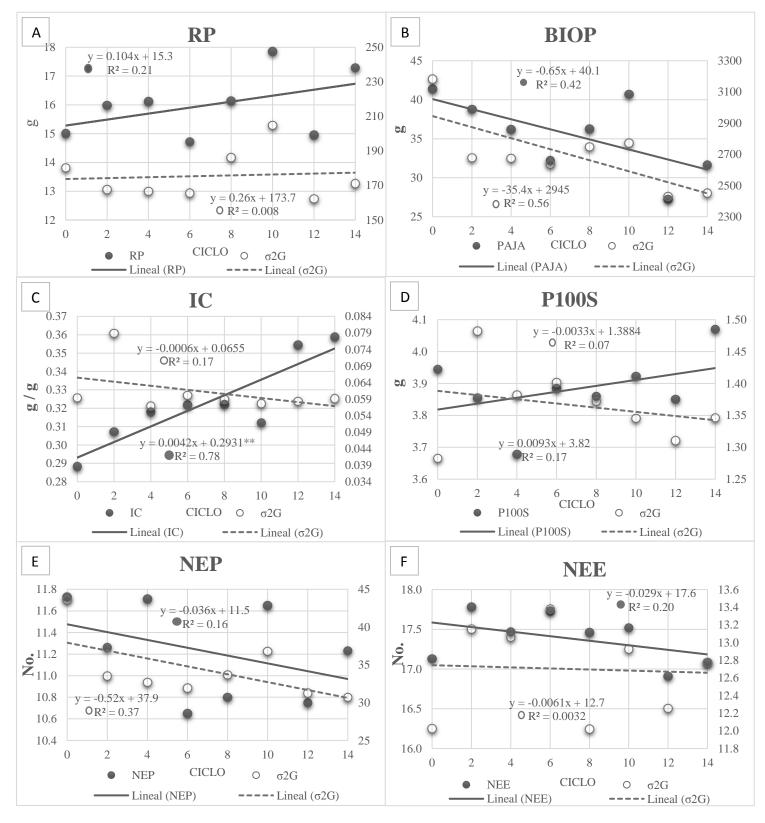


Figura 2.2 Respuesta a la selección (línea continua) y varianza genética (σ²G) (línea punteada) a través de ciclos para rendimiento de grano por planta (RP), biomasa por planta (BIOP),

índice de cosecha (IC), peso de 100 semillas (P100S), número de espigas por planta (NEP) y número de espiguillas por espiga (NEE).

Los valores de avance genético esperados para los diez caracteres de la población PANDOLY se expresan como porcentaje por año y después de 14 ciclos de selección recurrente (Cuadro 2.3). La respuesta a la selección fue negativa para DF, DM, AP, BIOP, NEP y NEE, mientras que para el resto de variables fue positiva, los porcentajes se extendieron desde -21.98 % para biomasa por planta a 20.4 % para IC; los menores valores fueron para DF y DM.

Cuadro 2.3. Coeficiente de regresión lineal (*bi*) de la media de cada variable sobre el número de ciclos de selección, la respuesta a la selección en porcentaje por año (RS año⁻¹) y después de 14 ciclos de selección recurrente (RS-T).

Carácter	bi	RS año ⁻¹	RS-T
DF	-0.094	-0.25	-1.74
DM	-0.09	-0.15	-1.02
TLLG	0.0024	1.55	10.84
AP	-0.6	-1.45	-10.18
RP	0.104	1.39	9.70
BIOP	-0.65	-3.14	-21.98
IC	0.0042	2.91	20.40
P100S	0.0093	0.47	3.30
NEP	-0.036	-0.61	-4.30
NEE	-0.029	-0.34	-2.37

DF = Días a floración; DM = días a madurez; TLLG = tasa de llenado de grano; AP = altura de planta; RP = rendimiento por planta; BIOP = biomasa por planta; IC = índice de cosecha; P100S = peso de 100 semillas; NEP = número de espigas por planta; y NEE = número de espiguillas por espiga.

La media (X), la σ^2 A y la σ^2 D son parámetros propios de cada población. La varianza aditiva mide la cantidad de variación presente en la población que se debe a efectos aditivos de los genes, pero el valor absoluto puede causar interpretaciones incorrectas (Molina, 1992). El coeficiente de variación genético aditivo permite cuantificar la magnitud de la variación genética que puede ser aprovechada por la selección recurrente (Rovaris *et al.*,2011).

En cuanto a las estimaciones de los parámetros poblacionales por ciclo de selección, $\sigma^2 A$ varió de 25.1 a 30.3 DF, 29.2 a 35.3 DM, 0.02 a 0.03 TLLG, 537 a 627 AP, 65.5 a 76.1 RP, 1,162 a 1,350 BIOP, 0.027 a 0.033 IC, 0.57 a 0.62 P100S, 10.9 a 14.1 NEP y 5.1 a 5.4 NEE; se espera que el valor mayor de $\sigma^2 A$ se encuentre en C0 porque es el ciclo inicial donde se recombinó el total de progenitores, pero no fue así para AP (C2), RP (C10), IC (C2), P100S (C2) y NEE (C6), lo mismo sucede con la $\sigma^2 D$ (Cuadro 2.4).

Cuadro 2.4. Estimaciones de varianza aditiva ($\sigma^2 A$), varianza de dominancia ($\sigma^2 D$), coeficiente de variabilidad aditiva (CVA), heredabilidad en sentido estricto (h^2) para días a floración (DF), días a madurez (DM), tasa de llenado de grano (TLLG), altura de planta (AP), rendimiento por planta (RP), biomasa por planta (BIOP), índice de cosecha (IC), peso de 100 semillas (P100S), número de espigas por planta (NEP) y número de espiguillas por espiga (NEE).

	iga (NEE											
PP	X	$\sigma^2 A$	$\sigma^2 D$	CVA	GPD	h ²	X	$\sigma^2 A$	$\sigma^2 D$	CVA	GPD	h ²
	DF								DM			
P/C0	75.7	30.3	6.9	0.07	0.68	0.32	123.1	35.3	8.5	0.05	0.69	0.30
P/C2	75.0	27.8	5.6	0.07	0.64	0.32	123.1	31.5	6.6	0.05	0.65	0.31
P/C4	73.7	27.7	5.6	0.07	0.64	0.32	122.6	32.3	7.0	0.05	0.66	0.31
P/C6	73.8	26.3	4.9	0.07	0.61	0.33	122.0	30.7	6.2	0.05	0.64	0.31
P/C8	74.0	26.0	4.8	0.07	0.61	0.33	122.6	29.6	5.7	0.04	0.62	0.32
P/C10	74.6	25.3	4.4	0.07	0.59	0.33	123.6	29.3	5.5	0.04	0.61	0.32
P/C12	73.8	25.1	4.3	0.07	0.59	0.33	121.6	29.9	5.8	0.04	0.62	0.32
P/C14	73.9	25.1	4.3	0.07	0.59	0.33	121.5	29.2	5.5	0.04	0.61	0.32
			TLLO	3					AP			
P/C0	0.32	0.03	0.01	0.52	0.70	0.26	82.6	587.7	101.2	0.29	0.59	0.37
P/C2	0.33	0.03	0.01	0.48	0.68	0.26	81.9	627.0	120.9	0.31	0.62	0.36
P/C4	0.33	0.02	0.01	0.48	0.67	0.26	77.9	615.0	114.9	0.32	0.61	0.36
P/C6	0.30	0.03	0.01	0.52	0.68	0.26	76.3	575.0	94.8	0.31	0.57	0.37
P/C8	0.33	0.03	0.01	0.50	0.70	0.26	76.8	574.9	94.8	0.31	0.57	0.37
P/C10	0.36	0.03	0.01	0.47	0.73	0.26	76.5	559.2	86.9	0.31	0.56	0.38
P/C12	0.31	0.02	0.01	0.51	0.67	0.26	72.3	553.1	83.9	0.33	0.55	0.38
P/C14	0.36	0.03	0.01	0.44	0.68	0.26	75.6	537.2	76.0	0.31	0.53	0.39
			RP						BIOP			
P/C0	15.0	70.0	16.3	0.56	0.68	0.27	41.4	1350.2	258.9	0.89	0.62	0.37
P/C2	16.0	66.8	14.7	0.51	0.66	0.27	38.8	1224.7	196.2	0.90	0.57	0.38
P/C4	16.1	66.6	14.6	0.51	0.66	0.27	36.2	1223.4	195.5	0.97	0.57	0.38
P/C6	14.7	66.3	14.5	0.55	0.66	0.27	32.2	1214.1	190.9	1.08	0.56	0.38
P/C8	16.1	71.5	17.0	0.52	0.69	0.27	36.3	1242.1	204.9	0.97	0.57	0.38
P/C10	17.9	76.1	19.4	0.49	0.71	0.27	40.7	1247.9	207.8	0.87	0.58	0.38
P/C12	15.0	65.5	14.1	0.54	0.66	0.27	27.2	1162.4	165.0	1.25	0.53	0.39
P/C14	17.3	67.7	15.2	0.48	0.67	0.27	31.6	1168.2	167.9	1.08	0.54	0.39
			IC						P100S			
P/C0	0.288	0.028	0.004	0.58	0.55	0.41	3.94	0.57	0.10	0.19	0.59	0.34
P/C2	0.307	0.033	0.007	0.59	0.63	0.37	3.85	0.62	0.12	0.20	0.63	0.33
P/C4	0.318	0.027	0.004	0.52	0.53	0.42	3.68	0.59	0.11	0.21	0.61	0.33
P/C6	0.322	0.028	0.004	0.52	0.55	0.41	3.88	0.60	0.11	0.20	0.61	0.33
P/C8	0.322	0.028	0.004	0.52	0.54	0.41	3.86	0.59	0.11	0.20	0.61	0.33
P/C10	0.312	0.027	0.004	0.53	0.53	0.41	3.92	0.58	0.11	0.20	0.60	0.34
P/C12	0.354	0.028	0.004	0.47	0.54	0.41	3.85	0.58	0.10	0.20	0.59	0.34
P/C14	0.359	0.028	0.004	0.47	0.54	0.41	4.06	0.58	0.11	0.19	0.60	0.34
1,01.	0.557	0.020	NEP		0.5 1	0.11	1.00	0.50	NEE	0.17	0.00	0.5 1
P/C0	11.73	14.1	4.7	0.32	0.81	0.21	17.1	5.1	0.97	0.13	0.61	0.32
P/C2	11.75	11.6	3.4	0.30	0.77	0.21	17.8	5.4	1.11	0.13	0.64	0.31
P/C4	11.71	11.4	3.3	0.29	0.76	0.21	17.5	5.4	1.10	0.13	0.64	0.31
P/C6	10.65	11.4	3.2	0.23	0.76	0.21	17.7	5.5	1.14	0.13	0.64	0.31
P/C8	10.80	11.6	3.4	0.31	0.70	0.21	17.7	5.1	0.97	0.13	0.61	0.31
P/C10	11.65	12.4	3.4	0.32	0.77	0.21	17.5	5.4	1.08	0.13	0.64	0.32
P/C12	10.75	11.0	3.1	0.30	0.75	0.21	16.9	5.4	1.00	0.13	0.62	0.31
P/C14	11.23	10.9	3.0	0.31	0.75	0.21	17.1	5.3	1.06	0.13	0.63	0.32
PP – parám								٥.১	1.00	0.14	0.03	0.31

PP = parámetro poblacional; X = media y P/C0-14 = plantas dentro de ciclo

Es de esperar que las poblaciones sometidas a un proceso de mejoramiento disminuyan su variabilidad. La σ^2A en C2 aumenta en NEE, AP, P100S e IC; en 5.9, 6.7, 8.8, y 17.8 %, respectivamente, y en ciclos posteriores comienza a disminuir, con excepción de NEE que aumenta y disminuye a lo largo de los ciclos. Para el resto de los caracteres, C0 presenta la σ^2A mayor y posteriormente ocurre un descenso. Los valores altos CVA en TLLG, AP, RP, BIOP, IC, P100S y NEP indican la existencia de una mayor variabilidad genética aditiva o un rango amplio de variación (Ajmal *et al.*, 2009), lo que significa que en estos caracteres se podría basar el programa de mejoramiento genético, porque se presentó la mayor σ^2A y CVA, lo que permitiría una mejor explotación (Márquez, 1985); las variables DF, DM y NEE presentan un CVA bajo.

El grado promedio de dominancia o tipo de acción génica (GPD) para todos los caracteres a lo largo de los 14 ciclos de selección recurrente son menores a la unidad (Cuadro 2.4). Estos resultados indican que se trata de un efecto génico de dominancia parcial para todos los caracteres, Magda *et al.* (2013) reportan resultados similares para NEP.

La heredabilidad es indispensable para predecir la respuesta a la selección en una población, dicha respuesta se define como un cambio en la media poblacional de la generación siguiente. Los valores estimados de h² variaron de 0.20 a 0.41, donde el menor correspondió a NEP y el mayor a IC (Cuadro 2.4). Para DF y DM a lo largo de los 14 ciclos se encontraron valores entre 0.30 y 0.32, los cuales son menores a los reportados por Magda *et al.* (2013) y Laala *et al.* (2017), pero con valores para AP que coinciden con los obtenidos (0.36 a 0.39).

Para P100S se reportan valores relativos que van de 0.099 (Laala *et al.*, 2017) a 0.64 (Darwish *et al.*, 2018); los valores (0.33 a 0.34) obtenidos coinciden con los de Darwish *et al.* (2018) para una de las progenies evaluadas. Por su parte, IC tuvo una respuesta favorable a la selección y se estimaron valores de 0.37 a 0.41 de h², los que concuerdan con los reportados por

Ataei et al. (2017). La h^2 de NEP (0.20 a 0.21) son menores a los reportados por Darwish et al. (2018). Los valores de h^2 y σ^2 A son altos para RP, IC y P100S, se espera ganancias en ciclos de selección recurrente posteriores (Benítez, 2001). Los cambios en los parámetros poblacionales son el resultado de la selección. La población presenta una gran ventaja con respecto al método tradicional, debido a la reducción del tiempo para realizar un ciclo de mejoramiento y a la posibilidad de recombinación entre todos los individuos.

2.6. CONCLUSIONES

Los componentes de varianza indican que la varianza aditiva fue mayor que la varianza de dominancia en todos los caracteres. En general los coeficientes de variabilidad aditiva se mantuvieron a lo largo de los 14 ciclos de selección recurrente, al igual que la heredabilidad. El grado promedio de dominancia fue menor a la unidad para todos los caracteres evaluados, lo que indica la presencia de dominancia parcial. Las estimaciones de heredabilidad en sentido estricto fueron generalmente moderadas; tendieron a ser bajas para número de espigas por planta, tasa de llenado de grano y rendimiento de grano por planta. El porcentaje mayor (positivo) de respuesta a la selección fue para el índice de cosecha y se explica por la reducción de la biomasa por planta más el incremento de rendimiento de grano por planta. Los resultados de heredabilidad y coeficiente de variación aditiva indican que el rendimiento de grano por planta, índice de cosecha y número de espigas por planta podrían ser la base del programa de mejoramiento genético.

2.7. BIBLIOGRAFIA

- Ajmal, S. U., N. Zakir and M. Y. Mujahid. 2009. Estimation of genetic parameters and character association in wheat. J. Agric. Biol. Sci., 1: 15–18
- Ataei, R., M. Gholamhoseini, and M. Kamalizadeh. 2017. Genetic analysis for quantitative traits in bread wheat exposed to irrigated and drought stress conditions. Phyton, International Journal of Experimental Botany 86: 228-235.
- Benítez R., I. 2001. Comportamiento de líneas S3 de trigo derivadas de poblaciones mejoradas por selección recurrente. Revista Fitotecnia Mexicana 24(1): 63-70.
- Darwish, M. A. H., T. H. A. El-Kreem, and W. Z. E. Farhat. 2018. Selection studies in three bread wheat F3 crosses at sakha and nubaria locations. Journal Plant Production 9 (1): 81-89.
- Figueroa L., P., J. L. Félix F., G. Fuentes D., V. Valenzuela H., G. Chávez V., y J. A. Mendoza L. 2010. CIRNO C2008, nueva variedad de trigo cristalino con alto rendimiento potencial para el estado de Sonora. Revista Mexicana Ciencias Agrícolas 1(5): 739-744.
- Laala, Z., A. Benmahammed, A Oulmi, Z. E. A. Fellahi, and H. Bouzerzour. 2017. Response to F3 selection for grain yield in durum wheat [*Triticum turgidum* (L.) *Thell. ssp. turgidum conv. durum* (Desf.) Mac Key] under south mediterranean conditions. Annual Research and Review in Biology 21(2): 1-11.
- Magda, E., and A. El-Rahman. 2013. Estimation of some genetic parameters through generation mean analysis in three bread wheat crosses. Alexandria Journal of Agricultural Research 58(3): 183-195.
- Márquez S., F. 1985. Genotecnia Vegetal, Métodos, Teoría, Resultados. Tomo I. AGT Editor S. A. México. pp: 7-126.

- Márquez S., F. 1988. Genotecnia Vegetal, Métodos, Teoría, Resultados. Tomo II. AGT Editor S.A. México. pp: 481-547.
- Melendres M., J., R. Valdivia B., C. Lemus F., R. Medina T., M. Ortiz C., A. Espinosa C., y M. Tadeo R. 2018. Estimación de parámetros genéticos de maíz bajo mejoramiento por selección recíproca recurrente. Revista Mexicana Ciencias Agrícolas 9(7): 1327-1337. https://doi.org/https://doi.org/10.29312/remexca.v9i7.1668
- Molina, G. J. D., 1992. Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa (Algunas Implicaciones en Genotecnia). AGT Editores. México, DF. 349 p.
- Rebolloza H., H., A. Castillo G., V. E. Carapia R., M. Andrade R., O. G. Villegas T., M. E. Núñez V., R. Suárez R., y F. Perdomo R. 2016. Estimación de parámetros genéticos y selección de líneas S1 en una población segregante de maíz tropical. Revista Mexicana Ciencias Agrícolas 7(8): 1893-1904.
- Rovaris S., R. S., Araújo, P. M. D., D. Garbuglio D., E. C. Prete C., V. Zago S., and L. J. Silva D. F. 2011. Estimates of genetic parameter in maize commercial variety IPR 114 at Paraná State, Brazil. Acta Scientiarum. Agronomy 33(4): 621-625.
- Sahagún-Castellanos, J. 2000. Estimación de varianzas genéticas con medios hermanos maternos y diferentes niveles dogámicos y repeticiones. Agrociencia 34(1): 21-32.
- Statistical Analysis System (SAS) Institute. 2002. SAS user's guide. Statistics. Version 8. SAS Institute Cary, NC. USA.
- Solís M., E., Villaseñor-Mir, H., Molina-Galán, J., Espitia-Rangel, E., Cervantes-Santana, T., & Martínez-Garza, A. (2002). Selección masal visual recurrente para rendimiento de grano en una población androdroestéril de trigo harinero. Agrociencia, 36 (2), 191-200.

- Sowmya, B., M. Yadav, P.K. Lal, and G.M. Rai. 2017. Correlated response and path analysis for different characters in F3 segregating generation of wheat (*Triticum aestivum* Em. Thell. L.). International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences 6(9): 166-174. 10.20546/ijcmas.2017.609.021.
- Tanveer, H., V. Singh, M. P. Chauhan, H. K. Singh and G. C. Yadav. 2018. Genetic variability, character association and path analysis in wheat (*Triticum aestivum* L.) over six environments. Trends in Biosciences 11(8): 1799-1803.
- Villaseñor M., H. E., 1996. Selección recurrente en una población de trigo de apareamiento aleatorio mediante el uso de la androesterilidad. Tesis de Doctorado en Ciencias. IREGEP. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 196 p.
- Villaseñor M., H. E., F. Castillo G., S. Rajaram, E. Espitia R., y J. D. Molina G. 2002 a. Selección recurrente para rendimiento de grano en una población androestéril de trigo. Agricultura Técnica en México 28(1): 43-52.
- Villaseñor M., H. E., F. Castillo G., E. Espitia R., S. Rajaram, y J. D. Molina G. 2002 b. Perspectivas del uso de la androesterilidad en el mejoramiento por selección recurrente de trigo en México. Revista Fitotecnia Mexicana 25(3): 321-326.
- Villaseñor M., H. E., J. Huerta E., E. Espitia R., R. Hortelano S, M. F. Rodríguez G., y E. Martínez C. 2014. Genética y estabilidad del mutante androestéril dominante de trigo "Oly". Revista Mexicana Ciencias Agrícolas 8:1509-1515.
- Villaseñor M. H. E., Hortelano S. R. R., Martínez C. E., Huerta E. J., García L. E., y Espitia R. E. 2015. Uso de la androesterilidad genética masculina en la reconversión de genotipos para realizar selección recurrente en trigo. Revista Mexicana Ciencias Agrícolas 11: 2177-2182.

Villaseñor M., H., J. Huerta E., R. Hortelano S. R., E. Martínez C., E. Espitia R., E. Solís M., L. Osorio A., y M. Rodríguez G. 2018. Valles F2015: nueva variedad de trigo para siembras de temporal en México. Revista Mexicana Ciencias Agrícolas 9(6): 1315-1321. https://doi.org/https://doi.org/10.29312/remexca.v9i6.1592.

DISCUSIÓN GENERAL

El presente trabajo tuvo bajo estudio a la población PANDOLY.PABG; se analizó la estructura poblacional a nivel de planta individual F₃ y a nivel de familias F₅ durante 14 ciclos de selección, en ambos casos se realizó una caracterización de los principales componentes agronómicos. De estas investigaciones se identificaron los caracteres fisiológicos y morfológicos que se han modificado como resultado de la selección recurrente y que son parte fundamental del incremento en rendimiento de dicha población de trigo.

A nivel planta individual F3, los mayores avances genéticos anuales fueron para IC y BIOP con 2.91 y -3.14 %, respectivamente, lo anterior se puede explicar por la reducción del rastrojo acumulado más el incremento del peso de grano por planta. Los resultados de la evaluación en familia F5 mostraron que la TLLG (6.19 %) es de los caracteres con mayor avance genético, aunque para el IC (3.06 %) se obtuvo un valor menor no deja de ser importante, esto se explica, porque la biomasa (2.96 %) se incrementó a lo largo de los ciclos.

El avance genético de rendimiento de grano por planta individual F₃ fue de 1.39 %, mientras que el RG en familias F₅ fue de 7.05 % anualmente, la diferencia en porcentaje se puede explicar por la forma de evaluación de los experimentos en términos de competencia, es decir en los ensayos a nivel planta individual, la siembra se realizó en forma mateada (a una distancia aproximada de 10 cm entre semillas), mientras que los ensayos en familias F₅ se sembraron a

chorrillo, lo que se traduce como una mayor competencia intraespecífica. En ciclos iniciales las plantas individuales F₃ eran plantas altas, tardías, con abundante biomasa y un gran número de macollos, mientras que las plantas de ciclos avanzados se distinguían por ser de porte bajo, biomasa compacta y gran número de tallos. A diferencia de chorrillo, las familias representantes de los primeros ciclos macollaban menos, producían menos follaje y muy altas, lo que ocasionó el acame de tallo en la mayoría de ellas; por su cuenta las familias de ciclos avanzados todo lo contrario, abundante follaje y de porte bajo, pocas se acamaron.

En ambas evaluaciones LDE y NEE no presentan avance genético, lo que podría indicar que posiblemente no fueron variables importantes sujetas a la selección. Los resultados obtenidos para P100S a nivel individual indican que se está logrando aumentar este carácter, pero no se ve reflejado en la evaluación de familias debido a que se cosechó de forma masiva, es decir plantas que producen grano pequeño y grande se trillaron en conjunto. La ventaja del trigo al momento de identificar una variedad élite con alto potencial de rendimiento se puede mantener por su forma de reproducción (autopolinización), logrando la conservación de sus caracteres. Las variables fisiológicas y los componentes de rendimiento más relacionados con el aumento del rendimiento, de acuerdo con el avance genético expresado son IC, TLLG, GPE y GPM².

CONCLUSIONES GENERALES

La androesterilidad debida al gen mutante *Oly*, que facilita la selección recurrente, fue eficiente para incrementar el rendimiento de grano en 3.52 % (147.2 kg ha⁻¹ ciclo⁻¹) y a lo largo de los 14 ciclos de selección (7 años) de 49.3 % (2 060.8 kg ha¹) explicados por el incremento de granos por espiga y granos por metro cuadrado. Los componentes de rendimiento con mayor beneficio por la selección recurrente fueron los granos por espiga y los granos por metro cuadrado, mientras que los fisiológicos fueron el índice de cosecha y la tasa de llenado de grano.

La varianza aditiva fue mayor que la varianza de dominancia en todos los caracteres. En general los coeficientes de variabilidad aditiva se mantuvieron a lo largo de los 14 ciclos de selección recurrente, al igual que la heredabilidad. El grado promedio de dominancia fue menor a la unidad para todos los caracteres evaluados, lo que indica presencia de dominancia parcial. Los resultados de heredabilidad y de coeficiente de variación aditiva indican que el rendimiento de grano por planta, el índice de cosecha y el número de espigas por planta podrían ser la base del programa de mejoramiento genético.