



COLEGIO DE POSTGRADUADOS
INSTITUCION DE ENSEÑANZA E INVESTIGACION EN CIENCIAS AGRICOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE RECURSOS GENETICOS Y PRODUCTIVIDAD

GENETICA

**EFICIENCIA DE LA SELECCIÓN Y DISCRIMINACION
ISOTOPICA DE CARBONO EN TRIGO, BAJO CONDICIONES
LIMITANTES Y NO LIMITANTES DE HUMEDAD**

CARLOS GUSTAVO MARTINEZ RUEDA

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE

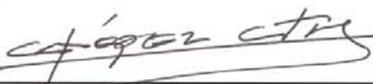
DOCTOR EN CIENCIAS

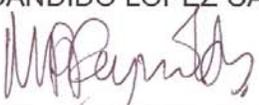
MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MEXICO
2008

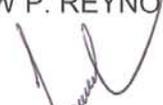
La presente tesis, titulada: **EFICIENCIA DE LA SELECCIÓN Y DISCRIMINACION ISOTOPICA DE CARBONO EN TRIGO, BAJO CONDICIONES LIMITANTES Y NO LIMITANTES DE HUMEDAD**, realizada por el alumno: Carlos Gustavo Martínez Rueda, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

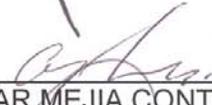
DOCTOR EN CIENCIAS
GENETICA

CONSEJO PARTICULAR:

CONSEJERO: 
DR. CANDIDO LOPEZ CASTAÑEDA

ASESOR: 
DR. MATTHEW P. REYNOLDS

ASESOR 
DR. CLAUDIO ESQUIVEL ALVAREZ

ASESOR 
DR. J. APOLINAR MEJIA CONTRERAS

ASESOR 
DR. IGNACIO BENITEZ RIQUELME

Montecillo, Texcoco, México, Noviembre de 2007

“World is like a field of wheat, ready to be harvested, the wheat is plenty but the reapers are few.”

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma del Estado de México y a la Facultad de Ciencias Agrícolas por todo el apoyo que me brindaron para poder realizar mis estudios y lograr obtener el grado de Doctor en Ciencias.

Al Colegio de Postgraduados por todo apoyo recibido durante mi estancia en esta Institución y darme la valiosa oportunidad de realizar los estudios de doctorado en el Instituto de Recursos Genéticos y Productividad.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y al Programa de Mejoramiento del Profesorado de Educación Superior (PROMEP) por haber financiado parte de mi formación.

A los integrantes de mi Consejo Particular por su tiempo, dedicación y apoyos que me brindaron, pero sobre todo por su infinita paciencia para conmigo.

Al Dr. Mathew Reynolds y al Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo, (CIMMYT) por las facilidades otorgadas para conducir los trabajos de campo en la estación experimental de Tlaltizapán, Morelos.

Al Dr. Anthony G. Condon, investigador del CSIRO Plant Industry, por su apoyo altruista para realizar los análisis de discriminación isotópica de carbono en la Australian National University.

Al personal de campo del área de Resistencia a Sequía del IREGEP, Colegio de Postgraduados, por su apoyo en el establecimiento y conducción de los trabajos experimentales.

A todas aquellas personas, llámese profesor (a), compañero (a), amigo (a) o familiar, que de alguna manera u otra me brindaron su apoyo durante la realización del presente trabajo.

Este trabajo de investigación fue financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) con clave: 33476-B.

A mis padres:

*Juan Martínez Montes y María Enriqueta Rueda Rodríguez
Con todo mi cariño y agradecimiento.*

A mi esposa:

Patricia

y

A mis hijos:

*Karla Patricia, Mariana y Carlos Gustavo
Por que son la fuente de amor y alegría
que me da la fortaleza para seguir adelante.*

A la memoria de Don Fausto Gómez Arellano[†]

Quien dejó en mi su huella de bondad y alegría de vivir la vida.

A la memoria de los Doctores:

Angel Martínez Garza[†] y Tarcicio Cervantes Santana[†]

Excelentes profesores-investigadores del Colegio de Postgraduados.

A mis colegas, amigos, alumnos y ex alumnos de la

Facultad de Ciencias Agrícolas de la U.A.E.M.

*Por brindarme su generosa amistad y mostrarme su
apoyo incondicional siempre que lo he necesitado.*

EFICIENCIA DE LA SELECCIÓN Y DISCRIMINACIÓN ISOTÓPICA DE CARBONO EN TRIGO BAJO CONDICIONES LIMITANTES Y NO LIMITANTES DE HUMEDAD.

Carlos Gustavo Martínez Rueda, Dr.

Colegio de Postgraduados, 2008

La sequía es uno de los principales factores que reducen la producción de trigo bajo condiciones de temporal. Sin embargo, la baja heredabilidad en el rendimiento y la falta de estrategias y criterios de selección más efectivos dificultan la obtención de variedades con mayor tolerancia a este tipo de estrés. Los principales objetivos de este trabajo fueron: i) identificar estrategias y ambientes óptimos de selección en el mejoramiento genético de trigo para condiciones de temporal y ii) examinar la variación en discriminación isotópica de carbono y su eficiencia con criterio de selección indirecta para incrementar el rendimiento de grano en trigo. De un compuesto irradiado (^{60}Co) de la variedad Salamanca S75 se derivó un grupo de 25 líneas seleccionadas en condiciones limitantes de humedad desde la generación M_1 hasta M_6 y un segundo grupo de 25 líneas seleccionadas bajo condiciones no limitantes de humedad de la generación M_4 hasta M_6 . Los dos grupos de líneas fueron evaluados a través de seis ambientes contrastantes de temporal, riego o sequía en Tecámac y Montecillo, México y Tlatizapán, Morelos. Los resultados obtenidos indican que la selección inicial en ambientes con limitaciones de humedad seguida de selección en ambientes sin limitaciones permitió obtener mayores ganancias genéticas en el rendimiento para ambientes de temporal con y sin restricciones hídricas. Se pueden obtener mayores ganancias genéticas en el rendimiento de grano cuando la selección y evaluación se llevan a cabo en el mismo tipo de ambiente. Se presentó variación significativa para discriminación isotópica de carbono (Δ) entre ambientes, grupos y líneas dentro de los grupos de cada estrategia de selección. Δ mostró una alta heredabilidad y se asoció positivamente con el rendimiento de grano y el rendimiento biológico en el ambiente de evaluación con mayores restricciones de humedad (Tecámac). La eficiencia relativa de la selección indirecta para mayor Δ fue mayor que la selección directa para rendimiento de grano, rendimiento biológico e índice de cosecha.

Palabras clave: *Triticum aestivum* L., resistencia a sequía, ambiente de selección, selección indirecta

SELECTION EFFICIENCY AND CARBON ISOTOPIC DISCRIMINATION IN WHEAT UNDER WATER LIMITED AND NON-WATER LIMITED CONDITIONS

Carlos Gustavo Martínez Rueda, Dr.
Colegio de Postgraduados, 2008

Drought is one of the main issues limiting the wheat production under rainfed conditions, but development of tolerant cultivars is hampered by low heritability of yield and a lack of effective selection strategies and more efficient selection traits. The objectives of this research work were: i) to identify optimum selection strategies and environments for wheat in rainfed conditions; ii) to examine the variation in carbon isotopic discrimination and its efficiency as indirect selection criterion to increase grain yield of wheat. From an irradiated (^{60}Co) composite of wheat variety Salamanca S-75 were derivate one group of 25 lines selected under continuous water limited conditions from M_1 to M_6 generation, and other group of 25 lines selected under non-water limited conditions from M_4 to M_6 generation. Both groups were evaluated through six contrasting environments, including rainfed, irrigation and drought conditions in Tecamac and Montecillo, Edo. De Mexico and Tlatizapan, Morelos. Results obtained confirm that early selection under water limited conditions and following under non-water limited conditions was the most efficient strategy to increase genetic gains to rainfed environments with or without water limitations. Higher genetic gains of yield could be obtained when selection and evaluation are performed in the same kind of environments. Broad variation was observed for carbon isotopic discrimination (Δ) between environments, and within groups of lines of each selection strategy. Δ shown high heritability and was positively correlated with grain and biological yield under most dry environment (Tecamac). Relative Selection efficiency for Δ was higher than efficiency of direct selection for grain yield biological yield and harvest index.

Index word: *Triticum aestivum* L. drought resistance, selection environment, indirect selection.

CONTENIDO

I	INTRODUCCION GENERAL.....	1
II	REVISION DE LITERATURA.....	3
2.1.	Origen del trigo	3
2.2.	Distribución e importancia del trigo	3
2.3.	Concepto de sequía y estrés por sequía.....	5
2.4.	Resistencia a sequía	8
2.5.	Estrategias para mejorar la resistencia a sequía en trigo.....	9
2.6.	Caracteres morfológicos y fisiológicos relacionados con la resistencia a la sequía en trigo	11
2.6.1.	Fenología.....	12
2.6.2.	Vigor inicial.....	13
2.6.3.	Hábito de crecimiento y arquitectura de la planta.....	14
2.6.4.	Glaucosidad y pubescencia de las hojas.....	15
2.6.5.	Distribución y anatomía de las raíces.....	16
2.6.6.	Ajuste osmótico.....	18
2.6.7.	Redistribución y removilización de asimilados.....	19
2.6.8.	Senescencia de las hojas.....	20
2.6.9.	Discriminación isotópica de carbono	21
2.6.10.	Combinación de caracteres.....	23
2.7.	El ambiente de selección.....	25
2.8.	Respuesta a la selección indirecta.....	27
2.9.	Conclusiones	31

III RESPUESTA A LA SELECCIÓN EN LINEAS DE TRIGO SELECCIONADAS EN AMBIENTES LIMITANTES Y NO LIMITANTES DE HUMEDAD	34
Resumen	34
Summary.....	35
3.1. Introducción	36
3.2. Materiales y Métodos.....	39
3.2.1. Material genético	39
3.2.2. Ambientes de evaluación.....	42
3.2.3. Diseño experimental	44
3.2.5. Registro de variables en estudio	46
3.2.6. Análisis estadístico	47
3.3. Resultados.....	51
3.3.1. Análisis de varianza.....	51
3.3.2. Efecto del ambiente de evaluación	55
3.3.3. Efecto de los ciclos de selección	55
3.3.4. Avances genéticos por ciclo de selección.....	61
3.3.5. Frecuencia y origen de las líneas con mayor rendimiento de grano.....	64
3.3.6. Correlaciones fenotípicas	66
3.4. Discusión.....	67
3.4.1. Comparación entre ambientes de evaluación	67
3.4.2. Efecto de los ciclos de selección	67
3.4.3. Avances genéticos por ciclo de selección.....	70
3.4.4. Frecuencia y origen de líneas con mayor rendimiento de grano	71
3.4.5. Correlaciones fenotípicas.....	72
3.5. Conclusiones	74
3.6. Literatura citada	75

IV EFICIENCIA DE LA SELECCION INDIRECTA EN EL MEJORAMIENTO DE TRIGO PARA CONDICIONES LIMITANTES Y NO LIMITANTES DE HUMEDAD	77
Resumen	77
Summary.....	78
4.1. Introducción	79
4.2. Materiales y métodos	82
4.2.1. Material genético	82
4.2.2. Ambientes de evaluación.....	82
4.2.3. Diseño experimental	83
4.2.4. Variables de estudio y análisis estadístico.....	84
4.3. Resultados	88
4.3.1. Efecto del ambiente de evaluación sobre el rendimiento de grano	88
4.3.2. Efecto del ambiente de evaluación sobre los componentes de varianza y la heredabilidad del rendimiento	94
4.3.3. Correlaciones genotípicas.....	95
4.3.4. Respuesta a la selección indirecta.....	99
4.4. Discusión.....	104
4.5. Conclusiones	107
4.6. Literatura citada	108
V VARIACION EN RENDIMIENTO DE GRANO Y DISCRIMINACION ISOTOPICA DE CARBONO EN LINEAS DE TRIGO SELECCIONADAS EN AMBIENTES CONTRASTANTES DE HUMEDAD	110
Resumen	110
Summary.....	111

5.1. Introducción	112
5.2.1. Material Genético	115
5.2.2. Ambientes de evaluación y diseño experimental.....	115
5.2.3. Diseño experimental.....	117
5.2.4. Variables en estudio y análisis estadístico.....	118
5.2.5. Análisis estadísticos y genéticos.....	119
5.3. Resultados	121
5.3.1. Análisis de varianza.....	121
5.3.2. Efecto del ambiente de evaluación	122
5.3.3. Variación entre grupos y genotipos dentro de grupos en cada ambiente de evaluación.....	124
5.3.4. Relaciones entre caracteres.....	128
5.3.5. Parámetros genéticos y eficiencia relativa de la selección indirecta para la discriminación isotópica de carbono	131
5.4. Discusión.....	132
5.4.1. Variación ambiental.....	132
5.4.2. Variación en rendimiento de grano y sus componentes	132
5.4.3. Variación en discriminación isotópica de carbono y contenido de cenizas en el grano	133
5.4.4. Parámetros genéticos y eficiencia relativa de la selección indirecta para discriminación isotópica de carbono	137
5.5. Conclusiones	139
5.6. Literatura citada	139
VI DISCUSION GENERAL.....	140
VII CONCLUSIONES GENERALES	149
VIII BIBLIOGRAFIA CONSULTADA	150

LISTA DE CUADROS

	Página
Cuadro 2.1. Algunos caracteres considerados de mayor importancia en la selección para mejorar la resistencia a sequía en trigo (adaptado de Quarrie, et al., 1999)	12
Cuadro 2.2. Respuesta a la selección indirecta predicha para un ambiente E1 cuando la selección se practica en un ambiente E2 (CRE2/RE1), para diferentes relaciones entre las heredabilidades de dos ambientes (H1, H2) y correlaciones genéticas entre los dos ambientes (rG).....	28
Cuadro 3.1. Genealogía y origen del material genético experimental.....	42
Cuadro 3.2. Promedios mensuales de temperaturas máxima, mínima y media del aire y precipitación mensual acumulada registradas durante el ciclo de verano 2001 en Montecillo y Tecámac, Edo. de México.....	44
Cuadro 3.3. Análisis de varianza para cada uno de los ambientes, considerando r repeticiones, g genotipos, c ciclos de selección, l líneas dentro de cada ciclo de selección y t variedades testigos.	49
Cuadro 3.4. Análisis de varianza combinado, considerando a ambientes, r repeticiones, g genotipos, c ciclos de selección, l líneas dentro de cada ciclo de selección y t variedades testigos.	50
Cuadro 3.5. Cuadrados medios y su significancia estadística de los análisis de varianza del experimento establecido en Montecillo, Edo. de México, para el número de días a antesis (NDA), número de días a madurez fisiológica (NDMF), altura de planta (AP), numero de espigas por m^{-2} (NE), Rendimiento biológico(RB), Indice de cosecha (IC) y rendimiento de grano por parcela (RG).....	53
Cuadro 3.6. Cuadrados medios y su significancia estadística de los análisis de varianza del experimento establecido en Tecamac, Edo. de México, para el número de días a antesis (NDA), número de días a madurez fisiológica (NDMF), altura de planta (AP), numero de espigas por m^{-2} (NE), Rendimiento biológico(RB), Indice de cosecha (IC) y rendimiento de grano por parcela (RG).	53
Cuadro 3.7. Cuadrados medios y su significancia estadística de los análisis de varianza combinados para el número de días a antesis (NDA), número de días a madurez fisiológica (NDMF), altura de planta (AP), numero de espigas por m^{-2} (NE), Rendimiento biológico(RB), Indice de cosecha (IC) y rendimiento de grano por parcela (RG).	54

Cuadro 3.8.	Valores medios de 8 ciclos de selección en trigo evaluados en dos localidades del Estado de México para el número de días a antesis, número de días a madurez fisiológica y altura de planta.....	57
Cuadro 3.9.	Valores medios de 8 ciclos de selección en trigo evaluados en dos localidades del Estado de México, para el número de espigas por m ² , rendimiento biológico e índice de cosecha.....	58
Cuadro 3.10.	Valores medios de 8 ciclos de selección en trigo evaluados en dos localidades del Estado de México para rendimiento de grano por parcela.....	59
Cuadro 3.11.	Coefficientes de regresión lineal (b_i) de la media por ciclo sobre el número de ciclos de selección y ganancia genética por ciclo (ΔG) a partir del compuesto original (C_0), para siete caracteres de dos grupos de líneas de trigo evaluadas en Montecillo, Edo. de México, 2001.....	62
Cuadro 3.12.	Coefficientes de regresión lineal (b_i) de la media por ciclo sobre el número de ciclos de selección y ganancia genética por ciclo (ΔG) a partir del compuesto original (C_0), para siete caracteres de dos grupos de líneas de trigo evaluadas en Tecámac, Edo. de México, 2001.....	62
Cuadro 3.13.	Coefficientes de regresión lineal (b_i) de la media por ciclo sobre el número de ciclos de selección y ganancia genética por ciclo (ΔG) a partir del segundo ciclo de selección (C_2), para siete caracteres de dos grupos de líneas de trigo evaluadas en Montecillo, Edo. de México, 2001.....	63
Cuadro 3.14.	Coefficientes de regresión lineal (b_i) de la media por ciclo sobre el número de ciclos de selección y ganancia genética por ciclo (ΔG) a partir del segundo ciclo de selección (C_2), para siete caracteres de dos grupos de líneas de trigo evaluadas en Tecámac, Edo. de México, 2001.....	63
Cuadro 3.15.	Número de líneas de trigo con rendimientos de grano superiores a la media del compuesto original (C_0), al media del segundo ciclo de selección (C_2), a la media de la variedad original (V.O.) y a la media de los testigos en dos ambientes de evaluación.....	65
Cuadro 3.16.	Origen de las 10, 20 y 30 líneas de trigo de mayor rendimiento evaluadas en Montecillo, Tecámac y el promedio de las dos localidades (Combinado).....	65

Cuadro 3.17.	Coeficientes de correlación fenotípica entre siete caracteres de trigo estimados a partir del comportamiento promedio de 210 genotipos evaluados en Montecillo y Tecámac, Estado de México.†	66
Cuadro 4.1.	Características generales de los ambientes en donde se condujeron las evaluaciones genotípicas.	83
Cuadro 4.2.	Análisis de varianza combinado para el rendimiento de grano en dos grupos de 25 líneas M6 de trigo seleccionadas bajo condiciones limitantes (LSCLH) y no limitantes de humedad (LSCNLH), evaluadas en seis ambientes.	89
Cuadro 4.3.	Rendimientos de grano promedio (g m^{-2}) en 25 líneas M6 de trigo, seleccionadas en condiciones limitantes de humedad (LSCLH) bajo seis ambientes de evaluación.	91
Cuadro 4.4.	Rendimientos de grano promedio (g m^{-2}) en 25 líneas M6 de trigo, seleccionadas en condiciones no limitantes de humedad (LSCNLH) bajo seis ambientes de evaluación.	92
Cuadro 4.5.	Componentes de varianza, heredabilidad (h^2) y coeficientes de variación genotípica (CVG), fenotípica (CVF) y del error (CVE) estimados en dos grupos de líneas M ₆ de trigo evaluadas en seis ambientes.	96
Cuadro 4.6.	Correlaciones genotípicas entre los rendimientos obtenidos bajo seis ambientes de evaluación en dos grupos de 25 líneas M6 de trigo.†	99
Cuadro 4.7.	Eficiencias relativas de la respuesta esperada a la selección indirecta sobre la respuesta esperada a la selección directa de dos grupos de 25 líneas M ₆ de trigo, utilizando como criterio de selección indirecta a los rendimientos obtenidos en seis ambientes y a la media general.	101
Cuadro 4.8.	Número de líneas en común entre las cinco líneas de mejor comportamiento identificadas en los ambientes de alto rendimiento (MR), rendimiento intermedio (TEC) y bajo rendimiento (TLS), y las cinco líneas de mejor comportamiento identificadas en cada uno de los seis ambientes en dos grupos de 25 líneas M ₆ de trigo.	102
Cuadro 4.9.	Medias del rendimiento de grano (g m^{-2}) de las mejores cinco líneas considerando tres ambientes como criterio de selección indirecta (XS), media del rendimiento de las líneas sin aplicar selección (X0) y diferencial de selección en g m^{-2} ($S = XS - X0$) para dos grupos de 25 líneas M6 de trigo.	103
Cuadro 5.1.	Genealogía y origen del material genético experimental.	116

Cuadro 5.2.	Promedios mensuales de temperaturas máxima, mínima y media del aire y precipitación mensual acumulada registradas durante el ciclo de verano 2001 en Montecillo y Tecamac, Edo. de México.....	117
Cuadro 5.3.	Valores de F y su significancia estadística de los análisis de varianza individuales y conjuntos para discriminación isotópica de carbono, contenido de cenizas y seis caracteres agronómicos de 60 genotipos de trigo evaluados en dos ambientes de temporal en el Estado de México.	123
Cuadro 5.4.	Valores medios y rangos de dos grupos de líneas M6 de trigo y variedades testigo para discriminación de carbono (Δ), contenido de cenizas y seis caracteres agronómicos en dos ambientes de temporal en el Estado de México.	125
Cuadro 5.5.	Comportamiento promedio de los 10 genotipos de trigo con mayor y con menor rendimiento de grano evaluados en dos localidades del estado de México.	127
Cuadro 5.6.	Componentes de varianza genética (σ^2_G), de interacción genotipo x ambiente (σ^2_{GA}) y del error (σ^2_E); heredabilidad (h^2); correlaciones genotípicas (r_g) y eficiencia relativa de la selección indirecta para discriminación isotópica de carbono ($ERS_{\Delta,X}$) en 50 líneas M6 de trigo.....	131

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 3.1. Metodología de selección utilizada en poblaciones segregantes de trigo bajo condiciones limitantes y no limitantes de humedad, a partir de un compuesto irradiado de la variedad Salamanca S75 (CI Sal S75).....	39
Figura 3.2. Temperaturas máximas y mínimas del aire y precipitación pluvial registradas durante la estación de crecimiento, en Montecillo (a) y Tecámac (b), Edo. de México (2001).	43
Figura 3.3. Efecto de cinco ciclos de selección sobre cuatro caracteres de líneas de trigo seleccionadas bajo condiciones limitantes de humedad (LSCLH) y bajo condiciones no limitantes de humedad (LSCNLH), en dos ambientes de evaluación. (Las líneas verticales indican la diferencia mínima significativa al 0.05, entre las medias de los ciclos de selección y la media de C ₀)	60
Figura 4.1. Rendimiento de grano promedio en dos grupos de 25 líneas de trigo M6 seleccionadas en condiciones limitantes de humedad (LSCLH) y en condiciones no limitantes de humedad (LSCNLH) evaluadas en seis ambientes (TLS=Tlatizapán sequía; TEC=Tecámac; TLR=Tlatizapán sequía; MS =Montecillo sequía; MT=Montecillo temporal; MR= Montecillo riego. Las líneas verticales sobre las barras representan a la desviación estándar de la media de cada grupo.	89
Figura 4.2. Medias generales y variación en los rendimientos promedio de dos grupos de 25 líneas de trigo seleccionadas en condiciones limitantes (LSCLH) y no limitantes de humedad (LSCNLH) evaluadas bajo siete ambientes. (TLS=Tlatizapán sequía; EC=Tecámac temporal; TLR= Tlatizapán riego; MS=Montecillo Sequía; Montecillo Temporal; Montecillo Riego).	93
Figura 4.3. Relación entre el rendimiento de grano con la varianza genética (a), la varianza ambiental (b), la heredabilidad (c) el coeficiente de variación genotípico (d), el coeficiente de variación fenotípico (e) y el coeficiente de variación del error experimental (f) en dos grupos de líneas M6 de trigo seleccionadas bajo condiciones limitantes de humedad (--- ○) y bajo condiciones no limitantes de humedad (— ●).....	98

Figura 5.1.	Relación entre discriminación isotópica de carbono y rendimiento de grano (a,b), rendimiento biológico (c,d) y contenido de cenizas en el grano (e,f) en 25 líneas de trigo seleccionadas en condiciones limitantes de humedad (○); 25 líneas de trigo seleccionadas en condiciones no limitantes de humedad (●) y ocho variedades testigo (■).....	128
Figura 5.2.	Relación entre el contenido de cenizas con rendimiento de grano (a, b), y rendimiento biológico (c, d) en 25 líneas de trigo seleccionadas bajo condiciones limitantes de humedad (○); 25 líneas de trigo seleccionadas bajo condiciones no limitantes de humedad (●) y 8 variedades testigo (■) evaluadas en dos localidades del Estado de México.	129

I INTRODUCCION GENERAL

El trigo harinero (*Triticum aestivum* L.) es uno de los cultivos de mayor antigüedad y dispersión en el mundo. Aproximadamente una sexta parte de la superficie cultivada a nivel mundial se destina a la producción de trigo, lo que pone en evidencia su importancia en la alimentación a través de la historia de la humanidad y se espera que cobre aun más importancia en el futuro, sobre todo en los países menos desarrollados en donde la demanda de este cereal esta en continuo aumento. En México, en las últimas décadas se han operado cambios importantes en la producción de trigo. La superficie sembrada bajo riego se ha reducido notablemente debido a la reconversión hacia cultivos más rentables, provocada por el alto costo y la escasez de agua para el riego. Como consecuencia de lo anterior, la superficie de trigo en condiciones de temporal se ha incrementado de manera sustancial y podría llegar a ocupar hasta más de dos millones de hectáreas en los estados del centro y norte del país (Villaseñor, 2000)

Sin embargo, los avances en el mejoramiento genético del trigo cultivado en ambientes de temporal o con limitaciones hídricas no han sido tan grandes como los que se han conseguido en ambientes más favorables o con disponibilidad de riego. Una de las principales razones de este hecho es que en los ambientes de temporal se presentan fuertes variaciones en la distribución e intensidad del periodo de lluvias a través de los años y las localidades, lo que ocasiona la presencia de interacción genotipo x ambiente y como consecuencia se reducen la heredabilidad y el avance genético cuando se practica selección para mayor rendimiento de grano.

Siendo el déficit de humedad uno de los principales problemas en el mejoramiento genético del trigo para condiciones de temporal, los ambientes de selección y de evaluación juegan un papel determinante en el manejo de poblaciones segregantes durante el proceso de selección y en las evaluaciones genotípicas de líneas avanzadas, ya que la selección practicada bajo condiciones limitantes de humedad suele ser difícil, pero al mismo tiempo necesaria, si se desea conocer el rendimiento potencial que puede alcanzarse en este tipo de condiciones de estrés. Por otra parte, al ser el rendimiento de grano un carácter de baja heredabilidad, resulta conveniente identificar caracteres fisiológicos alternativos que sean altamente heredables, que interaccionen poco con el ambiente y que estén genéticamente correlacionados con el rendimiento para utilizarlos como criterios de selección indirecta.

En México, una gran proporción del germoplasma que ha dado origen a las variedades comerciales de trigo se ha seleccionado bajo condiciones de riego. Sin embargo, la tendencia al incremento de la superficie de siembra en las zonas de temporal con baja precipitación, plantea la necesidad de ampliar el conocimiento sobre el aprovechamiento del germoplasma que ha sido seleccionado específicamente para condiciones limitantes de humedad. Con base a lo anterior, se planteó la realización del presente trabajo, con los objetivos generales siguientes: i) Evaluar en ambientes de temporal contrastantes la respuesta a la selección visual por el método genealógico conducida en condiciones limitantes y no limitantes de humedad sobre un compuesto irradiado de trigo de la variedad Salamanca S75; ii) estudiar el efecto del ambiente de evaluación sobre la expresión de algunos parámetros genéticos y la eficiencia de la selección indirecta para mejorar el rendimiento de grano en condiciones limitantes y no limitantes de humedad y iii) Examinar la variación en el rendimiento y discriminación isotópica de carbono en el grano en líneas avanzadas de trigo seleccionadas en ambientes contrastantes de humedad.

II REVISION DE LITERATURA

2.1. Origen del trigo

El trigo es uno de los cultivos con mayor dispersión en el mundo. Pertenece al genero *Triticum* que tuvo su origen en las tierras fértiles de Mesopotamia hace aproximadamente 10, 000 años y se considera que fue una de las primeras plantas en ser domesticadas por el hombre (Poehlman y Sleper, 1995). Las especies de *Triticum* y sus parientes más cercanos se pueden dividir en grupos diploides, tetraploides y hexaploides, con números cromosómicos $2n = 14, 28$ y 42 , respectivamente. Las especies pertenecientes al grupo de los tetraploides se han originado a partir de la cruce de dos especies diploides (*Triticum monoccocum* y *Triticum speltoides*) como lo indica su fórmula genómica $2n=4x=28$ (AA BB), mientras que el trigo hexaploide (*Triticum aestivum* L.) $2n=6x=42$ (AABBDD) se originó por la adición de un tercer genoma de la especie *Triticum tauschii*, la que actualmente se reconoce como la fuente del genoma DD (Huerta y Skovmand, 2000).

2.2. Distribución e importancia del trigo

El trigo se cultiva en la mayoría de las regiones del mundo debido a su importancia como alimento básico de la humanidad y a su enorme variabilidad genética, respuesta al fotoperiodo y temperatura, incluyendo vernalización (Slafer y Rawson 1994). Por tal motivo, no es sorprendente que este cereal se pueda cultivar en latitudes que van desde los 60° N en el norte de

Europa, hasta 40°S en América del Sur, pasando por el ecuador a través de regiones con altitudes que van desde pocos metros sobre el nivel del mar (msnm) hasta los 3000 msnm.

En el mundo se siembra en alrededor de 75 países con una producción anual que se estima es superior a los 579 millones de toneladas, destacando 25 países que por su volumen de producción les permite cubrir su demanda y exportar sus excedentes, que se estiman en más de 90 millones de toneladas. Los principales países productores de trigo en orden de importancia son: China, E.U.A., India, Rusia y Francia, los cuales aportan en conjunto aproximadamente el 50 % de la producción mundial. Los rendimientos varían considerablemente entre poco menos de 1 y más de 7 t ha⁻¹. Esta variación refleja las diferencias en los niveles de tecnificación y uso de insumos, así como también de las condiciones climáticas y edáficas (Pingali, 1999). De acuerdo con algunas proyecciones (Reynolds *et al.*, 1999), se estima que la demanda de trigo a escala mundial crecerá a una tasa de 1.3 % al año y del 1.8 % para países en desarrollo, lo que representa una demanda global aproximada de 775 millones de toneladas para el año 2020.

Esta condición se torna aún más crítica si se considera que el 90 % del área cultivable en el planeta presenta problemas de sequía y como consecuencia del deterioro ambiental, grandes regiones del mundo tienden a la desertificación (Christiansen, 1981). Bajo este contexto se espera que a mediano plazo, se necesitará producir grandes volúmenes de grano en regiones sujetas a condiciones de estrés ambiental (sequía, altas temperaturas, deficiencias nutricionales, etc.), lo que dificultará aun más la tarea de lograr satisfacer la demanda de este cereal en el futuro (Villaseñor, 2000).

El panorama en México no escapa a la tendencia observada en el mundo y se tendrán que realizar mayores esfuerzos para incrementar los niveles de producción y lograr la autosuficiencia alimentaria. De acuerdo con cifras recientes se estima que la producción nacional durante los últimos años ha fluctuado alrededor de las 800,000 ha, de las cuales aproximadamente el 70 % se cultivan bajo riego y 30 % restante en condiciones de temporal. El déficit de trigo en México es del orden de 1.35 millones de toneladas (Pingali, 1999) y de acuerdo con Villaseñor (2000) se estima que para el año 2020, México demandará 6.5 millones de toneladas, de las cuales 3.5 podrán cosecharse en áreas irrigadas y los 3 millones restantes podrán obtenerse en 1.2 millones de hectáreas de temporal, por lo que las perspectivas del cultivo de trigo en este tipo de ambientes son amplias, según los indicadores siguientes: 1) Se puede cultivar trigo en poco más de un millón de hectáreas en 16 estados de la república, en donde las condiciones climáticas son poco propicias para algunos cultivos de temporal como maíz y frijol (Villaseñor y Espitia, 1994); 2) La inversión bajo temporal con respecto a la de riego es menor, lo que permitirá alcanzar niveles de rentabilidad más adecuados (Byerlee y Longmire, 1986) y 3) Las reducciones en los costos de transporte y almacenamiento permiten que el trigo sembrado durante el verano en la región centro de México pueda ser más accesible que el importado (Villaseñor y Espitia, 2000a).

2.3. Concepto de sequía y estrés por sequía

No obstante que con mucha frecuencia se considera a la sequía como un evento raro, en realidad, es un fenómeno normal y recurrente que se presenta virtualmente en todas las zonas climáticas, pero sus características varían significativamente de una región a otra. La sequía es una

aberración temporal y difiere de la aridez en que esta última está restringida a regiones de escasa precipitación y es un factor permanente del clima (Wilhite, 1997).

Debido a que la sequía tiene un gran impacto sobre todas las actividades del hombre, este fenómeno puede definirse de acuerdo a diferentes campos de estudio *e.g.*, la hidrología, la economía, la meteorología y la agricultura, siendo los dos últimos los de mayor importancia para las actividades agropecuarias y forestales.

Desde el punto de vista meteorológico, la sequía se entiende como un periodo de tiempo en el cual la precipitación es menor que la media observada durante varios años y no es suficiente para satisfacer las necesidades de las plantas para su crecimiento y desarrollo (May y Milthorpe, 1962). Esta definición debe ser considerada específicamente para una determinada región ya que las condiciones atmosféricas que resultan en deficiencias en la precipitación varían considerablemente de una región a otra (Wilhite, 1997).

En el contexto agrícola, la sequía puede definirse como cualquier periodo durante el cual, las deficiencias de humedad en el suelo, afectan al crecimiento y desarrollo de las plantas cultivadas (Quisenberry, 1982). Estas deficiencias pueden ser consecuencia de un suministro escaso de agua o de una elevada demanda de la misma y la duración de dicho periodo determinará el nivel de daño causado a las plantas y la reducción en el rendimiento (Wilhite, 1997).

De acuerdo con Muñoz (2000), la sequía debe ubicarse como un evento meteorológico o ecológico tratando de no confundirlo con las condiciones internas de humedad de las plantas o bien con las deficiencias de humedad que se pueden inducir bajo condiciones de laboratorio o

invernadero, las cuales si bien permiten aislar un determinado efecto, no están ubicadas dentro del contexto ecológico que implica la sequía, lo que conlleva a diferenciar, como lo hacen muchos investigadores hoy en día, cuando se está induciendo una deficiencia hídrica y cuando realmente se trabaja con el evento ecológico de la sequía.

De acuerdo con Parlevliet *et al.* (1991), el estrés ocasionado por sequía es aquella condición en donde la cantidad de agua disponible es insuficiente para que las plantas presenten un crecimiento y desarrollo adecuados. Como resultado de esta deficiencia de humedad se presenta un estancamiento en el crecimiento de las plantas y como consecuencia se reduce la producción del cultivo.

El déficit de humedad en el suelo y el subsiguiente estrés de sequía suele ser poco predecible, ya que la precipitación varía considerablemente de un año a otro y de un sitio a otro, y aún cuando se tenga la misma precipitación en uno o mas años dentro de una misma localidad, su distribución puede variar durante la estación de crecimiento de un año a otro. De igual forma, la topografía y la profundidad, tipo y estructura del suelo pueden variar dentro de una misma área de cultivo y también son factores que determinan la disponibilidad de agua (Parlevliet *et al.*, 1991).

De manera general, se reconocen dos tipos de estrés por sequía: *sequía terminal*, cuando la sequía tiende a ocurrir al final de la estación de crecimiento (*e.g.* Clima Mediterráneo) y *sequía intermitente*, en donde se pueden presentar periodos con déficit de humedad durante cualquier etapa de crecimiento del cultivo (*e.g.* sequía intraestival o canícula). En ambos tipos, la duración e intensidad del estrés por sequía varía fuertemente entre años y localidades, por lo que resulta casi imposible clasificar su severidad (Quisenberry, 1982, Blum, 1988).

2.4. Resistencia a sequía

La resistencia a sequía también puede definirse de varias maneras. Sin embargo, en la mayoría de los casos se hace referencia a la capacidad que puede tener una planta para sobrevivir bajo condiciones de sequía o bien a la capacidad de la planta para producir “razonablemente”, bajo condiciones de sequía. La primera tiene que ver con aquellos casos en que una sequía prolongada reduce la población de plantas y no garantiza la productividad de una variedad o cultivar, mientras que la segunda implica la productividad, que desde el punto de vista agronómico se refiere a la parte de la materia seca, principio activo, químico o bioquímico que es aprovechada (Muñoz, 2000). De acuerdo con Hall (2001) la resistencia a sequía puede definirse como la habilidad de un cultivar para producir un mayor rendimiento económico (o sobrevivir de mejor manera) que otro cultivar cuando son sujetos a condiciones de sequía.

Utilizando la terminología propuesta por Levitt (1980), las plantas pueden presentar resistencia a la sequía activando mecanismos de *escape* o de *tolerancia*. El *escape* a la sequía usualmente está relacionado con la fenología de las plantas, en donde la precocidad les permite evadir la presencia de la sequía en las etapas más críticas del ciclo de cultivo (*e.g.* anthesis), mientras que la *tolerancia* a la sequía involucra a aquellos procesos fisiológicos que permiten a las plantas atenuar o retrasar la deshidratación de sus tejidos. En primera instancia, manteniendo el consumo de agua o reduciendo su pérdida (*evasión de la deshidratación*) y en segunda instancia *tolerando la desecación (marchites)*, usualmente mediante el ajuste osmótico. Sin embargo, es importante distinguir entre lo que significa la *resistencia* a sequía y los caracteres asociados a sequía.

2.5 Estrategias para mejorar la resistencia a sequía en trigo

Como se menciona en el párrafo anterior, el principal criterio considerado en la definición de resistencia a sequía desde un punto de vista estrictamente agronómico es el rendimiento económico (*e.g.* el rendimiento de grano). De tal manera que una variedad resistente a la sequía será aquella que alcance un rendimiento significativamente mayor que el rendimiento promedio esperado bajo condiciones específicas en donde existen limitaciones en la disponibilidad de agua para el cultivo. Si bien algunos caracteres se manifiestan de forma casi inmediata al estar la planta sometida a sequía (*e.g.* el enrollamiento de las hojas para reducir la transpiración) esto no necesariamente se ve reflejado en un mayor rendimiento.

Para cualquier cultivo y condición de manejo existe una fuerte relación lineal entre el rendimiento biológico y el agua transpirada durante la estación de crecimiento y por consiguiente existen dos mecanismos fundamentales que permiten alcanzar una mayor resistencia a la sequía: 1) la planta debe ser capaz de utilizar la mayor cantidad de agua disponible y 2) el cultivo debe ser mas eficiente para producir biomasa con el mismo nivel de agua disponible (*i.e.* mayor eficiencia en el uso del agua).

En aquellos cultivos en donde el rendimiento económico es menor al rendimiento biológico, tales como los cereales de grano pequeño, el índice de cosecha (IC), definido como la proporción entre el rendimiento de grano y el rendimiento biológico, también juega un papel importante en la determinación del rendimiento de grano en condiciones de sequía, puesto que un incremento en dicha proporción se verá reflejado en una mayor producción de grano sin aumentar los requerimientos de agua por el cultivo. Por lo tanto y de acuerdo con Passioura (1977), el

rendimiento de grano (RG) puede ser visualizado como una función del agua disponible y utilizada (UA), la eficiencia con que se fija la materia seca por unidad de agua transpirada (EUA) y la proporción del total de materia seca (usualmente de la parte aérea de la planta) que se convierte en grano (IC):

$$RG = UA \times EUA \times IC.$$

Es interesante destacar que los mejoradores invariablemente practican selección para obtener variedades de alto rendimiento bajo condiciones en donde la escasez de humedad ocurre en mayor o menor grado, por lo que esta ecuación puede aplicarse bajo cualquier contexto y por lo tanto, se puede inferir que el mejoramiento para resistencia a sequía no difiere del mejoramiento para incrementar el potencial de rendimiento, y que para elevar los incrementos en el rendimiento bajo condiciones de sequía siempre estará condicionado a elevar la producción de biomasa y el IC. En consecuencia, todos los criterios de selección deben de ser aplicados con la finalidad de mejorar a cada uno de estos dos componentes.

En cualquier caso, el rendimiento alcanzado bajo condiciones de sequía permanece entre los fitomejoradores como el principal criterio de selección. Sin embargo, su heredabilidad es relativamente baja, particularmente cuando los cultivos son sometidos a condiciones de estrés hídrico, de tal manera que la selección también deber ser aplicada sobre otros caracteres que se sabe están asociados con la resistencia a sequía, con la esperanza de que estos últimos estén menos influenciados por el ambiente que el propio rendimiento y de esta manera se logre una mayor respuesta a la selección.

2.6 Caracteres morfológicos y fisiológicos relacionados con la resistencia a la sequía en trigo

Durante los últimos años, se han identificado varios caracteres morfológicos y fisiológicos que pueden ser utilizados eficientemente como criterios de selección para resistencia a sequía en diferentes especies cultivadas. Una revisión detallada de muchos de estos caracteres, incluyendo un análisis de la relación costo-beneficio de su contribución a la resistencia a sequía en diferentes sistemas agrícolas fue presentada por Ludlow y Muchow (1990). Estos caracteres pueden ser categorizados de acuerdo a si son constitutivos (*i.e.* siempre se expresan por la planta) o son inducidos (*i.e.* solo se expresan como respuesta a las condiciones de sequía), o en algunos casos como una combinación de ambos.

Algunos caracteres que han recibido mayor atención en años recientes se enlistan en el Cuadro 2.1 (Quarrie, *et al.*, 1999). Para el caso del trigo, Richards *et al.*, (2001) indican que una vez que se ha identificado a la sequía como el principal factor que incide en los bajos rendimientos; se puede recurrir a la selección de caracteres morfológicos y fisiológicos que pueden contribuir a mejorar cada uno de los componentes de la identidad propuesta por Passioura (1977) y hacen una clasificación de los mismos de acuerdo a si contribuyen a una mayor utilización del agua disponible en el suelo, mejoran el establecimiento inicial del cultivo, elevan la eficiencia transpiratoria, o incrementan el índice de cosecha, indicando su grado de heredabilidad, interacción genotipo x ambiente y si se consideran de carácter universal o solo para ambientes específicos.

Cuadro 2.1 Algunos caracteres considerados de mayor importancia en la selección para mejorar la resistencia a sequía en trigo (adaptado de Quarrie, *et al.*, 1999)

Categoría	Carácter	Contribución [†]
Constitutivos	Fenología	EUA, IC
	Vigor inicial	UA, EUA
	Habito y arquitectura de planta	UA, EUA
	Anatomía de la hoja	EUA
	Distribución y anatomía de raíces	UA, EUA
Inducidos	Ajuste osmótico	UA
	Redistribución de asimilados	EUA, IC
	Removilización de asimilados	IC
Combinados	Senescencia de la hoja	IC
	Discriminación isotópica de C ¹³	EUA
	Retención de agua en las hojas	EUA

[†] Mejoramiento a la resistencia a sequía incrementando el consumo de agua disponible (A), la eficiencia en el uso del agua (EUA) o el índice de cosecha (IC).

2.6.1 Fenología

Uno de los principales requisitos que debe cumplir cualquier variedad en aras de alcanzar la máxima productividad, es el de presentar un adecuado desarrollo fenológico para las condiciones específicas del ambiente en que está siendo cultivada (Muchow *et al.*, 1994; Passioura, 1996; Richards, 1996.). Por ejemplo, en las regiones con clima de tipo Mediterráneo en donde el periodo de lluvias en verano es poco predecible y las temperaturas alcanzan o superan los 30°C, es de vital importancia que los cereales de grano pequeño completen su ciclo de cultivo justo antes de que se agote el agua o que las plantas sean deshidratadas por las altas temperaturas que ocurren en el verano. De tal manera que las plantas se ven forzadas a llenar su grano mientras aún se encuentra agua disponible en el suelo. Para adecuar a la fenología con el ambiente se puede

recurrir a la manipulación genética del fotoperiodo o la vernalización o modificando las prácticas de manejo (*e.g.* la fecha de siembra) para permitir que las plantas escapen de los períodos críticos y maximicen el uso de los recursos ambientales (Richards, 1996).

2.6.2 Vigor inicial

En los cereales de grano pequeño es muy importante que durante el establecimiento del cultivo se produzca un crecimiento inicial rápido para reducir la evaporación directa de la superficie del suelo (haciendo disponible mayor cantidad de agua para la transpiración de las plantas) y ejerciendo de este modo mayor competencia con las malezas. Se sabe además, que el vigor inicial también está correlacionado con un sistema radical mas profundo (Richards, 1991). En diferentes trabajos se ha documentado la variación intra e interespecífica para este carácter y se ha constatado que la cebada crece más rápido que el trigo (López-Castañeda *et al.*, 1995), y usualmente alcanza mayor rendimiento en ambientes limitantes de humedad. López-Castañeda *et al.*, (1996) identificaron algunos factores entre la germinación y la aparición de la segunda hoja que eran responsables del mayor vigor inicial en la cebada. En general, al comparar distintos genotipos de diferentes especies de grano pequeño se ha observado una correlación positiva y significativa del peso del embrión y del área foliar específica de la hoja 1 con el peso seco y la plántula (López-Castañeda *et al.*, 1996). De igual forma, se ha constatado que en el caso del trigo, la selección para un mayor tamaño de embrión está asociado con un mayor crecimiento inicial del área foliar, y con una mayor longitud y desarrollo del coleoptilo (Liang y Richards, 1994).

Como resultado de los trabajos realizados por Richards y colaboradores (Richards, *et al.*, 1998) se ha logrado transferir exitosamente el vigor inicial dentro de las variedades australianas de trigo, mediante el cruzamiento de líneas de alto rendimiento con el progenitor de Vig 18 (línea

derivada que combina un tamaño de embrión grande y alto peso foliar específico). Las líneas F₃ con mayor vigor han presentado entre un 30 y 83 % mayor área foliar a los 33 días de la siembra que sus progenitores receptores. De igual forma, el establecimiento de las plántulas bajo condiciones limitantes de humedad se ha logrado mejorar mediante la selección para mayor longitud de coleoptilo, buscando aprovechar humedad disponible en capas más profundas del suelo. Richards *et al.*, (1998) han demostrado que en trigo, el carácter coleoptilo largo (hasta de 13 cm) puede ser incorporado junto con genes de enanismo diferentes al *Rht1* y *Rht2*.

2.6.3 Hábito de crecimiento y arquitectura de la planta

El hábito de crecimiento y la arquitectura de planta son dos de los principales determinantes de: a) la eficiencia con que el cultivo intercepta la radiación incidente (y de esta forma la eficiencia de la fotosíntesis por unidad de área del suelo) y la magnitud de pérdida agua por el cultivo y por evaporación directa del suelo. En el trigo y otros cereales, caracteres como el hábito de crecimiento de la plántula, el área foliar específica, el tamaño y posición de las hojas, la altura de planta, el grado de amacollamiento, y presencia de aristas, influyen en la determinación de la eficiencia de la captación de radiación solar y la tasa de evapotranspiración (Quarrie *et al.*, 1999).

El tamaño y posición de las hojas ejercen un efecto considerable sobre la penetración de la luz solar a través del dosel. Innes y Blackwell, (1980) al seleccionar para hojas erectas en trigo encontraron que bajo condiciones de sequía, las plantas con hojas más pequeñas y erectas tuvieron mayor rendimiento debido a que permitieron una mayor penetración de luz y extendieron su periodo de duración en virtud de que las hojas de los estratos inferiores fenecieron más lentamente.

La presencia de aristas en las espigas de los cereales se ha reconocido como un carácter que contribuye a incrementar los rendimientos bajo condiciones de escasa precipitación. Evans *et al.*, (1972) encontraron que en ausencia de sequía, la contribución de las espigas a la fotosíntesis fue de un 13 % para los genotipos sin aristas y del 34 % para genotipos con aristas, mientras que bajo condiciones de sequía la contribución a la fotosíntesis fue de 24 % y 43 % respectivamente.

2.6.4 Glaucosidad y pubescencia de las hojas

En regiones áridas, las altas temperaturas que prevalecen y la fuerte insolación pueden provocar daños a las hojas (“golpe de calor”). Este efecto se puede reducir incrementando su reflectancia, lo cual conlleva a una reducción de la temperatura y del déficit de presión de vapor de las hojas y consecuentemente se reducen las pérdidas de agua en la planta (Johnson *et al.*, 1983). Esto está muy relacionado con el contenido de cera en las células epidérmicas de las hojas y su grosor. Haciendo variar la glaucosidad de las hojas de trigo, Richards, (1987) llegó a incrementar la eficiencia en el uso de agua, sin afectar a la cantidad total de agua utilizada y al índice de cosecha. Al comparar trigos con y sin cerosidad en sus hojas Richards *et al.*, (1986) encontraron que la temperatura de las hojas cerosas se redujo en 0.7°C y tuvieron menor tasa de senescencia que las hojas no cerosas sin que el incremento en la reflectancia afectara negativamente en el rendimiento por la reducción en la penetración de la radiación fotosintéticamente activa en las hojas. Sus cálculos sugieren que una reducción de 0.5°C en la temperatura de la hoja por seis horas por día debería ser suficiente para extender el periodo de llenado de grano en más de tres días, dependiendo de la disponibilidad de agua.

Ludlow y Muchow (1990) también recomiendan la selección para mayor cerosidad para condiciones de sequía intermitente y terminal. Fisher y Wood (1979) estudiaron varios caracteres

fisiológicos en 34 cultivares de trigo y encontraron que únicamente el grado de cerosidad de las hojas se correlacionó significativamente con el rendimiento de grano en condiciones de sequía.

La pubescencia de las hojas es otro carácter xeromórfico que ejerce cierto grado de protección en las hojas del calor excesivo. Las vellosidades en las hojas reducen la temperatura y la transpiración (Baldochi *et al.*, 1983). Bajo condiciones de alta temperatura y radiación solar, la pubescencia incrementa la reflectancia y reduce las pérdidas de agua incrementando la resistencia de la capa de frontera de la superficie de las hojas. Aunque el estrés por sequía puede inducir la producción de mayor número de tricomas sobre la superficie de las hojas, se ha determinado que tienen muy poco efecto sobre la resistencia de la capa de frontera (Quarrie y Jones, 1977).

2.6.5 Distribución y anatomía de las raíces

El crecimiento de las raíces invariablemente juega un papel crítico en el abastecimiento de agua hacia toda la planta. Sin embargo, debe tomarse en cuenta que la mejor estrategia para promover un mayor crecimiento radical dependerá de la demanda de agua del cultivo durante su fenología, de las características y profundidad del suelo, y de la distribución de las lluvias durante la estación de crecimiento. De tal manera, que no necesariamente la búsqueda de un sistema radical más largo y profuso para extraer la mayor cantidad de agua posible del suelo es la mejor opción, ya que por un lado se corre el riesgo de agotar el agua disponible en el perfil del suelo y destinar una mayor cantidad de asimilados para el crecimiento de las raíces en etapas críticas del ciclo de crecimiento del cultivo. De hecho, el peso de las evidencias sugiere que la distribución y estructura, y no la cantidad de raíces es lo que determina la estrategia más eficiente para extraer el agua durante la estación de crecimiento. Por ejemplo, en varios estudios se ha determinado el efecto de los genes de enanismo *Rht1* y *Rht2* sobre la partición de la materia seca hacia el sistema

radical y se ha encontrado que las plantas con menor altura son más susceptibles a la sequía que las de porte alto (Liang y Fisher, 1977). Miralles *et al.*, (1997) encontraron que los genes de enanismo *Rht1* y *Rht2* confirieron una mayor biomasa de raíces en los primeros 30 cm de suelo en plantas de trigo semienanas, lo cual se atribuyó a un mayor grosor de las raíces existentes vía mayor acumulación de los asimilados que al producto de la inhibición del crecimiento de los tallos, de tal manera que la mayor acumulación de biomasa no se vio reflejado en un incremento en la extensión y profundidad de las raíces. Estos mismos autores sugieren la conveniencia de explorar la variación genética en trigo para identificar genotipos con los genes *Rht* que tengan la capacidad de asignar los asimilados que no se aprovechan en la parte aérea de la planta hacia una mayor producción de raíces de mayor longitud. De este modo se tendría mayor acceso a la humedad disponible en las capas más profundas del suelo y consecuentemente mayor resistencia a sequía.

Otro aspecto que ha recibido mucha atención por parte de algunos fitomejoradores es reducir el diámetro de los vasos de xilema de la raíz principal del trigo, para reducir la conductividad hidráulica de las raíces (Richards y Passioura, 1981a, b). Plantas de este tipo podrían ampliar su periodo de extracción de agua del suelo durante su crecimiento vegetativo justo cuando existe mayor disponibilidad de agua en el suelo y así retardar la extracción de agua en las capas más profundas para la etapa final del ciclo de cultivo. A pesar de que la variación genética de este carácter no es muy amplia, Richards (1987) y Richards y Passioura (1989) lograron la identificación y selección de genotipos con menor diámetro de xilema, con mayor eficiencia en el uso de agua bajo condiciones de sequía y que no se vieron afectadas negativamente en sus rendimientos bajo condiciones no limitantes de humedad. No obstante, la metodología de

evaluación y selección resultan aún muy complicadas para aplicarse de manera cotidiana en programas de mejoramiento.

2.6.6 Ajuste osmótico

El estatus hídrico de los tejidos vegetales puede ser definido en forma general en términos de los dos principales componentes del potencial hídrico (Ψ_w), el potencial de soluto (Ψ_s) y el potencial de turgencia (Ψ_T):

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_T$$

El potencial hídrico representa la tensión neta promedio del agua que existe en los tejidos y presenta distintos gradientes en la planta debido a las diferencias instantáneas en la tasa de pérdida de agua del vástago hacia la atmósfera y la entrada de agua en las raíces, por lo que este componente siempre es negativo. El potencial de soluto puede identificarse como la fuerza de succión para mover el agua al interior de la célula mediante la acumulación de compuestos (solutos) en el agua disuelta dentro de la propia célula y por lo tanto también es negativo. Bajo condiciones normales de crecimiento, el valor absoluto de Ψ_s es mayor (más negativo) que el valor de Ψ_w . De tal forma que para mantener el sistema en equilibrio el potencial de turgencia normalmente es positivo, ya que esta presión es esencial para la expansión de las células en crecimiento. Conforme se desarrolla una sequía, el agua perdida en los tejidos del vástago por evaporación excede al suministro de agua por las raíces y esto da lugar a una pérdida en el contenido neto de agua de la célula y por lo tanto aumenta la concentración de solutos. Sin embargo, este incremento en Ψ_s no contribuye al mantenimiento de la turgencia y el crecimiento por expansión gradualmente disminuye conforme la turgencia declina. Para contrarrestar esta tendencia, la turgencia se puede mantener en cierto grado durante la deshidratación de los tejidos

activando la acumulación de solutos en la célula (haciendo Ψ_s más negativo). A este proceso se le conoce como ajuste osmótico.

Algunos estudios (*e.g.* Morgan y Condon, 1986) han demostrado que el ajuste osmótico no tiene efecto sobre la eficiencia en el uso del agua, pero bajo condiciones limitantes de humedad ayuda a elevar el rendimiento incrementando la cantidad de agua transpirada por la planta.

En el caso particular del trigo, Morgan y colaboradores (Morgan 1977, 1983, 1995; Morgan y Condon, 1986; Morgan *et al.*, 1986) han realizado trabajos extensivos para explorar la variación genética para ajuste osmótico y han demostrado que las líneas seleccionadas para alto ajuste osmótico superaron significativamente en rendimiento a aquellos genotipos que no presentaron este carácter cuando fueron evaluados en condiciones de sequía.

2.6.7 Redistribución y removilización de asimilados

La modificación de la distribución de los asimilados fijados por la planta puede estar implícita en varios de los caracteres discutidos anteriormente. Por ejemplo, si se modifica el sistema radical de tal manera que se produzca un menor número de raíces en las capas más superficiales del suelo, entonces la planta dependerá más de la humedad que extraiga en las capas más profundas del suelo y quedarían mayor cantidad de asimilados disponibles para el desarrollo de la parte aérea. Richards, (1987) calculó que si un 5 % de los asimilados de la raíz se desviarán hacia el vástago se incrementaría en un 50 % la biomasa de la parte aérea después de 100 días de crecimiento exponencial, de tal forma que un genotipo que distribuya menos asimilados hacia la raíz tendría mayor eficiencia en el uso del agua y su dosel sombrearía más rápido al suelo.

Austin (1994) ha sugerido que el incremento en el índice de cosecha en los cereales de grano pequeño puede ser bastante limitado y considera que se podría dar un incremento hipotético del 49 % (típico de los cultivares modernos de alto rendimiento) al 62 %, en ausencia de cualquier incremento de biomasa en la parte aérea (equivalente a un aumento del 26 % en el rendimiento de grano) y concluye además que con este incremento en el IC se tendrían plantas de porte demasiado bajo (reduciéndose así la intercepción de la radiación) o con tallos demasiado delgados (viéndose así incrementada la susceptibilidad al acame), por lo que un incremento del 62 % en el IC resulta poco realista.

Bajo condiciones de sequía, la disponibilidad de asimilados durante el periodo de llenado de grano se torna bastante crítica, ya que en tales circunstancias un genotipo que movilice más reservas del tallo será capaz de prolongar por más tiempo el llenado de grano. Blum y colaboradores (Blum *et al.*, 1983a, b, 1991) han demostrado que bajo condiciones de sequía, la disponibilidad de las reservas del tallo en trigo durante el periodo de llenado de grano es un factor determinante del rendimiento y que a través de la aplicación de algunos compuestos químicos (*e.g.* clorato de sodio o ioduro de potasio) durante la etapa de anthesis es factible la selección inducida para una movilización de las reservas del tallo. Adicionalmente, se ha determinado que en el trigo existe variabilidad genética para este carácter y es heredable (Blum *et al.*, 1991)

2.6.8 Senescencia de las hojas

El llenado de grano en trigo depende en gran medida de la removilización de asimilados, por lo que la tasa de senescencia es potencialmente un factor determinante del tamaño final del grano. De tal forma que bajo condiciones de sequía, el retraso o disminución de la senescencia de las

hojas permite obtener mayores rendimientos, asegurando que las hojas se encuentren fotosintéticamente activas por más tiempo (Quarrie *et al.*, 1999).

Richards (1984) demostró que en trigo, la selección para una mayor glaucosidad se tradujo en un mayor rendimiento de grano bajo condiciones de sequía, debido en parte a que las líneas con hojas más cerosas tuvieron mayor duración del área foliar al estar menos expuestas al estrés por temperatura. Sin embargo, Blum (1988) considera que este carácter no tiene mucho valor en trigo debido a que la no senescencia para extender el periodo de traslocación de asimilados y la utilización de reservas del tallo son mutuamente excluyentes. Ludow y Muchow (1990) recomiendan extender el mantenimiento del área foliar (“stay green”) bajo condiciones de sequía intermitente, pero no en condiciones de sequía terminal donde este carácter se asocia con un bajo potencial de rendimiento (Rosenow *et al.*, 1983).

2.6.9 Discriminación isotópica de carbono

La discriminación entre ^{12}C y ^{13}C en los tejidos de las plantas se encuentra inversamente relacionada con la eficiencia en el uso del agua (EUA). La teoría desarrollada por Farquhar *et al.* (1982) se puede resumir en la siguiente expresión:

$$\alpha = 1.0044 \left(\frac{p_a - p_i}{p_a} \right) + 1.027 \left(\frac{p_i}{p_a} \right)$$

α = efecto general isotópico

1.0044 = efecto isotópico debido a la difusión de CO_2 en el aire (relación entre las conductancias de $^{12}\text{CO}_2$ y $^{13}\text{CO}_2$)

1.0270 = efecto isotópico debido a la eficiencia de la carboxilación (discriminación bioquímica isotópica)

p_a = presión atmosférica parcial de CO_2

p_i = presión interna parcial de CO_2

Discriminación de ^{13}C , $\Delta = \alpha - 1$

Valores altos de EUA arrojan valores de $p_i \rightarrow 0$, $\alpha \rightarrow 1.0044$ y Δ es pequeño.

Valores bajos de EUA arrojan valores de $p_i \rightarrow p_a$, $\alpha \rightarrow 1.0270$ y Δ es grande

Por lo tanto, la discriminación ^{13}C (Δ) en los tejidos se convierte en una medida integral de la EUA durante el desarrollo de ese tejido. De esta forma, Δ puede utilizarse como criterio de selección para mejorar la EUA mediante el análisis de hojas, tallos o semillas muestreadas durante o al final del ciclo de crecimiento. En diferentes trabajos se ha encontrado una amplia variabilidad genética para Δ y se ha demostrado que es un carácter altamente repetible a través de localidades y años (*i.e.* presenta baja interacción genotipo x ambiente). Esto hace que sea un carácter muy atractivo para los fitomejoradores en busca de incrementar la EUA (Richards y Condon, 1993)

En diferentes estudios se ha demostrado que la EUA está negativamente correlacionada con Δ (*e.g.* Farquhar *et al.*, 1989; Hubick y Farquhar, 1989; Johnson *et al.*; 1990, Turner, 1993). En ambientes limitantes de humedad, los genotipos con bajo Δ deberían tener mayor biomasa y por lo tanto mayor potencial de rendimiento, asumiendo que todos los genotipos utilizaran la misma cantidad de agua para la transpiración (Richards, 1996). De hecho la selección para mayor EUA (Passioura, 1977) o bajo Δ (Craufurd *et al.*, 1991) se ha propuesto como una estrategia de mejoramiento en este tipo de ambientes. Sin embargo, los valores de Δ a menudo se correlacionan positivamente con el rendimiento de grano y/o biomasa total en trigo (Condon *et al.*, 1987, Araus *et al.*, 1997; Morgan *et al.*, 1993b, Sayre *et al.*, 1995) bajo condiciones limitantes y no limitantes de humedad.

Desde un punto de vista agronómico, una relación positiva entre Δ y el rendimiento se puede presentar si las plantas no son capaces de utilizar toda el agua disponible en el suelo. Asumiendo la misma fenología, un genotipo con alto valor de Δ será capaz de sostener un alto nivel de transpiración. Por lo tanto, Δ puede ser considerado como un indicador de la EUA, pero también depende del agua transpirada por el cultivo, la cual de hecho es el primer parámetro de la identidad propuesta por Passioura (1977). La asociación positiva entre Δ y el rendimiento también sugiere que las variaciones en conductancia estomática más que la capacidad fotosintética intrínseca son predominantes en la determinación de Δ (Romagosa y Araus, 1991; Condon *et al.*, 1992).

Desafortunadamente, en la actualidad la determinación de Δ en los tejidos vegetales resulta muy costosa, por lo que no parece ser un criterio de selección aplicable cuando se manejan grandes poblaciones de líneas segregantes. No obstante, se han sugerido algunos caracteres sustitutos de Δ como el contenido de cenizas (Masle *et al.*, 1992; Mayland *et al.*, 1993) y la reflectancia infrarrojo-cercana (Clark *et al.*, 1995). La utilización de estos caracteres alternativos podría utilizarse en generaciones tempranas, para identificar genotipos o líneas sobresalientes y utilizar a Δ como criterio de selección en líneas avanzadas.

2.6.10 Combinación de caracteres

Cuando se realiza selección dentro de poblaciones segregantes, es muy frecuente que se tenga en mente un *arquetipo* que mantenga una combinación ideal de los caracteres que se pretende incorporar o retener en una nueva variedad o cultivar. De acuerdo con Ludlow y Muchow (1990) bajo condiciones de sequía terminal e intermitente, la fenología debe ser considerada como el primer criterio de selección para tratar de evitar que las plantas sean sometidas a un fuerte estrés

hídrico en las etapas críticas del ciclo de cultivo y enseguida otros criterios o caracteres (*e.g.* ajuste osmótico; longitud y densidad de raíces, duración del área foliar). En el caso del trigo, Reynolds *et al.*, (2001) establecieron un modelo conceptual de planta para alcanzar mayor tolerancia a sequía que incluye entre otros caracteres: mayor tamaño de semilla (embrión) y longitud de coleoptilo (para mejorar el establecimiento del cultivo) mayor cobertura inicial del suelo y biomasa en pre-antesis (reducción de la evaporación directa del suelo); mayor acumulación de reservas en el tallo, removilización de asimilados y fotosíntesis en la espiga (para promover el llenado de grano durante periodos de estrés hídrico después de la antesis), mayor conductancia estomática (como un criterio indicativo de que las raíces están extrayendo agua de las capas más profundas del suelo); ajuste osmótico (mantenimiento de las funciones celulares a bajos potenciales hídricos), caracteres anatómicos de la hoja (*e.g.* cerosidad, pubescencia, enrollamiento, grosor de la hoja); alta sobrevivencia de macollos y duración del área foliar (*stay green*).

Cuando se realiza selección simultánea para dos o más caracteres puede ser que la expresión de uno de ellos inhiba la expresión de otro u otros caracteres, lo que dificulta el proceso de identificación de los mejores genotipos y reduce la respuesta a la selección. Bajo estas condiciones, los beneficios de la selección por caracteres múltiples no son estrictamente aditivos (Quarrie, *et al.*, 1999). Sin embargo, existen algunos caracteres que contribuyen de manera distinta al rendimiento, (como se establece en la identidad de Passioura, 1977) y que pueden acumular sus efectos benéficos. Por ejemplo, algunos caracteres altamente heredables y que no tienen efectos pleiotrópicos como son: el ajuste osmótico que ayuda a mantener la integridad del protoplasma celular y la actividad metabólica de la célula; la baja tasa de discriminación de ^{13}C que determina una alta eficiencia en el uso del agua y la removilización de asimilados, que

contribuye a un mayor índice de cosecha, resultan complementarios y si se logran incorporar a genotipos de alto potencial de rendimiento y fenología adecuada, su efecto conjunto se vería manifestado en mayores rendimientos bajo condiciones de sequía (Quarrie *et al.*, 1999).

2.7 El ambiente de selección

Uno de los principales objetivos dentro de un programa de mejoramiento convencional es identificar líneas superiores a partir de ensayos de selección en donde se evalúa una gran cantidad de progenies segregantes; para posteriormente ser evaluadas en ensayos subsecuentes hasta ser liberadas como variedades comerciales. Usualmente, este tipo de ensayos se conducen en ambientes representativos del área hacia la que se pretende introducir nuevos materiales. Al respecto, Jackson (2001) señala que cuando se realiza selección para ambientes adversos, los factores limitantes pueden ser considerados como objetos de selección si: 1) Son económicamente importantes (*i.e.* están presentes u ocurren con mucha frecuencia y tienen un fuerte impacto sobre la productividad de un cultivo en una determinada región) y 2) Existe variación genética para la respuesta hacia ese factor (*i.e.* la presencia de ese factor permite hacer una discriminación efectiva entre el material genético sujeto a evaluación).

La elección de las condiciones ambientales que maximizan la precisión con la que se puede identificar a un genotipo a través del fenotipo es una decisión muy importante para el fitomejorador. En el contexto del mejoramiento para condiciones de sequía existe cierta controversia sobre si la precisión con que se pueden clasificar los genotipos es mayor en presencia o no del estrés hídrico (Gallais, 1984; Blum, 1985; Ceccarelli, 1987). Esta controversia

se centra en el hecho de que normalmente la magnitud relativa de las diferencias genéticas (comparadas con las diferencias ambientales) es mayor cuando las condiciones ambientales son más favorables, por lo que se esperaría que la selección para rendimiento resultara más fácil y efectiva cuando las plantas no están sometidas al estrés hídrico. Sin embargo, esta suposición implica que aquellas variedades con alto potencial de rendimiento expresarán dicha superioridad, independientemente del ambiente en donde sean cultivadas. Por otro lado, cuando las condiciones ambientales son demasiado adversas para que pueda expresarse el potencial de rendimiento de los genotipos, las posibilidades de elevar los rendimientos mediante el mejoramiento genético serían extremas y cualquier aumento en la productividad del cultivo estaría basado en la introducción o mejora de las prácticas agronómicas (Acevedo y Ceccarelli, 1989).

Al respecto, Ceccarelli (1989) señala que no es la magnitud de las diferencias genéticas sino la consistencia de dichas diferencias a través de los ambientes lo que juega un papel más determinante para decidir cual debe ser el ambiente óptimo de selección. Este argumento está soportado por los resultados que obtuvo al evaluar grupos de líneas de cebada en ambientes contrastantes de humedad, en donde observó que si bien es cierto que las diferencias genotípicas entre las líneas eran mayores cuando se evaluaron en ambientes favorables, dichas diferencias resultaban poco consistentes cuando la evaluación se hacía en ambientes con alto déficit de humedad.

En el caso del mejoramiento genético del trigo para regiones de temporal de México, Moreno y Villaseñor (1993) plantearon un esquema de selección en generaciones segregantes denominado método masal rotatorio, en el que a través de la humedad disponible en el suelo (humedad residual, temporal crítico o riego restringido) se crean ambientes de selección en donde amplias

poblaciones de líneas F₂ se someten a condiciones extremas de sequía y conforme se avanza hacia la homocigosis se mejoran las condiciones de humedad y fertilidad del suelo para seleccionar hacia caracteres agronómicos y fitopatológicos importantes. Aplicando este procedimiento se ha logrado identificar líneas con buenas características agronómicas y tolerantes a sequía que se han liberado como variedades comerciales aptas para siembras en ambientes críticos (Villaseñor y Espitia, 2000b)

2.8 Respuesta a la selección indirecta

La teoría de la respuesta correlacionada a la selección o selección indirecta fue desarrollada por Falconer en 1952 (Falconer y Mackay, 1996), y esta basada en el supuesto de que el comportamiento de un mismo genotipo en dos ambientes distintos, (e.g. E₁ y E₂) puede verse como dos caracteres separados pero potencialmente correlacionados. Si el objetivo fuera mejorar el comportamiento en el ambiente E₁, la selección se podría efectuar directamente en E₁ o indirectamente en el ambiente E₂. La eficiencia relativa de las dos estrategias depende de la correlación genética entre el comportamiento de los genotipos en E₁ y E₂ (r_G) y la repetibilidad o heredabilidad en sentido amplio de cada ambiente (H₁, H₂), de tal forma que la respuesta correlacionada predicha (CR) en E₁ para la selección indirecta en E₂ con relación a la respuesta directa (DR) en E₁ estaría dada por la siguiente expresión:

$$CR / RD = r_G \sqrt{\frac{H_2}{H_1}}$$

Atlin y Frey (1990) señalan que no se puede tomar una decisión *a priori* sobre los meritos relativos de la selección directa e indirecta sin considerar conjuntamente H₁, H₂ y r_G. La selección directa será mas efectiva cuando la repetibilidad en E₁ es alta y cuando la interacción genotipo x

ambiente sea suficientemente grande como para que r_G sea baja. Sin embargo, aun si dicha interacción es grande, la selección indirecta puede ser mas efectiva si la precisión con que se estima a las medias genóticas en E_1 es menor que en E_2 .

La selección indirecta será más efectiva cuando CR/RD sea mayor a 1.0. Esta situación resulta cuando la heredabilidad del carácter es mayor en el ambiente E_2 y la correlación genética r_G es cercana a 1.0. Sin embargo, si la heredabilidad en el ambiente E_1 es mayor que en E_2 , o si r_G es baja, entonces la selección directa en E_1 será superior (Cuadro 2.2).

Cuadro 2.2 Respuesta a la selección indirecta predicha para un ambiente E_1 cuando la selección se practica en un ambiente E_2 (CRE_2/RE_1), para diferentes relaciones entre las heredabilidades de dos ambientes (H_1, H_2) y correlaciones genéticas entre los dos ambientes (r_G).

$\frac{H_2}{H_1}$	r_G			
	1.00	0.75	0.50	0.25
	----- CRE ₂ /RE ₁ -----			
0.10	0.32	0.24	0.16	0.08
0.25	0.50	0.38	0.25	0.12
0.50	0.71	0.53	0.35	0.18
1	1.00 [†]	0.75	0.50	0.25
2	1.41	0.87	0.58	0.29
4	2.00	1.50	1.00	0.50
10	3.16	2.37	1.58	0.79

[†] Los números en negritas indican aquellos casos en que la selección indirecta en el ambiente E_2 podría ser igual o superior a la selección directa en el ambiente E_1 .

Para confirmar la eficiencia de la selección indirecta normalmente se recurre a la evaluación simultánea de genotipos en ambientes de baja y alta productividad. Por ejemplo, Atlin y Frey (1989) estimaron la efectividad de la selección directa versus la selección indirecta para

rendimiento de grano en una muestra aleatoria de 116 líneas homocigóticas de avena cultivadas en ambientes de bajo o alto nitrógeno (N) y bajo o alto fósforo (P). Sus resultados demostraron que la selección para rendimiento en ambiente de bajo P debería ser hecha en este mismo tipo de ambiente, mientras que la selección para bajo N podría realizarse también en condiciones de alto N. Esto se explica según los mismos autores por el hecho de que la correlación genética entre los ambientes de alto y bajo P fue relativamente baja (0.52) , mientras que entre los ambientes de alto y bajo N fue alta (1.08). Contrariamente a lo esperado, la heredabilidad en ambientes de bajo P fue mayor que en los de alto P (0.40 y 0.21, respectivamente) mientras que en ambientes de alto N y bajo N la heredabilidad del rendimiento fue muy similar en ambos ambientes (0.32 y 0.38 respectivamente). Debido a que la heredabilidad suele ser mayor en ambientes de alta productividad se esperaría una mayor respuesta a la selección cuando no se tienen restricciones de tipo ambiental. Sin embargo, esto no garantiza que la selección practicada en este tipo de condiciones produzca avances genéticos cuando los genotipos se evalúan en ambientes limitantes (Atlin y Frey, 1990; Evans, 1993, p. 165, 297).

La selección indirecta también puede utilizarse cuando se aplica la selección sobre caracteres fisiológicos que están correlacionados con el rendimiento. Una vez que se han identificado aquellos caracteres que tienen mayor respuesta a los factores limitantes, se pueden utilizar como criterios de selección indirecta dentro de poblaciones de progenies segregantes o en la definición de objetivos para actividades de introgresión (Jackson, 2001).

La respuesta genética para rendimiento usando otro carácter como criterio de selección indirecta puede ser predicha usando la siguiente expresión (Falconer y Mackay, 1996):

$$CR = ih_x \cdot r_G \cdot \sigma_{GY}$$

Donde CR es la respuesta correlacionada para el rendimiento, a partir de la selección basada sobre el carácter x; i es el diferencial de selección estandarizado; h_x es la raíz cuadrada de la heredabilidad del carácter x; r_G es la correlación genética entre el rendimiento (Y), y el carácter x; y σ_{GY} es la desviación estándar genética del rendimiento.

Esta expresión, sugiere que la utilización de un carácter fisiológico o morfológico como criterio de selección indirecta para el rendimiento será efectiva solo en aquellas circunstancias en donde la heredabilidad del carácter x (*i.e.* la proporción de la varianza genética sobre el error y la varianza de la interacción G x E) es alta y su correlación genética con el rendimiento se acerque mas a 1.0.

Para que un carácter sea relevante en programas de selección, es importante que su heredabilidad y correlaciones genéticas sean estimadas en poblaciones representativas del tipo de variedades que se pretenden obtener o mejorar, ya que este tipo de parámetros difieren de una población a otra. De tal forma que si se estudia una población atípica se corre el riesgo de obtener información irrelevante o sesgada (Falconer y Mackay, 1996). Por ejemplo, el uso de genotipos de origen diverso podría ser la causa de obtener estimaciones de varianzas genéticas, heredabilidades y probablemente correlaciones genéticas de mayor magnitud a las que se esperaría obtener en poblaciones más homogéneas de líneas avanzadas. De igual manera, las estimaciones de estos parámetros genéticos pueden ser muy diferentes si se obtienen de poblaciones de líneas avanzadas o en etapas iniciales de segregación y selección (Jackson, 2001).

En la práctica, existen pocos casos en donde aplicando únicamente la selección indirecta ha resultado más efectiva que la selección directa para rendimiento. Sin embargo, algunas veces es

posible identificar caracteres que tienen todos los atributos deseados: alta heredabilidad, alta correlación genética con el rendimiento y bajo costo de medición. Algunos ejemplos en donde ha resultado exitosa la aplicación de la selección indirecta para mejorar el rendimiento en ambientes limitantes de humedad en maíz fueron reportados por Fischer *et al.*, (1989) y Bolaños y Edmeades (1993a, b), en donde las ganancias en el rendimiento bajo condiciones severas de estrés hídrico fueron mayores usando la selección simultánea para caracteres como: el intervalo entre antesis y floración femenina (AFF), la extensión relativa de las hojas y la duración del área foliar, que el rendimiento *per se*.

2.9 Conclusiones

A partir del análisis de la información consultada se pueden establecer a manera de conclusiones los siguientes comentarios:

La sequía es un fenómeno recurrente que afecta severamente la producción de los cultivos en todo el mundo y en el caso particular de México es uno de los principales factores que inciden en los bajos rendimientos en las regiones de temporal. Para abastecer la creciente demanda de trigo en México, será necesario recurrir a mediano plazo a la siembra de este grano básico en regiones en donde las condiciones ambientales son poco propicias para otros cultivos, buscando una mayor rentabilidad y cercanía a los centros de acopio, haciéndolo de este modo más accesible que el trigo importado.

Para elevar los rendimientos en condiciones de temporal crítico es necesario lograr un mayor entendimiento de los mecanismos fisiológicos y prácticas de manejo que propician un mejor

aprovechamiento del agua disponible y contribuyen a elevar la producción de grano por unidad de superficie. Las evidencias acumuladas en los últimos años indican que para el caso particular del trigo y otros cereales de grano pequeño existen diversos caracteres morfológicos y fisiológicos que favorecen una mayor utilización y eficiencia en el consumo de agua, así como una mayor producción de biomasa e índice de cosecha. Algunos de ellos son más heredables que el propio rendimiento y relativamente fáciles de estudiar, por lo que pueden formar parte de los criterios de selección para acelerar los avances genéticos y obtener más y mejores variedades para zonas con escasa precipitación.

En el pasado algunos caracteres que se empleaban como criterios de selección para medir la resistencia a sequía estaban más relacionados con la capacidad de los cultivos para sobrevivir a bajos niveles de humedad disponible en el suelo y en los tejidos de la planta, que con un mayor rendimiento económico. En la actualidad el avance genético en condiciones limitantes de humedad sigue siendo más lento en comparación al obtenido en ambientes menos restrictivos. Sin embargo, ha ganado mayor aceptación la utilización de caracteres fisiológicos como criterios de selección indirecta para obtener variedades con mayor adaptación y capacidad productiva en ambientes de sequía o temporal crítico.

Se reconoce a la fenología como uno de los principales aspectos que debe estar en concordancia con el ambiente en donde se establece y desarrolla el cultivo y que más impacto tiene en la búsqueda de altos potenciales de rendimiento. Se han identificado algunos caracteres promisorios como el vigor inicial para lograr un mejor establecimiento del cultivo y mayor aprovechamiento del agua disponible en las etapas iniciales del crecimiento, existen evidencias de que la selección hacia otros caracteres constitutivos e inducidos por la sequía, como son la arquitectura de la

planta, la anatomía de las hojas y de las raíces, la distribución y removilización de asimilados y el ajuste osmótico, han mostrado resultados exitosos en la búsqueda y conformación de mejores tipos de planta para el máximo aprovechamiento de la humedad disponible y mayor eficiencia en la conversión de biomasa al rendimiento de grano. Se destaca la utilidad que han tenido algunos caracteres integrativos como la discriminación isotópica de ^{13}C , para identificar y seleccionar de manera más rápida e indirecta a genotipos con mayor eficiencia en el uso del agua y alto potencial de rendimiento.

La teoría de la selección indirecta puede utilizarse provechosamente en el mejoramiento para resistencia a sequía, en el diseño de estrategias para identificar ambientes óptimos de evaluación y selección en poblaciones segregantes y líneas avanzadas, así como para la identificación de caracteres correlacionados con el rendimiento y su eficiencia como criterios de selección adicionales al propio rendimiento.

III RESPUESTA A LA SELECCIÓN EN LINEAS DE TRIGO SELECCIONADAS EN AMBIENTES LIMITANTES Y NO LIMITANTES DE HUMEDAD

SELECTION RESPONSE OF WHEAT LINES SELECTED IN WATER STRESS AND NON-WATER STRESS ENVIRONMENTS

Resumen

Cuando se hace mejoramiento genético en trigo para condiciones de temporal con restricciones de humedad, es importante identificar el tipo de ambiente bajo el cual se someterán a selección las generaciones segregantes para permitir la expresión y fijación de la mayor cantidad de genes relacionados con mayor potencial de rendimiento y tolerancia a sequía. En el presente trabajo se evaluó la respuesta a la selección en poblaciones de líneas de trigo derivadas de un compuesto irradiado de la variedad Salamanca S-75 que fueron seleccionadas por el método genealógico de la generación M₂ a la M₃ en ambientes limitantes de humedad (C₁, C₂) y posteriormente de la generación M₄ a M₆ en ambientes con limitaciones de humedad (C_{3S}, C_{4S}, C_{5S}) y sin limitaciones de humedad (C_{3H}, C_{4H}, C_{5H}). De cada uno de los ocho ciclos de selección se evaluaron 25 líneas en dos ambientes de temporal con limitaciones de humedad (Tecámac, Edo. de México) y sin limitaciones de humedad (Montecillo, Edo. de México). La selección aplicada en el compuesto irradiado de la variedad Salamanca S-75 en ambientes limitantes y no limitantes de humedad permitió aprovechar la variabilidad genética inducida, lográndose avances genéticos significativos en el rendimiento de grano y otros caracteres agronómicos. En los dos ambientes de evaluación se manifestaron mayores avances genéticos dentro los grupos de líneas seleccionadas bajo condiciones no limitantes de humedad (C_{3H}, C_{4H}, C_{5H}). En trigo, la selección en ambientes con y sin limitaciones de humedad para la selección y evaluación final de las líneas puede ampliar la posibilidad de obtener genotipos con mayor rendimiento y adaptabilidad a condiciones de temporal

Palabras clave: *Triticum aestivum* L., resistencia a sequía, variabilidad inducida, ambientes de selección

Summary

In wheat breeding for dryland conditions is important to identify what kind of environment is most appropriate to apply selection into segregating generations, in order to fix more genes related with high yield potential and drought tolerance. In this study, selection response was evaluated in populations of wheat lines derivate from an irradiated composite of the variety Salamanca S-75. Lines were selected by genealogical method from M₂ to M₃ generations in water limited conditions (C₁, C₂) and from M₄ to M₅ under water limited conditions (C_{3S}, C_{4S}, C_{5S}) or non-water limited conditions (C_{3H}, C_{4H}, C_{5H}). 25 lines from each selection cycle were evaluated in two contrasting rainfed environments with water deficit (Tecamac, Edo. de Mexico) and non-water deficit (Montecillo, Edo. de Mexico). Selection carried out under water stress and non water stress environments into Salamanca S-75 variety allowed to make use of induced genetic variability, to obtain higher genetic advances in grain yield and others agronomic traits. Genetic advances were most evident in Montecillo, where lines selected under non-water stress conditions (C_{3H}, C_{4H}, C_{5H}) produced high yields than lines selected under continuous water stress regimen. Selecting segregating lines and testing of advanced lines, both under water stress and non water stress environments, is the most effective way to develop wheat germplasm with high yield potential and more adaptation to rainfed environments.

Index word: *Triticum aestivum* L., drought resistance, induced variability, selection environments

3.1. Introducción

El trigo se reconoce como una especie autógama y por lo tanto la aditividad es el tipo de acción génica más factible de aprovecharse mediante la selección. En tanto no se cuente con otros mecanismos de recombinación eficientes o se identifiquen patrones heteróticos que permitan la formación de híbridos, la obtención de líneas puras seguirá siendo la principal estrategia para la generación de nuevas variedades (Mackey y Qualset, 1986). En este caso, la expresión de la varianza genética aditiva juega un papel importante, ya que al aprovecharse permite conjuntar genes favorables a través de la selección en las diferentes generaciones segregantes (Villaseñor y Espitia, 2000c).

Para maximizar la respuesta a la selección, es necesario disponer de suficiente variabilidad genética de la especie que sea de interés particular. En el caso del trigo, el método de recombinación es el que ha sido más ampliamente utilizado para generar o ampliar la variabilidad genética (Moreno y Villaseñor, 1993). Sin embargo, la introducción de nuevos genes en las poblaciones sometidas a la inducción de mutaciones también ha mostrado ser una herramienta útil para ampliar la variabilidad y mejorar caracteres de herencia cuantitativa como el rendimiento de grano, sin modificar otras características importantes de la variedad original (Cervantes y Cervantes, 1996).

Otro de los aspectos que tienen gran importancia en la respuesta a la selección y ganancia genética para un mayor rendimiento es el ambiente de producción bajo el cual se someterán a selección las diferentes generaciones segregantes; sobre todo cuando hace mejoramiento para

condiciones poco favorables, en donde se busca fijar diversas características a través de las generaciones al seleccionarse en diferentes ambientes (Ramage, 1987).

Diversos trabajos señalan la controversia que existe acerca de las condiciones que debe tener el ambiente donde se llevará a cabo la selección cuando se hace mejoramiento para resistencia a sequía. Sobre este aspecto existen dos grandes corrientes de opinión: la primera sostiene que los genotipos deben ser evaluados bajo las condiciones específicas en donde finalmente serán cultivados. Ceccarelli, (1989) es partidario de seleccionar en condiciones de sequía, sin embargo, al reducirse la heredabilidad en este tipo de ambientes, la respuesta a la selección resulta más lenta. La segunda corriente afirma que los genotipos deben ser evaluados bajo condiciones óptimas de cultivo, bajo el supuesto de que podrán expresar su verdadero potencial de rendimiento y su heredabilidad será maximizada (Allen *et al.*, 1978; Braun *et al.*, 1992, Richards, 1996.). Sin embargo, se ha señalado que esta estrategia no escapa a la presencia de interacción genotipo x ambiente, corriéndose el riesgo de seleccionar genotipos que aun cuando expresan un alto potencial de rendimiento en condiciones óptimas, no necesariamente tendrán una buena respuesta al cultivarse en condiciones de sequía (Calhoun *et al.*, 1994; Ceccarelli, 1996).

Al ser el déficit de humedad uno de los principales problemas del trigo de temporal, el manejo de las poblaciones segregantes adquiere mayor relevancia. Al respecto, Blum (1988) indica que seleccionar para resistencia a sequía en generaciones tempranas (F_2 o F_3) resulta muy difícil debido a la gran variación que se presenta a nivel de planta individual, por lo que recomienda que la selección se haga en familias por surco, dando preferencia a la selección para mejores características en las etapas iniciales de segregación. Algunos autores como Rajaram (1991) y van Ginkel (1994) son partidarios de esta estrategia, mientras que Moreno y Villaseñor (1993)

dan prioridad a las condiciones de sequía en F_2 y F_3 , y conforme se avanza a homocigosis, recomiendan hacer las evaluaciones sin restricciones de humedad en el suelo. Por su parte, Segovia *et al.* (1991) recomiendan la selección en condiciones de estrés hídrico, ya que al comparar la eficiencia de la selección masal visual estratificada con recombinación llevada a cabo durante siete ciclos en ambientes de riego (SMVCR-R) y sequía (SMVCR-S), encontraron que la SMVCR-S resultó más eficiente para incrementar el rendimiento de grano en ambientes con y sin limitaciones de humedad. Mas recientemente, Kirigwi *et al.*, (2004) evaluaron cuatro poblaciones que abarcaron 600 líneas de trigo seleccionadas bajo cuatro estrategias de selección en ambientes con y sin limitaciones de humedad; y concluyen que las líneas seleccionadas de manera continua en ambientes con alto o bajo déficit de humedad produjeron los mayores rendimientos en los ambientes de evaluación con mayor estrés de sequía y que la selección alternante en ambientes de alto y bajo rendimiento es una buena estrategia para desarrollar germoplasma de trigo adaptado a ambientes en donde se presenta sequía intermitente.

En México, una buena parte del germoplasma que ha dado origen a las variedades comerciales de trigo se ha seleccionado bajo condiciones de riego. Sin embargo, la tendencia al incremento de la superficie de siembra en las zonas de temporal plantea la necesidad de ampliar el conocimiento sobre el aprovechamiento del germoplasma que ha sido seleccionado expofeso para ambientes con restricciones de humedad. En el presente trabajo, se tuvieron los objetivos siguientes: i) Evaluar en dos ambientes de temporal contrastantes la respuesta a la selección por el método genealógico realizada en condiciones limitantes y no limitantes de humedad sobre un compuesto irradiado de trigo de la variedad Salamanca S75, y ii) Conocer las modificaciones que sufrieron las generaciones segregantes sobre algunos caracteres morfológicos y componentes del rendimiento al someterse a selección en ambientes de humedad contrastantes.

3.2 Materiales y Métodos

3.2.1 Material genético

3.2.1.1 Antecedentes

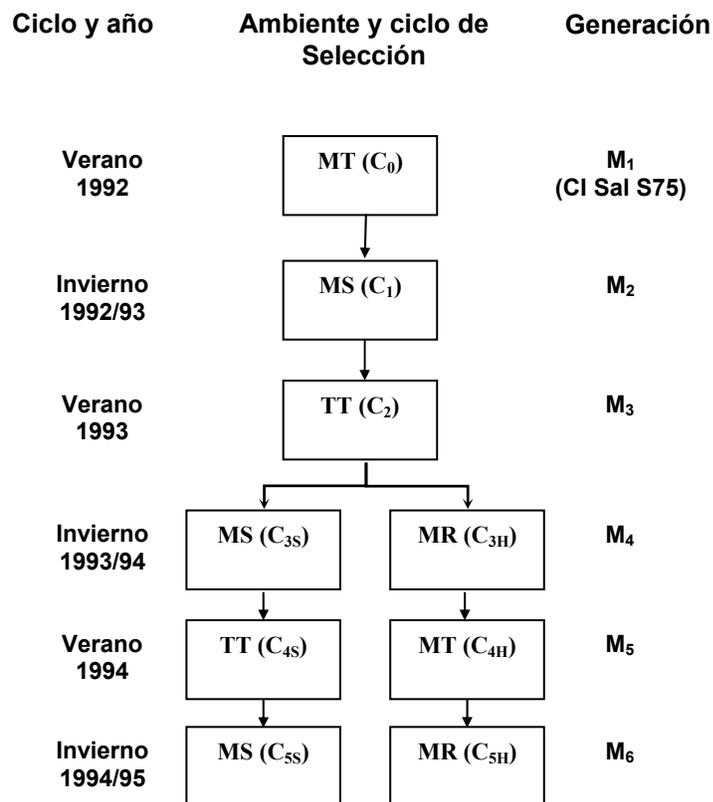
El material genético utilizado en el presente trabajo se derivó de un compuesto balanceado M₂ (C₁), que se obtuvo por mutagénesis inducida mediante la aplicación de radiaciones Gamma ⁶⁰Co a semilla de la variedad de trigo Salamanca S75. Este compuesto fue sembrado en un lote de selección bajo sequía durante el invierno de 1992-93 en Montecillo, Edo. de México y estuvo conformado por 88 surcos de 2 m de largo y 0.25 m de ancho, manteniéndose una población de 40 plantas individuales por surco, lo que representó una población total aproximada de 3500 plantas en el lote de selección; este lote se denominó Montecillo Sequía (MS) y se mantuvo bajo condiciones limitantes de humedad, lo cual se logró mediante la aplicación de un riego a la siembra y tres riegos adicionales durante los primeros 54 días después de la siembra y posteriormente no se aplicó ningún riego. Al finalizar el ciclo de cultivo y en la cosecha, se seleccionaron en forma visual a las mejores 65 plantas, con criterios que combinaron los días a floración (precoces, intermedias y tardías) con buenas características agronómicas (espigas grandes, tallos erectos, escaso amacollamiento, tallos de mayor diámetro y plantas libres de enfermedades). En el verano de 1993, se estableció un lote de selección en Tecámac, Edo. de México, bajo condiciones de temporal restringido denominado Tecámac temporal (TT), en donde se sembró la progenie de cada una de las plantas M₂ seleccionadas, en surcos individuales de 4 m de largo y 0.25 m de ancho, manteniéndose una población aproximada de 80 plantas distanciadas a 5 cm en cada surco. En este lote, se seleccionaron en forma visual a las mejores 719 plantas M₃, utilizando los mismos criterios de selección del ciclo anterior. Durante el ciclo de invierno 1993-94 las progenies de las plantas M₄ se establecieron paralelamente en dos lotes de selección en

Montecillo, Edo de México. Uno de los lotes, denominado Montecillo sequía (MS) fue conducido bajo condiciones limitantes de humedad, lo cual se logró mediante el suministro de un riego a la siembra y otro en la nacencia, para posteriormente permanecer sin ningún riego. El segundo lote, denominado Montecillo riego (MR) fue sembrado con las mismas progenies anexo al lote de sequía y recibió riegos periódicamente durante el ciclo de las plantas hasta la madurez fisiológica como fueron demandados por el cultivo. Ambos lotes de selección tuvieron las mismas características del ciclo anterior y se aplicaron los mismos criterios de selección, obteniéndose las mejores 235 y 204 plantas M_4 del lote de sequía y riego, respectivamente. Las progenies de las plantas M_4 seleccionadas bajo condiciones de sequía se llevaron a un lote de selección en el ciclo de verano 1994 en Tecámac, Edo. de México, bajo condiciones de temporal restringido (TT), mientras que las progenies de las plantas M_4 seleccionadas en el lote de riego se establecieron en un lote de selección en Montecillo, Edo. de México, bajo condiciones de temporal favorable (MT). En ambas localidades, los lotes y procedimientos de selección tuvieron las mismas características de los dos ciclos anteriores. Finalmente, en el ciclo de invierno de 1994-95, se estableció en Montecillo, Edo. de México un lote de selección bajo condiciones de sequía (MS) y otro bajo condiciones de riego (MR), en donde se evaluaron respectivamente las mejores progenies de las plantas M_5 seleccionadas en TT y en MT. En este último ciclo de selección, se cosecharon en forma masiva a las mejores progenies M_6 de cada uno de los lotes de selección. En la Figura 3.1, se presenta el esquema que resume el proceso de selección antes descrito.

3.2.1.2 Material genético experimental

La semilla remanente de todas las líneas y ciclos de selección fue multiplicada en Montecillo, Edo. de México durante el ciclo de invierno de 1998. Con fines de evaluación, se tomaron al azar

25 progenies de cada ciclo de selección y su semilla fue multiplicada de nueva cuenta en Montecillo, Edo. de México durante el ciclo de invierno de 2001-2002. Las 25 líneas de cada uno de los ocho ciclos de selección (C_1 - C_2 ; C_{3S} - C_{5S} ; C_{3H} - C_{5H}), el compuesto original de selección M_1 (C_0), la variedad original (Salamanca S75) y ocho variedades comerciales de trigo recomendadas para condiciones de temporal constituyeron el material sujeto a evaluación. En el Cuadro 3.1 se describe la genealogía y origen del material genético experimental utilizado en el presente trabajo.



MR=Montecillo riego; **MT**= Montecillo temporal; **MS**=Montecillo sequía;

Figura 3.1. Metodología de selección utilizada en poblaciones segregantes de trigo bajo condiciones limitantes y no limitantes de humedad, a partir de un compuesto irradiado de la variedad Salamanca S75 (CI Sal S75)

Cuadro 3.1 Genealogía y origen del material genético experimental.

Genotipos	Genealogía	Origen [¶]
Ciclos de selección [†]		
C ₁	MS	I-92/93
C ₂	MS-TT	V-93
C _{3S}	MS-TT-MS	I-93/94
C _{4S}	MS-TT-MS-TT	V-94
C _{5S}	MS-TT-MS-TT-MS	I-94/95
C _{3H}	MS-TT-MR	I-93/94
C _{4H}	MS-TT-MR-MT	V-94
C _{5H}	MS-TT-MR-MT-MR	I-94/95
Testigos [‡]		
1. C ₀	IR-18M1-Parc 206-213	V-92
2. Salamanca S75	=CHANATE #2	V-2000
3. Galvez M87	BB/GLL//CARP/3/PVN	"
4. Temporalera M87	TIBA63 ^E //INIA ² /KR/3/TOB/CNO67//OLN/4/KLRE ^E /3/INIA/BB//NAI60 ^E	"
5. Batán F96	CIAN067/MFD//MONCHO/3/SERI	"
6. Romoga F96	MONCHO/SISKIN//CANARIO	"
7. Náhuatl F2000	E7408/PAM//HORK/PF73226/3/URES/4/OPATA/5/OPATA/OPATA/BOW	"
8. Tlaxcala F2000	ZACATECAS/ROMOGA	"
9. Juchi F2000	KITE/BOW//ROMOGA	"
10. Rebeca F2000	PFAU/SERI//BOW	"

[†] = De cada ciclo de selección se evaluaron 25 líneas tomadas al azar.

[‡] = Compuesto original de selección (C₀) y variedades comerciales procedentes del INIFAP, Campo Agrícola Experimental Valle de México, Chapingo, Edo. de México

[¶] V = Ciclo de verano, I = Ciclo de invierno.

3.2.2. Ambientes de evaluación

3.2.2.1 Localización geográfica

La evaluación del material genético se llevó a cabo bajo condiciones de temporal durante el ciclo verano de 2001 en dos localidades: Campo Agrícola Experimental del Colegio de Postgraduados, ubicado en Montecillo, Edo. de México (19°29'N, 98°53'O y 2245 msnm) y Campo Agrícola Experimental del Colegio de Postgraduados, ubicado en Tecámac, Edo. de México (18°43'N, 98°51'O y 2463 msnm).

3.2.2.2. Características edáficas y climáticas

El tipo de suelo predominante en Montecillo es textura arcillosa de origen aluvial y lacustre con características de salinidad, presenta altos contenidos de materia orgánica (1.5 -2.5 %), Nitrógeno

(1.6-1.8 %) y Fósforo (8.3-15.2 ppm); el pH es de 7.7 y su conductividad eléctrica es de 0.63 ds m⁻¹ (Derza, 2002).

En Tecámac, los suelos son de profundidad moderada que puede alcanzar hasta 100 cm; de textura arcillosa, son de color gris oscuro y permeabilidad moderada. Se presume que estos suelos son de origen volcánico, presentan altos niveles de materia orgánica (2.5 - 3.0 %), bajos contenidos de Nitrógeno (0.06-0.07 %) y Fósforo (1.61 y 0.92 ppm); no presentan problemas de salinidad, ni de sodicidad; su pH es de 7.4 y su conductividad eléctrica es de 0.28 dsm⁻¹.

El clima predominante en Montecillo, según Köppen, modificado por García (1988), corresponde al tipo C(Wo)(w)b(i') C(Wo), que se clasifica como templado sub-húmedo con lluvias en verano y con una precipitación media anual de 645 mm; la temperatura media anual es de 15°C; con un porcentaje de lluvia invernal menor al 5 % de la precipitación anual y con verano fresco largo y poca oscilación térmica.

En Tecámac, el clima predominante de acuerdo a la clasificación de Köppen, modificada por García (1988), corresponde al tipo BS1 Kw (w) (i')g; seco con verano fresco y lluvioso, con precipitación media anual de 563 mm y temperatura media anual de 14.8°C. Los datos meteorológicos registrados durante la estación de crecimiento en cada uno de los ensayos en las estaciones meteorológicas del Colegio de Postgraduados, ubicadas en Montecillo y Tecámac se presentan en el Cuadro 3.2 y las Figuras 3.2 a y b.

Cuadro 3.2 Promedios mensuales de temperaturas máxima, mínima y media del aire y precipitación mensual acumulada registradas durante el ciclo de verano 2001 en Montecillo y Tecámac, Edo. de México.

Mes	Temperatura (°C) [†]			Precipitación - pluvial (mm) [‡]
	Máxima	Mínima	Media	
Montecillo, Edo. de México				
Julio	29.5	8.9	19.2	91.8
Agosto	29.5	9.2	19.5	98.1
Septiembre	27.9	7.6	17.7	84.4
Octubre	26.6	4.2	15.4	22.2
Tecámac, Edo. de México				
Julio	24.4	8.6	16.5	76.4
Agosto	24.7	6.4	15.5	56.4
Septiembre	23.4	8.0	15.7	92.4
Octubre	24.0	3.8	13.9	11.7

[†] = Temperatura promedio mensual; [‡] = Precipitación mensual acumulada.

3.2.3. Diseño experimental

En las dos localidades de evaluación el material genético experimental se distribuyó en el campo bajo un diseño experimental alfa latice con 15 bloques incompletos con 14 parcelas y dos repeticiones. La parcela experimental útil consistió de dos surcos de 3 m de longitud distanciados a 0.25 m, considerándose como parcela experimental útil a los dos metros interiores de cada uno de los dos surcos.

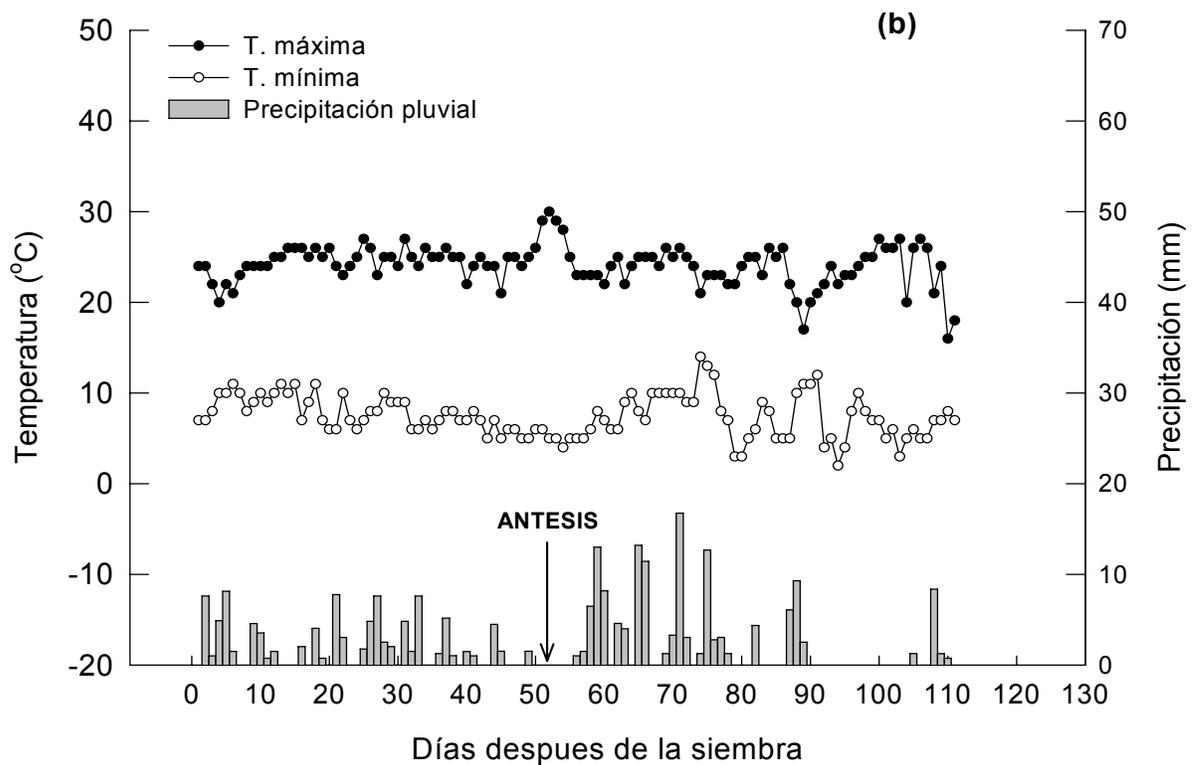
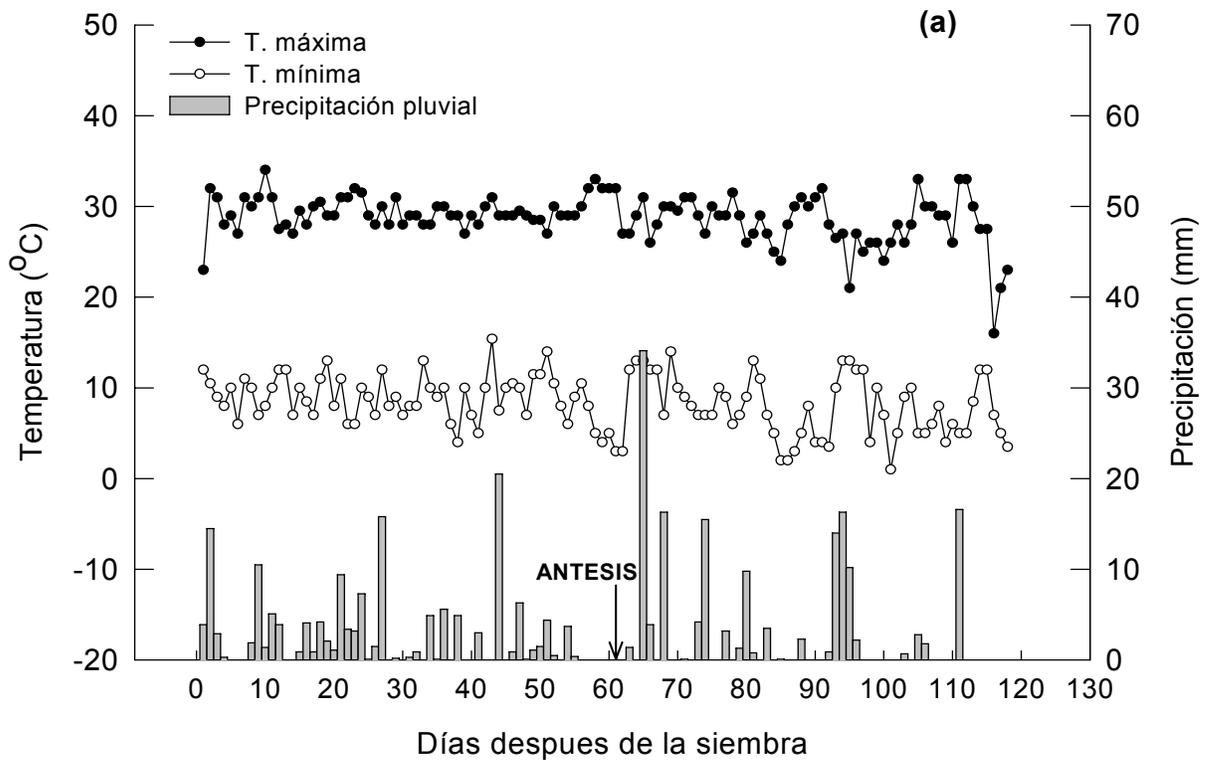


Figura 3.2. Temperaturas máximas y mínimas del aire y precipitación pluvial registradas durante la estación de crecimiento, en Montecillo (a) y Tecámac (b), Edo. de México (2001).

3.2.4 Conducción de los trabajos experimentales.

La siembra de los experimentos se llevó a cabo el 23 de junio de 2001 en Montecillo y el 29 de junio en Tecámac, bajo condiciones favorables de humedad en el suelo. La semilla se distribuyó de manera uniforme en el fondo de los surcos a una densidad de 100 kg ha⁻¹. Al momento de la siembra se aplicó al suelo una dosis de fertilización de 40-40-00 y durante el amacollamiento se realizó una segunda aplicación de 40 unidades de Nitrógeno. El control de malezas se realizó con deshierbes manuales y mediante la aplicación de la mezcla física de los herbicidas Bromoxinil y Tiameturón-metilo a dosis de 1.5 L ha⁻¹ y 25 g ha⁻¹, respectivamente. No se presentaron daños significativos por el ataque de plagas y enfermedades durante el ciclo de cultivo. La cosecha se realizó los días 24 y 25 de octubre en Montecillo y los días 30 y 31 de octubre de 2001 en Tecámac.

3.2.5. Registro de variables en estudio

Número de días a antesis (**DA**), se registró el número de días transcurridos desde la siembra, hasta que el 50 % de los culmos presentaron espigas con anteras en dehiscencia en cada unidad experimental.

Número de días a madurez fisiológica (**DMF**), se registró el número de días transcurridos desde la siembra, hasta que el 50 % de los culmos presentaron espigas con una coloración amarilla en el raquis y los órganos vegetativos de la planta habían perdido el color verde característico de cada material en cada unidad experimental.

Altura de planta (**AP**, cm), se registró en cinco plantas elegidas al azar dentro de cada parcela experimental útil, midiendo la longitud desde la base del tallo hasta la espiguilla terminal.

Rendimiento biológico (**RB**, gm^{-2}), se determinó en la etapa de madurez fisiológica al cosechar las plantas completas (sin considerar las raíces) presentes en una área 0.5 m^2 dentro de la parcela experimental útil, obteniendo su peso seco total y dividiendo entre el área cosechada.

Número de espigas por m^{-2} (**NE** m^{-2}), se obtuvo el número de espigas con grano de la muestra cosechada para la determinación del **RB** y se dividió entre el área cosechada.

Índice de cosecha (**IC**), se separó el grano obtenido en la muestra utilizada para estimar el **RB** y posteriormente se calculó el cociente entre el peso de grano (**PG**) sobre el **RB** de la muestra (**IC=PG/RB**).

Rendimiento de grano (**RG**, gm^{-2}), se obtuvo el peso de grano de cada parcela experimental, eliminando 0.5 m de longitud en los extremos de cada uno de los dos surcos para eliminar el efecto de bordo y se dividió sobre el área cosechada para expresarlo en g m^{-2} .

3.2.6 Análisis estadístico

3.2.6.1 Análisis de varianza

Con los datos obtenidos de cada una de las variables en estudio se realizaron los análisis de varianza respectivos bajo el diseño alfa latice, sin embargo, la eficiencia relativa con relación al

diseño de bloques completos al azar fue baja para la mayoría de las variables (0 a 7 %), razón por la cual los análisis se realizaron sin considerar los bloques incompletos.

Para cada una de las localidades y variables en estudio se realizaron los análisis de varianza respectivos tomando como base el modelo lineal aditivo siguiente:

$$Y_{ij} = \mu + G_i + R_j + E_{ij} \quad (1)$$

$i=1, 2, \dots, 210$ genotipos

$j=1,2$ repeticiones

donde:

Y_{ij} = valor observado en el i -ésimo genotipo en la j -ésima repetición.

μ = media general.

G_i = Efecto aleatorio del i -ésimo genotipo.

R_j = Efecto aleatorio de la j -ésima repetición.

E_{ij} = Error experimental asociado a la observación Y_{ij} . $E_{ij} \text{ NID} \sim (0, \sigma_e^2)$.

En cada uno de los análisis de varianza individuales de cada localidad se consideró la partición de la suma de cuadrados de genotipos en los componentes que se describen en el Cuadro 3.3.

Con los datos provenientes de los dos ambientes de evaluación, se realizaron los análisis de varianza combinados tomando como base el modelo lineal siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + A_k + R_{j(k)} + G_i + GA_{ik} + E_{ijk} \quad (2)$$

$i = 1,2, \dots, 210$

$j = 1, 2$

$k = 1,2$ ambientes

donde:

Y_{ijk} = valor observado en el i -ésimo genotipo, en la j -ésima repetición, en el k -ésimo ambiente

μ = media general

A_k = Efecto del k -ésimo ambiente.

$R_{j(k)}$ = Efecto aleatorio de la j -ésima repetición dentro del k -ésimo ambiente.

G_i = Efecto aleatorio del i -ésimo genotipo.

$GA_{(ik)}$ = Efecto de interacción entre el i -ésimo genotipo y el k -ésimo ambiente.

E_{ijk} = Error experimental asociado a la observación Y_{ijk} . $E_{ijk} \sim \text{NID}(0, \sigma_e^2)$.

En los análisis de varianza combinados se consideró la partición de la suma de cuadrados de genotipos y de la interacción genotipo x ambiente en los componentes que se describen en el Cuadro 3.4.

Cuadro 3.3 Análisis de varianza para cada uno de los ambientes, considerando r repeticiones, g genotipos, c ciclos de selección, l líneas dentro de cada ciclo de selección y t variedades testigos.

FV	GL	SC	CM	Fc
Repeticiones	$r-1$	SC_1	$CM_1=SC_1/r-1$	CM_1/CM_7
Genotipos	$g-1$	SC_2	$CM_2=SC_2/g-1$	
Ciclos	$c-1$	SC_3	$CM_3=SC_3/c-1$	CM_3/CM_7
Líneas / Ciclos	$(l-1)c$	SC_4	$CM_4=SC_4/(l-1)c$	CM_4/CM_7
Testigos	$t-1$	SC_5	$CM_5=SC_5/t-1$	CM_5/CM_7
Ciclos vs Testigos	1	SC_6	$CM_6=SC_6/1$	CM_6/CM_7
Error	$(r-1)(g-1)$	SC_7	$CM_7=SC_7/(r-1)(g-1)$	
Total	$(rg)-1$	SC_8		

FV=fuente de variación; GL=grados de libertad; SC=suma de cuadrados; CM=cuadrados medios; Fc=cálculo de F; $r = 2$, $g = 210$, $c = 8$, $l = 25$, $t = 10$.

Cuadro 3.4 Análisis de varianza combinado, considerando a ambientes, r repeticiones, g genotipos, c ciclos de selección, l líneas dentro de cada ciclo de selección y t variedades testigos.

FV	GL	SC	CM	Fc
Ambientes	$a-1$	SC ₁	CM ₁ =SC ₁ / $a-1$	CM ₁ /CM ₂
Repeticiones/Ambientes	$a(r-1)$	SC ₂	CM ₂ =SC ₂ / $a(r-1)$	
Genotipos	$g-1$	SC ₃	CM ₃ =SC ₃ / $g-1$	CM ₃ /CM ₈
Ciclos	$c-1$	SC ₄	CM ₄ =SC ₄ / $c-1$	CM ₄ /CM ₅
Líneas/Ciclos	$c(l-1)$	SC ₅	CM ₅ =SC ₅ / $c(l-1)$	CM ₅ /CM ₉
Testigos	$t-1$	SC ₆	CM ₆ =SC ₆ / $t-1$	CM ₆ /CM ₁₁
Ciclos vs Testigos	1	SC ₇	CM ₇ = SC ₇ /1	CM ₇ /CM ₁₂
Genotipos x Ambientes	$(g-1)(a-1)$	SC ₈	CM ₈ =SC ₈ / $(g-1)(a-1)$	CM ₈ /CM ₁₃
Ciclos x Ambientes	$(c-1)(a-1)$	SC ₉	CM ₉ =SC ₉ / $(c-1)(a-1)$	CM ₉ /CM ₁₀
(Líneas/Ciclos) x Ambientes	$[c(l-1)](a-1)$	SC ₁₀	CM ₁₀ =SC ₁₀ / $[c(l-1)](a-1)$	CM ₁₀ /CM ₁₃
Testigos x Ambientes	$(t-1)(a-1)$	SC ₁₁	CM ₁₁ =SC ₁₁ / $(t-1)(a-1)$	CM ₁₁ /CM ₁₃
(Ciclos vs Testigos) x Ambientes	$1(a-1)$	SC ₁₂	CM ₁₂ =SC ₁₂ / $1(a-1)$	CM ₁₂ /CM ₁₃
Error	$r(a-1)(g-1)$	SC ₁₃	CM ₁₃ =SC ₁₃ / $r(a-1)(g-1)$	
Total	$(arg)-1$	SC ₁₄		

FV=fuente de variación; GL=grados de libertad; SC=suma de cuadrados; CM=cuadrados medios; Fc=cálculo de F; $a = 2, r = 2, g = 210, c = 8, l = 25, t = 10$.

3.2.6.2. Comparación de medias

Para comparar los promedios de los ciclos de selección en cada una de las localidades se aplicó la prueba de la diferencia mínima significativa (DMS) con un nivel de significancia α del 0.05.

3.2.6.3. Avance genético

El avance genético promedio por ciclo de selección se estimó para cada carácter como el coeficiente de regresión b_i del comportamiento promedio de los ciclos en cada una de las estrategias de selección, sobre el número de ciclos de selección tomando como punto de partida

al compuesto original (C_0) y al segundo ciclo de selección (C_2). Dicha respuesta se expresó en porcentaje respecto a la media de C_0 y C_2 , respectivamente, a través de la siguiente expresión:

$$\Delta G = \frac{b_i}{C_n}$$

donde:

ΔG = Avance genético promedio por ciclo de selección

b_i = Coeficiente de regresión lineal estimado para cada carácter en cada ambiente de evaluación

C_n = Promedio del compuesto original o del segundo ciclo de selección según sea el caso.

3.3 Resultados

3.3.1. Análisis de varianza

Los análisis de varianza del experimento conducido en Montecillo (Cuadro 3.5) indicaron la presencia de diferencias significativas entre genotipos para la mayoría de los caracteres estudiados, excepto RB e IC. Al descomponer la suma de cuadrados de esta fuente de variación, se detectaron diferencias significativas entre los ciclos de selección para NDA, NDMF, AP, RG y NE; variación significativa entre líneas dentro de ciclos de selección para la mayoría de los caracteres (excepto RB e IC); diferencias significativas entre testigos y efectos significativos en el contraste Ciclos *vs.* Testigos para NDA, NDMF, AP y RG.

Los resultados de los análisis de varianza del experimento conducido en Tecámac (Cuadro 3.6) indican que para genotipos, ciclos de selección y líneas dentro de ciclos se presentaron diferencias altamente significativas ($p < 0.01$) para todos los caracteres analizados. Las diferencias

entre testigos y el contraste Ciclos *vs.* Testigos fueron significativas para todos los caracteres, excepto para IC.

Los resultados de los análisis de varianza combinados que se muestran en el Cuadro 3.7 indican que entre los dos ambientes de evaluación existieron diferencias significativas (por lo menos al 0.05) para NDA, AP, RB y RG; mientras que para genotipos se presentaron diferencias altamente significativas ($p < 0.01$) en todos los caracteres, excepto IC. La partición de la suma de cuadrados de genotipos reveló la presencia de efectos altamente significativos ($P < 0.01$) para los ciclos de selección en todos los caracteres estudiados; variación altamente significativa ($p < 0.01$) entre líneas dentro de ciclos de selección para todos los caracteres, excepto para NDMF e IC; diferencias significativas ($P < 0.01$) entre los testigos para NDA, NDMF e IC y efectos altamente significativos para el contraste Ciclos de selección *vs.* Testigos para todos los caracteres analizados.

La interacción genotipo x ambiente resultó altamente significativa en todos los caracteres analizados (Cuadro 3.5). La partición de la suma de cuadrados de esta interacción mostró efectos significativos para la interacción Ciclos x Ambientes en todos los caracteres, excepto RG; la interacción Líneas(Ciclos) x Ambientes fue significativa para NDMF, AP, NE y RG; la interacción Testigos x Ambientes fue significativa para NDA, AP, NE y RG, mientras que la interacción (Ciclos *vs.* Testigos) x Ambientes fue significativa solo para NDA, NE, RB y RG.

Cuadro 3.5 Cuadros medios y su significancia estadística de los análisis de varianza del experimento establecido en Montecillo, Edo. de México, para el número de días a antesis (NDA), número de días a madurez fisiológica (NDMF), altura de planta (AP), número de espigas por m² (NE), Rendimiento biológico(RB), Índice de cosecha (IC) y rendimiento de grano por parcela (RG).

Fuente de variación	G.L.	Cuadros medios						
		NDA	NDMF	AP	NE	RB	IC	RG
Repeticiones	1	3.260	362.143**	0.080	623007.086*	4607009.867*	0.040**	0.633
Genotipos	209	6.564**	24.101**	102.461**	8787.051*	93269.957	0.005	17456.954**
Ciclos	7	17.566**	140.988**	769.161**	11353.137	95518.171	0.006	27151.725**
Líneas/Ciclos	192	5.786**	18.964**	77.089**	8775.917*	94304.437	0.005	16687.098**
Testigos	9	12.939**	34.672**	102.784**	7407.022	77175.556	0.002	23573.587**
Ciclos vs. Testigos	1	21.402**	97.072**	304.000**	5382.402	23761.950	0.020	42356.193**
Error	209	2.322	6.243	14.328	7118.856	78553.369	0.005	3772.154
Total	419							
C.V. (%)		2.58	2.43	5.36	25.74	29.28	19.87	16.28

*, ** = Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad de error.

Cuadro 3.6. Cuadros medios y su significancia estadística de los análisis de varianza del experimento establecido en Tecamac, Edo. de México, para el número de días a antesis (NDA), número de días a madurez fisiológica (NDMF), altura de planta (AP), número de espigas por m² (NE), Rendimiento biológico(RB), Índice de cosecha (IC) y rendimiento de grano por parcela (RG).

Fuente de variación	G.L.	Cuadros medios						
		NDA	NDMF	AP	NE	RB	IC	RG
Repeticiones	1	12.688*	8.571	54.793*	12301.260	32016.402	0.079**	0.850
Genotipos	209	15.538**	16.570**	45.938**	38433.511**	74518.069**	0.011**	4434.965**
Ciclos	7	90.661**	116.663**	279.756**	240869.393**	456248.284**	0.071**	19026.024**
Líneas/Ciclos	192	12.261**	12.369**	37.357**	28884.543**	56710.249**	0.009**	3306.955**
Testigos	9	20.894**	18.828**	35.101**	59762.939**	91831.806**	0.009	7434.153**
Ciclos vs. Testigos	1	70.583**	102.301**	154.253**	262819.347**	665684.439**	0.012	91882.879**
Error	209	2.147	3.136	12.691	14443.480	25448.881	0.005	917.354
Total	419							
C.V. (%)		2.67	1.77	9.35	33.24	31.92	21.38	19.99

*, ** = Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad de error.

Cuadro 3.7 Cuadrados medios y su significancia estadística de los análisis de varianza combinados para el número de días a antesis (NDA), número de días a madurez fisiológica (NDMF), altura de planta (AP), número de espigas por m² (NE), Rendimiento biológico(RB), Índice de cosecha (IC) y rendimiento de grano por parcela (RG).

Fuente de variación	G.L.	Cuadrados medios x 10 ³							
		NDA	NDMF	AP	NE	RB	IC	RG	
Ambientes	1	3.747**	1.268	222.160**	239.743	43984.055*	0.474	10693.998**	
Rep /Ambientes	2	0.008	0.185	0.027	317.654	2319.513	0.059	0.007	
Genotipos	209	0.018**	0.033**	0.108**	28.277**	103.320**	0.008	14.264**	
Ciclos	7	0.092**	0.237**	0.966**	143.849**	368.841**	0.042**	35.778**	
Líneas/Ciclos	192	0.015**	0.024	0.076**	22.630**	92.193**	0.007	12.747**	
Testigos	9	0.030**	0.045**	0.091	42.905	93.392	0.005**	15.719	
Ciclos vs. Testigos	1	0.084**	0.199**	0.446**	171.712**	470.492**	0.032*	129.503**	
Genotipos x Ambientes.	209	0.004**	0.008**	0.041**	18.944**	64.467*	0.008**	7.687**	
Ciclos x Amb	7	0.016**	0.021*	0.083*	108.374**	182.926**	0.035**	10.400	
Líneas/Ciclos x Amb.	192	0.003	0.008**	0.039**	15.030**	58.821	0.007*	7.247**	
Testigos x Amb	9	0.004**	0.009	0.047**	24.265*	75.615	0.006	15.288**	
(Ciclos vs. Test) x Amb	1	0.007*	0.001	0.013	96.490**	218.953**	0.001	4.735*	
Error	418	0.002	0.005	0.014	10.781	52.001	0.005	2.345	
Total	839								
C.V. (%)		2.62	2.13	6.76	30.12	31.30	20.59	18.32	

*= Significativo al 0.05; ** = Significativo al 0.01.

3.3.2. Efecto del ambiente de evaluación

La expresión de la mayoría de los caracteres fue diferente en cada ambiente de evaluación, observándose los mayores promedios en el ambiente de temporal favorable (Montecillo) respecto al menos favorable (Tecámac), excepto para NE, en donde el mayor promedio general correspondió a este último ambiente. El efecto del ambiente de evaluación fue estadísticamente significativo únicamente para NDA, AP, RB y RG (Cuadro 3.7); observándose reducciones promedio equivalentes a 7.1, 46.0, 49.5 y 47.8 %, respectivamente en las medias generales obtenidas en Tecámac respecto a las obtenidas en Montecillo (Cuadros 3.6, 3.7 y 3.8). En promedio, los genotipos mostraron una mayor precocidad en Tecámac sobre todo en la etapa de antesis, existiendo una diferencia aproximada de 5 días entre los dos ambientes, mientras que en la etapa de madurez fisiológica la diferencia entre ambientes se redujo a 2.5 días (Cuadro 3.8). Las condiciones ambientales que prevalecieron en Montecillo permitieron a las plantas expresar una mayor AP (Cuadro 3.8), lo que se vio reflejado en una mayor producción de biomasa en la parte aérea (RB) y mayor RG, pero no afectaron significativamente a NE e IC (Cuadros 3.9 y 3.10).

3.3.3 Efecto de los ciclos de selección

En los Cuadros 3.8 al 3.10 se presentan los valores medios de los siete caracteres analizados en cada una de las dos localidades de evaluación y de manera conjunta, para los ocho ciclos de selección, el compuesto original (C_0), la variedad original (Salamanca S-75) y los testigos.

Conforme se avanzó en los ciclos de selección, las líneas tendieron a retrasar su periodo de antesis y madurez fisiológica, sobre todo en Tecámac, donde las líneas provenientes del quinto ciclo de selección realizado bajo condiciones limitantes de humedad (C_{5S}) y las líneas de los

tres ciclos de selección realizados bajo condiciones no limitantes de humedad (C_{3H} , C_{4H} y C_{5H}) requirieron, al igual que los testigos, de un mayor número días para alcanzar las etapas de antesis y madurez fisiológica (Cuadro 3.8, Figura 3.3a). La AP se vio modificada positivamente por el efecto de la selección, principalmente en las generaciones más avanzadas de las dos estrategias de selección, sobre todo en Montecillo, en donde la mayoría de los ciclos de selección superaron significativamente al compuesto original C_0 (Cuadro 3.8, Figura 3.3b). El NE varió de manera inconsistente entre los ciclos de selección y entre las dos localidades; en Montecillo no se detectaron diferencias significativas entre las medias de los ciclos de selección, mientras que en Tecámac las medias de las generaciones más avanzadas (C_{5S} y C_{5H}) y los testigos superaron ampliamente al resto de los ciclos (Cuadro 3.9).

El RB tendió a incrementarse conforme avanzó el proceso de selección; sin embargo, el efecto de los ciclos de selección no se mantuvo constante al pasar de una localidad a otra, observándose una respuesta más definida en Tecámac; en donde la selección realizada bajo condiciones no limitantes de humedad (C_{3H} , C_{4H} y C_{5H}) permitió obtener líneas con mayor producción de biomasa, superando en más del 65 % a C_0 (Cuadro 3.9, Figura 3.3c).

Para el IC, en Montecillo no se apreciaron diferencias significativas entre las medias de los genotipos, mientras que en Tecámac los ciclos C_{5S} , C_{4H} y C_{5H} mostraron los promedios más bajos de todos los grupos de medias analizados (Cuadro 3.9).

Cuadro 3.8. Valores medios de 8 ciclos de selección en trigo evaluados en dos localidades del Estado de México para el número de días a antesis, número de días a madurez fisiológica y altura de planta.

Ciclo de selección	Días a antesis			Días a madurez fisiológica			Altura de planta (cm)		
	M	T	C	M	T	C	M	T	C
	C ₀	58.5	52.5	55.5	100.5	98.0	99.3	63.0	34.5
C ₁	58.8	53.8	56.3	101.9	99.4	100.7	63.0	35.3	49.2
C ₂	59.6	53.8	56.7	103.4	99.5	101.5	71.7*	36.7	54.2
C _{3S}	58.4	53.9	56.2	101.0	99.2	100.1	67.1	35.7	51.4
C _{4S}	59.2	54.3	59.8*	102.8	98.4	100.6	68.5*	36.4	52.5
C _{5S}	59.8	56.2*	58.0	105.9*	101.5*	103.7*	77.3*	41.2*	59.3*
C _{3H}	59.1	54.9*	57.0	101.9	100.3	101.1	69.2*	38.1	53.7
C _{4H}	58.8	55.8*	57.3	101.5	101.7*	101.6	68.8*	39.4	54.1
C _{5H}	60.3	57.3*	58.8*	104.5*	103.1*	103.8*	75.0*	41.2*	58.1*
V.O.	58.7	54.1	56.4	101.8	99.5	100.7	68.6	36.9	52.8
Testigos	60.3	56.9	58.6*	105.1	102.8	104.0*	74.5	40.8	57.7
Media General	59.0	54.8	56.9	102.7	100.2	101.5	70.6	38.1	54.4
DMS(0.05) ¹	0.9	1.4	1.8	1.7	1.4	1.5	3.5	2.4	2.6
DMS(0.05) ²	2.2	2.1	2.8	3.5	2.5	4.0	5.4	5.1	9.1

* = Significativamente superior a la media del compuesto original (C₀).

± = Desviación estándar de la media.

M = Montecillo; T = Tecámac; C=Combinado.

DMS(0.05)¹ = Diferencia mínima significativa al 0.05 para comparaciones entre medias de los ocho ciclos de selección.

DMS(0.05)² = Diferencia mínima significativa al 0.05 para comparaciones entre la media de C₀ y las medias de los ciclos de selección C₁ al C_{5H}.

Cuadro 3.9. Valores medios de 8 ciclos de selección en trigo evaluados en dos localidades del Estado de México, para el número de espigas por m², rendimiento biológico e índice de cosecha.

Ciclo de selección	Número de espigas por m ²			Rendimiento biológico (g m ⁻²)			Índice de cosecha		
	M	T	C	M	T	C	M	T	C
C ₀	297	248	273	892	347	620	0.39	0.37	0.38
C ₁	317	279	298	935	391	663	0.37	0.36	0.37
C ₂	318	316	317	910	435	673	0.38	0.35	0.37
C _{3s}	306	300	303	930	409	670	0.37	0.37	0.37
C _{4s}	319	297	308	908	405	657	0.35	0.35	0.35
C _{5s}	353	409	381	1014	568	791	0.37	0.28	0.33
C _{3H}	328	381	355	992	523	758	0.39	0.32	0.36
C _{4H}	342	389	366	943	543	743	0.38	0.28	0.33
C _{5H}	333	479*	406*	1012	655*	834	0.36	0.28	0.32
V.O.	322	327	325	937	451	694	0.37	0.33	0.35
Testigos	344	474	409*	991	678	834	0.40	0.35	0.38
Media General	328	361	345	957	500	729	0.37	0.32	0.35
DMS(0.05) ¹	NS	67	46	NS	94	91	NS	0.04	0.03
DMS(0.05) ²	NS	170	128	NS	227	361	NS	0.09	0.13

* = Significativamente superior a la media del compuesto original (C₀).

± = Desviación estándar de la media.

M = Montecillo; T = Tecámac.; C=Combinado.

NS = No significativo.

DMS(0.05)¹ = Diferencia mínima significativa al 0.05 para comparaciones entre medias de los ciclos de selección C₁ al C_{5H}.

DMS(0.05)² = Diferencia mínima significativa al 0.05 para comparaciones entre la media de C₀ y las medias de los ciclos de selección C₁ al C_{5H}.

El RG se incrementó gradualmente conforme avanzaron los ciclos de selección, manifestándose de manera más pronunciada en Montecillo, donde las medias de los últimos ciclos de las líneas seleccionadas bajo condiciones no limitantes de humedad (C_{3H}, C_{4H} y C_{5H}) superaron a las medias de los ciclos restantes; mientras que en Tecámac los incrementos en el rendimiento por efecto de la selección fueron de menor magnitud (Cuadro 3.10, Figura 3.3d). En las dos localidades, los testigos presentaron rendimientos superiores a las medias de los ciclos de selección y a la variedad original.

Cuadro 3.10. Valores medios de 8 ciclos de selección en trigo evaluados en dos localidades del Estado de México para rendimiento de grano por parcela.

Ciclo de selección	Rendimiento de grano (g m ⁻²)		
	M	T	C
C ₀	331	125	228
C ₁	342	129	236
C ₂	356	124	240
C _{3S}	371	139	255
C _{4S}	363	149	256
C _{5S}	373	166	270
C _{3H}	387	140	264
C _{4H}	390	155	273
C _{5H}	418*	183*	301
V.O.	375	139	257
Testigos	422*	218	320
Media general	377	152	265
DMS (0.05) ¹	51	23	34
DMS (0.05) ²	86	43	125

* = Significativamente superior a la media del compuesto original (C₀); ± = Desviación estándar de la media
M = Montecillo; T = Tecámac; C= Combinado.; DMS (0.05)¹ = Diferencia mínima significativa al 0.05 para comparaciones entre los ciclos de selección C₁ al C_{5S}.; DMS (0.05)² = Diferencia mínima significativa al 0.05 para comparaciones entre C₀ y los ciclos de selección C₁ al C_{5H}

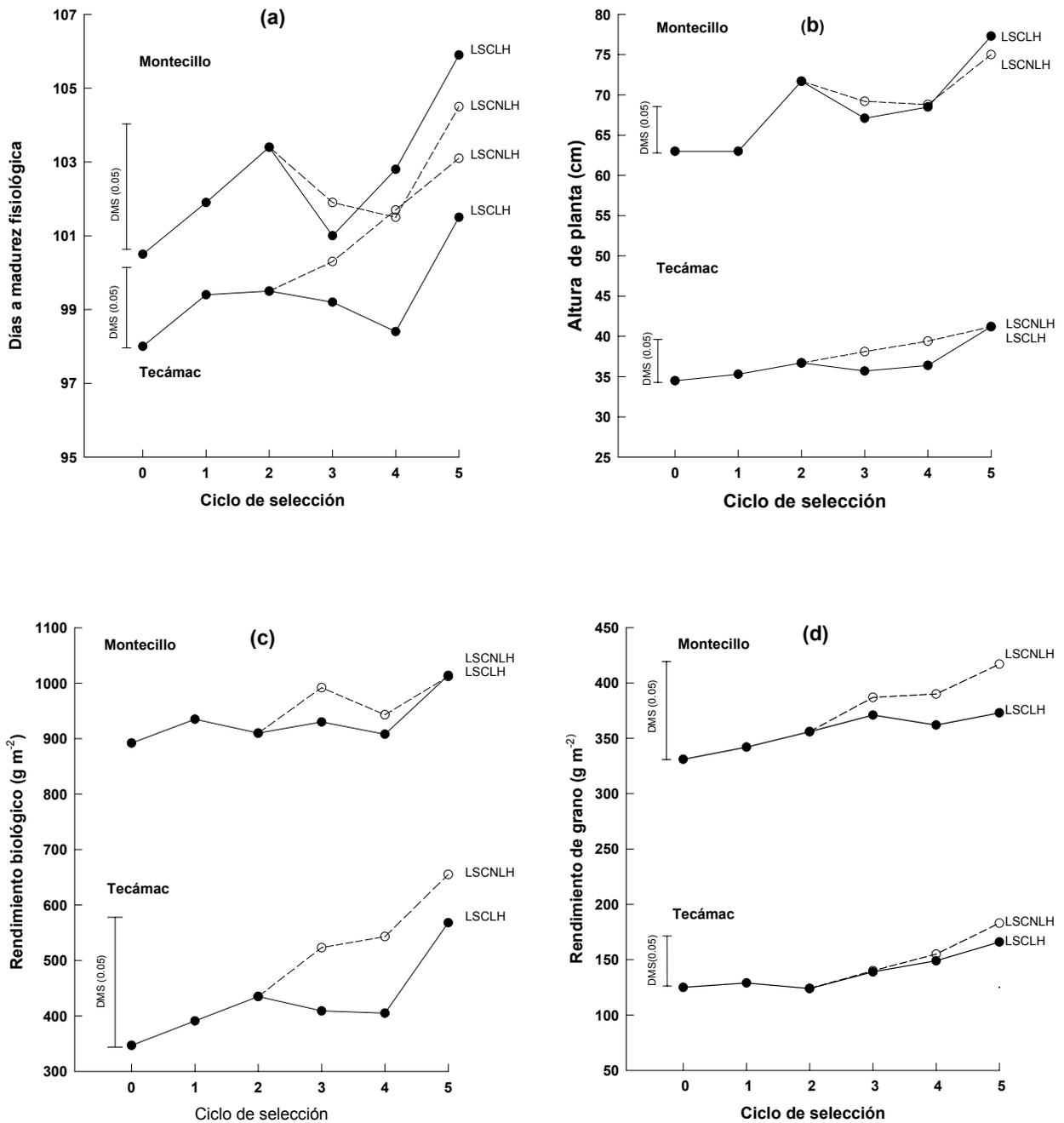


Figura 3.3 Efecto de cinco ciclos de selección sobre cuatro caracteres de líneas de trigo seleccionadas bajo condiciones limitantes de humedad (LSCLH) y bajo condiciones no limitantes de humedad (LSCNLH), en dos ambientes de evaluación. (Las líneas verticales indican la diferencia mínima significativa al 0.05, entre las medias de los ciclos de selección y la media de C₀)

3.3.4 Avances genéticos por ciclo de selección

3.3.4.1 Avances genéticos por ciclo de selección a partir de C₀

En los Cuadros 3.11 y 3.12 se presentan los avances genéticos porcentuales por ciclo tomando como punto de partida al compuesto original C₀, estimados para cada una de las dos estrategias de selección en cada una de las dos localidades. Con excepción del IC, el avance genético en las dos localidades y estrategias de selección resultó positivo en todos los caracteres analizados. Tanto en Montecillo como en Tecámac, los mayores avances genéticos se observaron en el grupo de líneas seleccionadas bajo condiciones no limitantes de humedad (LSCNLH), mostrando una mayor ocurrencia de efectos significativos que las líneas seleccionadas bajo condiciones limitantes de humedad (LSCLH). Para el rendimiento de grano el avance genético resultó significativo ($P < 0.05$) o altamente significativo ($P < 0.01$) en los dos ambientes y estrategias de selección, resultando 2.1 y 1.4 veces mayor la respuesta observada en las LSCNLH sobre las LSCLH para Montecillo y Tecámac, respectivamente. Los caracteres que presentaron los menores avances genéticos en las dos localidades y estrategias de selección fueron: DA, DMF y AP, mientras que NE, RB y RG mostraron las mayores respuestas, sobre todo en Tecámac, en donde casi todos los caracteres mostraron avances genéticos altamente significativos ($P < 0.01$) en el grupo de LSCNLH (Cuadro 3.12).

3.3.4.2 Avance genético por ciclo de selección a partir de C₂

Al tomar como punto de referencia a la media del segundo ciclo de selección (realizado bajo condiciones limitantes de humedad) nuevamente los avances genéticos resultaron positivos en todos los caracteres, excepto IC, en donde la respuesta a la selección fue negativa, pero no significativa. En Montecillo el único efecto significativo se presentó para RG en el grupo

Cuadro 3.11. Coeficientes de regresión lineal (b_i) de la media por ciclo sobre el número de ciclos de selección y ganancia genética por ciclo (ΔG) a partir del compuesto original (C_0), para siete caracteres de dos grupos de líneas de trigo evaluadas en Montecillo, Edo. de México, 2001.

Carácter	Media C_0	LSCLH		LSCNLH	
		b_i	ΔG (%)	b_i	ΔG (%)
Días a antesis (días)	58.5	0.19	0.32	0.24	0.41
Días a madurez (días)	100.5	0.78	0.78	0.69	0.69
Altura de planta (cm)	63.0	2.13	3.38	1.88*	2.98
Número de espigas por m^2	297	8.06*	2.71	7.80*	2.63
Rendimiento biológico ($g\ m^{-2}$)	892	15.69	1.76	20.17	2.26
Índice de Cosecha	0.39	-0.005	-1.28	-0.003	-0.77
Rendimiento de grano ($g\ m^{-2}$)	331	8.23**	2.49	17.42*	5.26

*, ** = Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad, respectivamente.

C_0 = Compuesto original de selección; V.O. = Variedad original (Salamanca S75).

LSCLH = Líneas seleccionadas bajo condiciones limitantes de humedad; LSCNLH = Líneas seleccionadas bajo condiciones no limitantes de humedad.

Cuadro 3.12. Coeficientes de regresión lineal (b_i) de la media por ciclo sobre el número de ciclos de selección y ganancia genética por ciclo (ΔG) a partir del compuesto original (C_0), para siete caracteres de dos grupos de líneas de trigo evaluadas en Tecámac, Edo. de México, 2001.

Carácter	Media C_0	LSCLH		LSCNLH	
		b_i	ΔG (%)	b_i	ΔG (%)
Días a antesis (días)	52.5	0.57**	1.09	0.89**	1.70
Días a madurez (días)	98.0	0.41	0.42	0.95**	0.97
Altura de planta (cm)	34.5	1.02	2.96	1.35**	3.91
Número de espigas por m^2	248	24.08*	9.71	44.29**	17.86
Rendimiento biológico ($g\ m^{-2}$)	347	32.03	9.23	59.54**	17.16
Índice de Cosecha	0.37	-0.013	-3.51	-0.02**	-5.41
Rendimiento de grano ($g\ m^{-2}$)	125	8.00*	6.40	10.97*	8.78

*, ** = Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad, respectivamente.

C_0 = Compuesto original de selección; V.O. = Variedad original (Salamanca S75).

LSCLH = Líneas seleccionadas bajo condiciones limitantes de humedad; LSCNLH = Líneas seleccionadas bajo condiciones no limitantes de humedad.

Cuadro 3.13. Coeficientes de regresión lineal (b_i) de la media por ciclo sobre el número de ciclos de selección y ganancia genética por ciclo (ΔG) a partir del segundo ciclo de selección (C_2), para siete caracteres de dos grupos de líneas de trigo evaluadas en Montecillo, Edo. de México, 2001

Carácter	Media C_2	LSCLH		LSCNLH	
		b_i	ΔG (%)	b_i	ΔG (%)
Días a antesis (días)	59.6	0.43	0.72	0.18	0.30
Días a madurez (días)	103.4	0.93	0.90	0.71	0.69
Altura de planta (cm)	67.1	1.82	2.71	0.95	1.42
Número de espigas por m^2	318	14.20	4.47	8.30	2.61
Rendimiento biológico ($g\ m^{-2}$)	910	29.00	3.19	25.70	2.82
Índice de Cosecha	0.38	-0.005	-1.32	-0.007	-1.84
Rendimiento de grano ($g\ m^{-2}$)	356	4.30	1.21	18.90*	5.31

*, ** = Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad, respectivamente.

C_2 = Segundo ciclo de selección.

LSCLH = Líneas seleccionadas bajo condiciones limitantes de humedad; LSCNLH = Líneas seleccionadas bajo condiciones no limitantes de humedad.

Cuadro 3.14. Coeficientes de regresión lineal (b_i) de la media por ciclo sobre el número de ciclos de selección y ganancia genética por ciclo (ΔG) a partir del segundo ciclo de selección (C_2), para siete caracteres de dos grupos de líneas de trigo evaluadas en Tecámac, Edo. de México, 2001.

Carácter	Media C_2 .	LSCLH		LSCNLH	
		b_i	ΔG (%)	b_i	ΔG (%)
Días a antesis (días)	53.8	0.76	1.41	1.14**	2.12
Días a Madurez (días)	99.5	0.52	0.52	1.22**	1.23
Altura de planta (cm)	36.7	1.42	3.87	1.48**	4.03
Número de espigas por m^2	316	27.6	8.73	49.70*	15.73
Rendimiento biológico ($g\ m^{-2}$)	435	39.5	9.08	68.00*	15.63
Índice de Cosecha	0.38	-0.023	-6.05	-0.025	-6.58
Rendimiento de grano ($g\ m^{-2}$)	124	13.60**	10.97	19.20*	15.48

*, ** = Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad, respectivamente.

C_2 = Segundo ciclo de selección.

LSCLH = Líneas seleccionadas bajo condiciones limitantes de humedad; LSCNLH = Líneas seleccionadas bajo condiciones no limitantes de humedad.

LSCNLH con un avance genético equivalente al 5.31 % por ciclo de selección, el cual fue 4.4 veces mayor al del grupo LSCLH, en donde el avance genético fue equivalente a 1.21 % (Cuadro 3.13). En Tecámac, el avance genético para RG fue altamente significativo en el grupo LSCLH y significativo para el grupo LSCNLH; para el resto de los caracteres, con excepción de IC también se observaron efectos significativos o altamente significativos en esta última estrategia de selección (Cuadro 3.14).

3.3.5 Frecuencia y origen de las líneas con mayor rendimiento de grano

En el Cuadro 3.15 se presenta la relación del número de líneas de las dos estrategias de selección con rendimientos superiores a la media del compuesto original (C_0), a la media del segundo ciclo de selección (C_2), a la media de la variedad original (V.O.) y a la media de los testigos. En las dos localidades y estrategias de selección la frecuencia de líneas superiores tendió a incrementarse conforme avanzaron los ciclos de selección, presentándose el mayor número de líneas superiores en los ciclos más avanzados (C_{5S} y C_{5H}). En Tecámac se detectó un mayor número de líneas superiores a la media de C_0 , C_2 y V.O., pero un menor número de líneas superiores a la media de los testigos, con relación al número de líneas identificadas en Montecillo.

Al considerar el origen y distribución de las líneas de mayor rendimiento, no se apreciaron diferencias significativas entre las dos estrategias de selección en Montecillo, mientras que en Tecámac se manifestó una mayor frecuencia de líneas superiores en el grupo LSCNLH, sobre todo cuando se consideraron a las mejores 10 y 20 líneas (Cuadro 3.16). El análisis combinado también mostró una tendencia similar, aunque la mayor frecuencia de líneas superiores

identificadas en el grupo LSCNLH solo fue significativa cuando se consideraron a las 20 líneas de mayor rendimiento.

Cuadro 3.15. Número de líneas de trigo con rendimientos de grano superiores a la media del compuesto original (C₀), a la media del segundo ciclo de selección (C₂), a la media de la variedad original (V.O.) y a la media de los testigos en dos ambientes de evaluación.

Genotipo o grupo de referencia	Montecillo								Tecámac							
	LSCLH				LSCNLH				LSCLH				LSCNLH			
	C ₃	C ₄	C ₅	T	C _{3H}	C _{4H}	C _{5H}	T	C _{3S}	C _{4S}	C _{5S}	T	C _{3H}	C _{4H}	C _{5H}	T
C ₀	12	22	17	51	17	16	20	53	14	12	25	51	14	18	23	55
C ₂	6	13	18	37	11	17	14	42	14	12	25	51	14	19	23	55
V.O.	9	12	13	34	12	10	18	40	8	5	21	34	13	16	22	51
Testigos	9	7	12	28	6	7	7	20	0	0	1	1	3	3	5	11

C_n = Ciclo de selección; T=Total

LSCLH=Líneas seleccionadas bajo condiciones limitantes de humedad.

LSCNLH=Líneas seleccionadas bajo condiciones no limitantes de humedad.

Cuadro 3. 16. Origen de las 10, 20 y 30 líneas de trigo de mayor rendimiento evaluadas en Montecillo, Tecámac y el promedio de las dos localidades (Combinado).

Número de líneas de mayor rendimiento	Montecillo			Tecámac			Combinado		
	LSCLH	LSCNLH	$\chi^2_{1:1}$	LSCLH	LSCNLH	$\chi^2_{1:1}$	LSCLH	LSCNLH	$\chi^2_{1:1}$
10	4	6	0.4	1	9	6.4*	3	7	1.6
20	10	10	0.0	4	16	7.2**	5	15	5.0*
30	12	18	1.2	11	19	2.2	10	20	3.3

LSCLH=Líneas seleccionadas bajo condiciones limitantes de humedad

LSCNLH=Líneas seleccionadas bajo condiciones no limitantes de humedad.

*=Significativo al 0.05; **=Significativo al 0.01

3.3.6 Correlaciones fenotípicas

En el Cuadro 3.17 se presentan los resultados del análisis de correlación fenotípica entre los caracteres analizados en cada una de las localidades de evaluación. En Montecillo el RG estuvo positiva y significativamente correlacionado con todos los caracteres, excepto NDMF, mientras que en Tecámac el RG no se correlacionó de manera significativa únicamente con IC. El resto de los caracteres mostraron correlaciones positivas y altamente significativas entre sí en ambas localidades, excepto el IC, el cual en Tecámac estuvo correlacionado negativa y significativamente con todos los caracteres sin incluir RG; mientras que en Montecillo se correlacionó positivamente solo con RG y NE.

Cuadro 3.17. Coeficientes de correlación fenotípica entre siete caracteres de trigo estimados a partir del comportamiento promedio de 210 genotipos evaluados en Montecillo y Tecámac, Estado de México.[†]

Carácter	RG	NDA	NDMF	AP	NE	RB	IC
RG	-	0.19**	0.12ns	0.45**	0.44**	0.40**	0.37**
NDA	0.38**	-	0.69**	0.40**	0.28**	0.27**	0.01ns
NDMF	0.42**	0.76**	-	0.58**	0.32**	0.34**	-0.13ns
AP	0.44**	0.46**	0.47**	-	0.41**	0.40**	0.10ns
NE	0.64**	0.55**	0.57**	0.55**	-	0.73**	0.15*
RB	0.68**	0.57**	0.62**	0.67**	0.92**	-	-0.06ns
IC	-0.09ns	-0.45**	-0.46**	-0.16*	-0.40**	-0.29**	-

[†] Los valores arriba de la diagonal corresponden a la localidad de Montecillo y los valores abajo de la diagonal corresponden a la localidad de Tecámac.

ns= No significativo * =Significativo al 0.05, **=Significativo al 0.01.

3.4 Discusión

3.4.1. Comparación entre ambientes de evaluación

Con excepción de NE, las medias generales observadas en Montecillo fueron superiores a las de Tecámac, lo cual es atribuible a las marcadas diferencias que existieron entre las dos localidades en cuanto a factores edáficos y climáticos. En Montecillo los suelos son más profundos y presentan mayor contenido de N y P disponibles que en Tecámac. Por otra parte, la cantidad y distribución de la precipitación pluvial durante la estación de crecimiento fue más favorable en Montecillo, registrándose una precipitación acumulada de 296.5 mm, mientras que en Tecámac fue de 236 mm con un periodo de escasez de lluvia durante la antesis (Cuadro 3.2, Figura 3.2). Estas condiciones ocasionaron que en Tecámac las plantas estuvieran sometidas a un mayor estrés de sequía que se vio manifestado en una reducción en el periodo de llenado de grano (adelanto de la antesis y madurez fisiológica), menor altura de planta y menor producción de biomasa y grano.

3.4.2. Efecto de los ciclos de selección

En los dos ambientes de evaluación la mayoría de los caracteres sufrieron cambios positivos conforme se avanzó en el proceso de selección. Independientemente de la estrategia de selección utilizada, las líneas de los ciclos de selección más avanzados tendieron a ser más tardías y con mayor altura, lo que les permitió hacer un mayor aprovechamiento de la radiación solar y acumular mayor cantidad de biomasa y consecuentemente obtener un mayor rendimiento de

grano. Fischer y Maurer (1978), también encontraron que las líneas de trigo de porte alto producen rendimientos relativamente superiores a los de líneas de porte bajo, sobre todo en ambientes con estrés hídrico. Presumiblemente, la heredabilidad asociada con la selección visual en las últimas generaciones es mayor y las plantas seleccionadas en los dos tipos de ambientes entre las generaciones F_4 y F_6 , resultan en el desarrollo de genotipos con mayor flexibilidad y estabilidad en el rendimiento a través de distintos ambientes (Kirigwi, *et al.*, 2004).

Comparando las dos estrategias de selección en los dos ambientes de evaluación, se observa que a partir del segundo ciclo de selección (C_2), las líneas seleccionadas bajo condiciones no limitantes de humedad (C_{3H} , C_{4H} y C_{5H}) rindieron más que las líneas seleccionadas bajo condiciones limitantes, lo que fue mas evidente en el ambiente de temporal mas favorable (Montecillo) (Figura 3.3d). Este resultado indica que la selección practicada bajo condiciones limitantes de humedad durante los dos primeros ciclos de selección permitió una mayor fijación de genes para tolerancia al estrés de humedad en el suelo y a partir del tercer ciclo, la selección practicada bajo condiciones no limitantes propició una mayor fijación de genes que determinaron un mayor rendimiento de grano. Lo anterior puede considerarse como una evidencia en apoyo a la opinión de que cuando la selección se realiza en ambientes favorables se obtiene una mayor respuesta que cuando se realiza en ambientes restrictivos, lo que es consistente con los resultados obtenidos por Frey (1964), Laing y Fischer (1979), Richards (1982), Calhoun, *et al.* (1994) quienes encontraron que la selección en ambientes sin restricciones de humedad fue superior en el desarrollo de germoplasma que combinó alto potencial genético para rendimiento de grano con tolerancia a estrés hídrico; y se contrapone en cierta forma con los resultados obtenidos por otros investigadores como Segovia *et al.* (1991) quienes señalan que para el caso del trigo, la selección masal visual estratificada efectuada en ambientes de sequía resulta más eficiente para incrementar

el rendimiento de grano tanto para condiciones de riego como de sequía, que cuando se efectúa exclusivamente en ambientes de riego.

La significancia estadística de los cuadrados medios de los análisis de varianza individuales y conjuntos reveló la presencia de variabilidad genética entre las líneas de trigo dentro de los ciclos de selección (Cuadros 3.5, 3.6 y 3.7), misma que puede atribuirse a las mutaciones inducidas por efecto de las radiaciones gamma de ^{60}Co a que fue sometida la semilla de la variedad original Salamanca S75. Los siete caracteres estudiados en el presente trabajo son de herencia cuantitativa y dependen de una gran cantidad de genes con efectos menores, por lo que los cambios observados debieron de provenir de micromutaciones que se aprovecharon durante el proceso de selección para incrementar la expresión de algunos componentes del rendimiento (Cervantes y Cervantes, 1996).

No obstante que la interacción Ciclos x Ambientes resultó significativa para la mayoría de los caracteres analizados, los patrones de respuesta observados bajo las dos estrategias de selección fueron similares en ambas localidades. Independientemente del ambiente de evaluación, las líneas de los ciclos de selección más avanzados exhibieron un mejor comportamiento que las de los ciclos iniciales y el compuesto original. Al comparar las dos estrategias de selección en las dos localidades, las líneas seleccionadas a partir de la generación M_4 (C_3) bajo condiciones no limitantes de humedad (LSCNLH) presentaron un mayor rendimiento que las líneas seleccionadas continuamente bajo condiciones limitantes de humedad (LSCLH), sobre todo en el ambiente de evaluación más favorable (Montecillo). Esto concuerda con los resultados obtenidos por Kirigwi *et al.*, (2004) quienes al seleccionar para alto rendimiento en la generación F_3 después de haber seleccionado para resistencia a sequía en la F_2 , no identificaron genotipos con

suficiente plasticidad para responder a condiciones óptimas. Aparentemente, la frecuencia con que ocurren los alelos para alto rendimiento es baja y por lo tanto resulta difícil su identificación en condiciones limitantes de humedad, en donde la varianza genética suele ser mucho menor a la varianza ambiental y a la de la interacción genotipo x ambiente (Boubaker, 1997)

3.4.3 Avances genéticos por ciclo de selección

Al comparar las ventajas de la selección practicada bajo condiciones no limitantes de humedad (CNLH) sobre la selección bajo condiciones limitantes de humedad (CLH), los avances genéticos observados en la mayoría de los caracteres fueron proporcionalmente mayores en las LSCNLH. Para el caso del rendimiento de grano la ventaja de la selección practicada bajo CNLH sobre la selección bajo CLH fue de 2.1:1 en Montecillo y de 1.4:1 en Tecámac, lo que permite afirmar que cuando la selección se realiza bajo condiciones favorables después de haber seleccionado inicialmente bajo condiciones desfavorables, se puede mejorar más rápidamente la media del carácter objeto de selección que cuando se selecciona exclusivamente en ambientes desfavorables; sobre todo cuando los materiales derivados por la selección se destinan a ambientes de riego o temporal favorable. Este resultado motivaría a que en programas de mejoramiento genético que tengan como fin aumentar el rendimiento de grano para áreas de riego o temporal favorable, la selección se practique en ambientes en donde no se tengan restricciones en la humedad del suelo, mientras que cuando los materiales derivados se destinen para áreas de temporal crítico, la ventaja de seleccionar en ambientes favorables sobre la selección directa en ambientes con restricciones de humedad se reduce considerablemente (1.4:1).

Cuando se consideró como punto de partida a la media del rendimiento del segundo ciclo de selección (C_2), la ventaja de seleccionar bajo CNLH sobre la selección en CLH fue sustancialmente mayor en Montecillo (4.4:1) mientras que en Tecámac se mantuvo sin cambios (1.4:1). Este hecho puede interpretarse en el sentido de que cuando la selección se realiza en generaciones tempranas en ambientes desfavorables, aun se dispone de suficiente variabilidad genética para mejorar el carácter de selección en ambientes favorables, teniéndose una ganancia genética más rápida que si se continuara la selección en ambientes desfavorables, sobre todo cuando los materiales derivados de la selección se destinan a ambientes sin restricciones en la humedad del suelo. De esta forma se puede inferir, como lo señalan Calhoun *et al.*, (1994), que la selección bajo condiciones de estrés hídrico resulta necesaria para preservar genotipos que posean alelos para tolerancia a sequía, los que podrían perderse si la selección se efectuara únicamente bajo condiciones óptimas (Richards, 1996)

3.4.4 Frecuencia y origen de líneas con mayor rendimiento de grano

En los programas de mejoramiento genético para resistencia a sequía casi siempre existe la necesidad de evaluar una gran cantidad de líneas segregantes, por lo que es importante analizar el comportamiento individual de las líneas desarrolladas en los ambientes de selección y su contribución a la fuente de líneas avanzadas sobresalientes. Con base a ello, se comparó la eficiencia de las dos estrategias de selección utilizadas en el presente trabajo determinando la frecuencia y origen de las líneas de mayor rendimiento de grano identificadas en cada una de las dos localidades de evaluación. Tal y como se esperaba, la frecuencia de líneas superiores se incrementó progresivamente conforme avanzaron los ciclos de selección. Al comparar las dos estrategias de selección, se observó una tendencia a favor de las LSCNLH, sobre todo cuando se

tomó como referencia a la media de la variedad original y a la media de los testigos (Cuadro 3.15). Cuando se consideró el origen y distribución de las 10, 20 y 30 líneas de mayor rendimiento, en Montecillo no se encontraron diferencias significativas entre la proporción de líneas de las dos estrategias de selección, mientras que en Tecámac y combinando los promedios de las dos localidades se manifestó una tendencia a favor del grupo de líneas seleccionadas bajo CNLH (Cuadro 3.16). Estos resultados indican que la distribución de las líneas de mayor rendimiento en las dos estrategias de selección estuvo influenciada por el ambiente de evaluación. Sin embargo, la tendencia observada en Tecámac y combinando los promedios de las dos localidades constituyen un indicativo de que la selección bajo CNLH permitió obtener un mayor número de líneas sobresalientes que la selección bajo CLH, lo que puede reflejar bajas heredabilidades asociadas a la selección visual para caracteres relacionados con el rendimiento practicada exclusivamente en ambientes limitantes de humedad, dando como resultado poblaciones que no se comportan de manera diferencial al evaluarse en ambientes con y sin déficit de humedad.

3.4.5 Correlaciones fenotípicas

El rendimiento de grano en las dos localidades de evaluación estuvo asociado positivamente con AP, NE y RB; sobre todo en Tecámac, en donde los coeficientes de correlación entre el RG con NE y RB fueron mayores a los observados en Montecillo. Fischer y Wood (1979) encontraron correlaciones positivas entre el rendimiento de grano con el rendimiento biológico y el número de espigas por unidad de área, tanto en condiciones limitantes y no limitantes de humedad y señalan que estas correlaciones fueron mayores bajo ambientes de estrés hídrico. El RB estuvo correlacionado positivamente con DA, DMF, AP y NE en las dos localidades, lo que confirma el

hecho de que los genotipos mas tardíos presentaron mayor acumulación de biomasa consiguiendo una mayor AP y una mayor cantidad de espigas por unidad de área. El IC en Montecillo solo se correlacionó positiva y significativamente con RG y NE, mientras que en Tecámac estuvo correlacionado negativa y significativamente con NDA, NDMF, AP, NE y RB, lo que probablemente se deba a que las condiciones de estrés ambiental a que estuvieron sujetas las plantas en esta localidad provocaron una reducción en el número y tamaño de los granos, los cuales son dos componentes indirectos del IC. Estas correlaciones son consistentes con las correlaciones genotípicas reportadas por Kirigwi *et al.*, (2004), quienes encontraron que el IC se correlacionó negativamente con el RG en poblaciones de líneas de trigo seleccionadas en condiciones limitantes de humedad al evaluarse en ambientes de sequía, mientras que en ambientes óptimos e intermedios, estas mismas poblaciones mostraron correlaciones positivas y significativas entre el IC y RG.

Basándose en estos resultados, se puede considerar al RB como un buen criterio de selección, ya que mostró avances genéticos significativamente altos y una correlación positiva con el rendimiento de grano y con la mayoría de sus componentes. Chowdhury, *et al.* (1985) y Sharma (1993) también señalan al RB como un buen criterio de selección por su alta heredabilidad y por su alta correlación genotípica con el rendimiento de grano, número de espigas y número de granos por espiga.

3.5 Conclusiones

La selección visual aplicada a un compuesto irradiado de la variedad Salamanca S-75 en ambientes limitantes y no limitantes de humedad permitió aprovechar la variabilidad genética inducida, lográndose avances genéticos significativos en el rendimiento de grano y otros caracteres agronómicos que se expresaron en ambientes de temporal con y sin restricciones de humedad. La selección inicial en condiciones limitantes de humedad hasta la generación M_3 y en condiciones no limitantes de humedad de M_4 a M_6 resultó más eficiente para incrementar el rendimiento y la frecuencia de líneas sobresalientes, que la selección conducida exclusivamente en condiciones limitantes de humedad. La selección en ambientes con y sin limitaciones de humedad favoreció la expresión e incorporación de alelos relacionados con tolerancia a la sequía y mayor rendimiento, mientras que la selección continua en condiciones limitantes de humedad tuvo un efecto enmascador sobre el verdadero potencial de rendimiento de las líneas a través de los ciclos de selección. En el mejoramiento genético de trigo para condiciones de temporal, los ambientes con y sin restricciones de humedad, utilizados durante la selección y en la evaluación final de las líneas pueden ampliar la posibilidad de obtener genotipos con mayor potencial de rendimiento y adaptabilidad a regiones de temporal. El RG se incrementó gradualmente conforme avanzaron los ciclos de selección, manifestándose de manera más pronunciada en Montecillo, donde las medias de los últimos ciclos de las líneas seleccionadas bajo condiciones no limitantes de humedad superaron a las medias de los ciclos restantes; mientras que en Tecámac los incrementos en el rendimiento por efecto de la selección fueron de menor magnitud. En las dos localidades, los testigos presentaron rendimientos superiores a las medias de los ciclos de selección y a la variedad original.

3.6 Literatura citada

- Allen, F.L., R.E. Comstock and D.C. Rasmuson. 1978. Optimal environments for yield testing. *Crop Science* 18:747-751.
- Blum, A. 1988. Breeding Crop Varieties for Stress Environments. *CRC Critical Reviews in Plant Sciences* 2:199-237.
- Boubaker, M. 1997. High vs. Low stress yield test environments for selecting widely adapted spring wheat cultivars. *Tropicultura* 15:18-21.
- Braun, H., W.H. Pfeiffer and W.G. Pollmer. 1992. Environments for selecting widely adapted spring wheat. *Crop Science* 32:1420-1427.
- Calhoun D.S., G. Gebeyehu, A. Miranda, S. Rajaram, and M. van Ginkel 1994. Choosing evaluation environments to increase wheat grain yield under drought conditions. *Crop Science* 34:673-678.
- Ceccarelli, S. 1989. Wide adaptation: How wide? *Euphytica* 40: 197-205.
- Ceccarelli, S. 1996. Positive interpretation of genotype by environment interactions in relation to sustainability and biodiversity. *In: M. Cooper and G.L. Hammer (eds.) Plant adaptation and Crop Improvement*. CAB International, U.K. p:467-486.
- Cervantes S., T. y C.T. Cervantes M. 1996. Selección de líneas de trigo de alto rendimiento a partir de compuestos irradiados. *Agrociencia* 30:509-514.
- Chowdhury, R.K., R.S. Paroda, and B.P. Singh. 1985. Drought resistance in wheat I. Grain yield responses and its correlations with grain. *Genetica Agraria* 39:131-142.
- Derza Gaga, B. 2002. Variación en resistencia a sequía y tolerancia a altas temperaturas en trigo. Tesis de Doctor en Ciencias. Programa en Genética, IREGEP, Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 147 p.
- Fischer, R.A., and R. Maurer. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Australian Journal of Agricultural Research* 29:897-912.
- Fischer, R.A. and J.T. Wood. 1979. Drought resistance in spring wheat cultivars. III. Yield associations with morphophysiological traits. *Australian Journal of Agricultural Research* 30: 1001-1020.
- Frey K.J. 1964. Adaptation reaction of oats strains selected under stress and non-stress environmental conditions. *Crop Science* 4:55-58.

- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de köppen para adaptarlo a las condiciones de la republica mexicana. 4a ed., Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1973.
- Kirigwi, F.M., M. van Ginkel, R. Trethowan, R.G. Sears, S. Rajaram and G.M. Paulsen 2004. Evaluation of selection strategies for wheat adaptation across water regimes. *Euphytica* 135:361-371.
- Laing, D.R. and R.A. Fischer. 1979. Adaptation of semidwarf wheat cultivars to rainfed conditions. *Euphytica* 26:129-139.
- Mackey, J. and C.O. Qualset. 1986. Conventional methods of wheat breeding. In: Smith E.L. (ed.) Genetic improvement in yield of wheat. CSSA Special Publication Number 13. Crop Science Society of America, Madison Wisconsin, p. 7-25.
- Moreno G., R. y H.E. Villaseñor M. 1993. Trigo de temporal. In: Márquez S., F. (ed.). Producción y genotecnia de plantas autógamas. México, D.F. México, AGT Editor. p. 195-209.
- Rajaram, S. 1991. Mejoramiento de trigo para obtener tolerancia a la sequía: Perspectivas y opiniones. In: Kohli, M.M. (ed.) Mejoramiento de la resistencia a la sequía en trigo. México D.F., México, Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo. P.149-162.
- Ramage, R.T. 1987. A history of barley breeding methods. *Plant Breeding Reviews* 5:95-138.
- Richards, R.A. 1982. Breeding and selection for drought resistance in wheat. In: Drought resistance in crops, with emphasis on rice. IRRI, Manila Philippines. p. 303-316.
- Richards, R.A. 1996. Defining selection criteria to improve yield under drought. *Plant Growth Regulation* 20: 157-166.
- Sharma, R.C. 1993. Selection for biomass yield in wheat. *Euphytica* 70:35-42.
- Segovia L., A., L.M. Serrano C., J.D. Molina G., e I. Benitez R. 1991. Comparación de ambientes de selección en trigo (*Triticum aestivum*). *Agrociencia serie Fitociencia* 2(2):53-67.
- Van Ginkel, M. 1994. Breeding bread wheat for yield under drought conditions. In: Rajaram, S. and G.P. Hettel (eds.) Wheat breeding at CIMMYT. Commemorating 50 years of research in Mexico for global wheat improvement. México, D.F., Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo. p.22-28.
- Villaseñor M., H.E. y E. Espitia R. 2000. Mejoramiento genético de trigo para temporal In: Villaseñor M., H.E. y E. Espitia R. (eds.) El trigo de temporal en México. Libro Técnico Núm. 1. Chapingo, Estado de México, México, SAGARPA, INIFAP, CIRCE, Campo Experimental Valle de México. p. 99-122.

IV EFICIENCIA DE LA SELECCION INDIRECTA EN EL MEJORAMIENTO DE TRIGO PARA CONDICIONES LIMITANTES Y NO LIMITANTES DE HUMEDAD

EFFICIENCY OF INDIRECT SELECTION IN WHEAT BREEDING FOR WATER STRESS AND NON WATER STRESS ENVIRONMENTS

Resumen

Cuando se hace mejoramiento genético para incrementar la resistencia a condiciones limitantes de humedad, se debe decidir si la selección habrá de realizarse en condiciones de estrés hídrico o en ambientes sin este tipo de restricciones. Los objetivos del presente trabajo fueron comparar seis ambientes con diferente régimen de humedad, sobre la expresión de la varianza genética y la heredabilidad del rendimiento de grano en dos grupos de líneas de trigo seleccionadas en diferentes ambientes de humedad, y predecir la eficiencia de la selección indirecta para mejorar el rendimiento de trigo en condiciones limitantes y no limitantes de humedad. Se evaluaron dos grupos de 25 líneas M₆ de trigo, seleccionadas de M₄ a M₆ en ambientes diferentes de humedad; los grupos de líneas fueron evaluados en ambientes de temporal (Montecillo y Tecámac, Edo. De México) y bajo condiciones de riego y sequía en Montecillo y en Tlatizapán, Morelos. El ambiente de evaluación afectó directamente el rendimiento de grano de las líneas y las estimaciones de la varianza genética y la heredabilidad. Las estimaciones de la eficiencia relativa de la selección indirecta sobre la selección directa indican que cuando la selección y evaluación se hacen en un mismo ambiente, ya sea favorable o desfavorable, se podrían obtener mayores ganancias en el rendimiento que a través de la selección indirecta en otros ambientes. La magnitud relativa de la heredabilidad en ambientes favorables y desfavorables no es un criterio suficiente para identificar ambientes óptimos de selección, debido a que las diferencias fenotípicas pueden tener signos opuestos en diferentes ambientes.

Palabras clave: *Triticum aestivum* L., mejoramiento genético, rendimiento de grano, heredabilidad, correlación genotípica, interacción genotipo x ambiente.

Summary

In the breeding of plants for drought environments, it must be decided whether to select directly in the presence of water stress conditions or indirectly in optimum environments. The relative effectiveness of these two strategies depends upon expectation of genetic parameters determining the selection response and genetic correlations between yield under stress and non-stress environments. The objective of this study was to compare six environments with different moisture regimes based on the estimation of genetic variance and heritability of grain yield, for two groups of 25 M₆ inbred lines of wheat selected in water stress and non-water stress environments. Both groups were tested in contrasting rainfed environments at Montecillo and Tecamac, Edo. de México. Grain yield and genetic variance and heritability estimates in both groups of lines were reduced as water stress increased. Estimates of relative expected indirect selection over direct selection indicated that selection and evaluation in the same environment would result in greater yields gains under water stress or non-water stress environments. The relative magnitude of heritability in stressed and non-stressed environments is not sufficient to choose the optimum environment for selection, due to the phenotypic differences that can be of opposite sign in different environments.

Index word: *Triticum aestivum* L., plant breeding, grain yield, heritability, genetic correlations, genotype x environment interaction.

4.1 Introducción

En México, la escasez de lluvia afecta grandes extensiones cultivadas con trigo, por lo que el desarrollo de variedades con resistencia a sequía es uno de los aspectos prioritarios en los programas de mejoramiento genético para regiones de temporal (Villaseñor y Espitia, 2000a). La ocurrencia, magnitud y duración del estrés provocado por la sequía puede presentar amplias variaciones entre años y localidades, lo que dificulta la selección e identificación de los genotipos que poseen mayor potencial de rendimiento y adaptabilidad en ese tipo de condiciones (Calhoun *et al.*, 1994).

Un aspecto que se ha venido debatiendo con relación a las estrategias de mejoramiento genético para ambientes poco favorables es si la selección de progenies segregantes debe realizarse bajo condiciones óptimas y subsecuentemente evaluar el material avanzado en condiciones de estrés, o bien, llevar a cabo todo el proceso de selección y evaluación bajo condiciones específicas hacia las cuales se pretende generar nuevas variedades. Al respecto, algunos investigadores sostienen que el mejor ambiente de selección es el que proporciona a la planta las condiciones más adecuadas para expresar su potencial genético, bajo la premisa de que los mejores genotipos mantendrán su superioridad aun cuando sean evaluados en ambientes menos favorables (Frey, 1964; Laing y Fischer, 1979). En contraposición a esta corriente, hay quienes argumentan que cuando la selección y evaluación se conducen en ambientes poco favorables, los genotipos que expresan mayor rendimiento en ese tipo de ambientes, responderán de mejor manera cuando sean evaluados en ambientes menos restrictivos (Ceccarelli, 1989; Atlin y Frey, 1989).

Una interrogante ampliamente discutida y que aún no ha sido resuelta en su totalidad, se refiere al tipo de ambiente en donde debe realizarse el proceso de selección en el mejoramiento genético para condiciones limitantes. A pesar de que varios autores (Rossielle y Hamblin, 1981; Simmonds, 1991 y Hohls, 2001) recomiendan que la selección debiera realizarse bajo condiciones representativas del tipo de ambiente para el que se pretende introducir las nuevas variedades, existen programas de mejoramiento que se siguen llevando a cabo exclusivamente bajo condiciones no limitantes (Hildebrand, 1990; Simmonds, 1991). Esta discrepancia esta basada en el hecho de que la variación ambiental, casi siempre, es más eficientemente controlada bajo condiciones favorables, lo que teóricamente permitirá una mayor expresión de la variación genética y posiblemente un incremento en los valores de la heredabilidad. Sin embargo, no se ha podido demostrar de manera contundente que la heredabilidad sea siempre menor cuando se estima en condiciones de estrés ambiental (Simmonds, 1991 y Ceccarelli, 1994). En un estudio realizado por Atlin y Frey (1989) no se encontró relación entre la intensidad del estrés ambiental y la heredabilidad, mientras que en otros trabajos se ha observado que la heredabilidad aumenta conforme se mejoran las condiciones ambientales (Atlin y Frey, 1990; Ud-Din *et al.*, 1992; Sinebo *et al.*, 2002).

La variación genotípica y la heredabilidad estimadas en ambientes favorables pueden tener escasa relevancia bajo condiciones de estrés, sobre todo cuando la interacción genotipo x ambiente (GxA) se traduce en un comportamiento inconsistente entre los genotipos cuando son evaluados en ambientes contrastantes (Hohls, 2001). Esta inconsistencia puede ser causada por la respuesta

diferencial de un mismo conjunto de genes a los cambios ambientales o por la expresión de diferentes conjuntos de genes en diferentes ambientes (Cockerham, 1963).

La mayor heredabilidad *per se* no necesariamente se debe tomar como el único criterio para decidir llevar a cabo la selección y evaluación de genotipos en ambientes favorables con la intención de mejorar indirectamente el rendimiento u otros caracteres en ambientes desfavorables (Atlin y Frey, 1990; Ceccarelli *et al.*, 1992). Cuando un mismo carácter se mide en dos ambientes distintos, las observaciones registradas en cada ambiente pueden ser consideradas para fines prácticos como si provinieran de dos caracteres genéticos separados y por lo tanto resulta factible determinar si están o no correlacionados (Falconer y Mackay, 1996). De esta forma, la correlación genotípica (r_g) entre los rendimientos obtenidos en diferentes ambientes puede indicar de cierta manera, el probable impacto que pudiera tener la interacción G x A sobre la estrategia que se siga dentro de un programa particular de fitomejoramiento (Ceccarelli, 1994, 1996).

De igual manera, la teoría desarrollada por Falconer en 1952 (Falconer y Mackay, 1996), sobre la respuesta correlacionada a la selección o selección indirecta también puede aplicarse a casos en donde se evalúa una serie de genotipos en ambientes de baja y alta productividad y se pretende estimar la eficiencia de la respuesta a la selección indirecta en un ambiente específico sobre la respuesta a la selección directa que se esperaría obtener en otro ambiente en particular (Atlin y Frey 1989; Ceccarelli *et al.*, 1992; Zavala *et al.*, 1992).

Los objetivos del presente trabajo fueron: i) comparar seis ambientes con diferente régimen de humedad sobre la expresión de la varianza genética y la heredabilidad del rendimiento de grano

en dos grupos de líneas de trigo, seleccionadas en diferentes ambientes de humedad, y ii) predecir la eficiencia de la selección indirecta para mejorar el rendimiento de grano en condiciones limitantes y no limitantes de humedad.

4.2. Materiales y métodos

4.2.1 Material genético

Se evaluaron dos grupos de 25 líneas M_6 seleccionadas visualmente por el método genealógico a partir de un compuesto balanceado M_2 de la variedad de trigo Salamanca S75, que se obtuvo por mutagénesis inducida mediante la aplicación de radiaciones Gamma ^{60}Co . El primer grupo de líneas se seleccionó continuamente bajo condiciones limitantes de humedad (temporal restringido o sequía) y se denominó como LSCLH, mientras que el segundo grupo de líneas se seleccionó en un inicio bajo condiciones limitantes de humedad hasta la generación M_3 y de M_4 a M_6 bajo condiciones no limitantes de humedad (temporal favorable o riego) y se le designó como LSCNLH. El procedimiento de selección que se siguió para obtener los dos grupos de líneas antes referidos se detalla en el apartado 3.1 y Figura 3.1 del Capítulo III de este trabajo de tesis.

4.2.2 Ambientes de evaluación.

La evaluación del material genético se llevó a cabo bajo condiciones de temporal durante el ciclo de verano 2001 en Montecillo (MT) y Tecámac (TEC), Edo. de México, y durante el ciclo invierno 2001-2002 bajo condiciones de riego y sequía en Tlatizapán, Morelos (TLR, TLS) y en Montecillo, Edo. de México (MR, MS). En el Cuadro 4.1 se describen algunas de las principales características de las localidades en donde se condujeron los ensayos de campo.

Cuadro 4.1. Características generales de los ambientes en donde se condujeron las evaluaciones genotípicas.

Características	Ambientes de evaluación					
	MT	TEC	TLR	TLS	MR	MS
Localidad	Montecillo	Tecámac	Tlatizapán	Tlatizapán	Montecillo	Montecillo
Ciclo Agrícola	Verano	Verano	Invierno	Invierno	Invierno	Invierno
Año	2001	2001	2001-02	2001-02	2001-02	2001-02
Sistema de producción	Temporal	Temporal	Riego	Sequía	Riego	Sequía
Ubicación geográfica	19°29'N 98°53'W	19°35'N 98°56'W	19°29'N 97°12'W	19°29'N 97°12'W	19°29'N 98°53'W	19°29'N 98°53'W
Altitud (msnm)	2 245	2 260	940	940	2 245	2 245
Fecha de siembra	20/06/01	23/06/01	06/11/01	06/11/01	07/12/01	07/12/01
Fecha de antesis	19/08/01	21/08/01	09/01/02	03/01/02	16/03/02	11/03/02
Temperatura Máxima [†]	28.7°C	24.2°C	31.7°C	31.7°C	29.9°C	29.9°C
Temperatura Mínima [†]	8.3°C	7.6°C	11.2°C	11.2°C	1.6°C	1.6°C
Temperatura Media [†]	18.6°C	15.9°C	21.4°C	21.4°C	16.2°C	16.2°C
Precipitación Total [‡]	297mm	237mm	24mm	24mm	97mm	97mm

[†] Temperaturas promediadas durante la estación de crecimiento

[‡] Precipitación acumulada durante la estación de crecimiento

4.2.3 Diseño experimental

Las 25 líneas M₆ de los dos grupos fueron evaluadas bajo un diseño experimental de bloques completos al azar con dos repeticiones. La unidad experimental se constituyó por dos surcos de 4 m de longitud distanciados 0.25 m en los ambientes MT y TEC; dos hileras distanciadas 0.25 m sobre camellones de siembra de 2 m de longitud y 0.75 m de ancho en TLR y TLS; y cuatro surcos de 5 m de longitud distanciados 0.25 m en MR y MS. La siembra se hizo en forma manual en todos los experimentos, utilizando una densidad de siembra de 100 kg ha⁻¹; los experimentos MT y TEC se sembraron los días 20 y 23 de junio de 2001, en condiciones favorables de

humedad edáfica; los experimentos TLR y TLS se sembraron el 6 de noviembre de 2001 en lotes separados, con la aplicación de un riego por aspersión el 7 de noviembre; el lote en el que se evaluó la respuesta de las plantas a la sequía (TLS) no recibió ningún riego posterior, mientras que en el que se evaluó la respuesta a condiciones favorables de humedad edáfica (TLR) recibió ocho riegos por aspersión aplicados cada 14-15 días hasta que las plantas alcanzaron la etapa de madurez fisiológica. Los experimentos MR y MS se sembraron en lotes separados el 7 de diciembre de 2001; en los dos lotes se aplicaron dos riegos por aspersión el 10 y 27 de diciembre de 2001; en el lote de sequía (MS) el riego se suspendió completamente hasta que las plantas alcanzaron la madurez fisiológica, mientras que en el lote de riego (MR) se aplicaron siete riegos por gravedad (a capacidad de campo del suelo) a intervalos de 14 días hasta que las plantas llegaron a madurez fisiológica, sin embargo, durante los meses de abril y mayo se presentaron lluvias inesperadas (97 mm) que impidieron observar en toda su magnitud el efecto del déficit de humedad edáfica inducido en el lote de sequía. En todos los experimentos se utilizó una dosis de fertilización de 80-40-00, aplicando la mitad del Nitrógeno y la totalidad del Fósforo al momento de la siembra, y la otra mitad del Nitrógeno durante la etapa de amacollamiento (30 días después de la siembra). El control de malezas se hizo en forma manual y mediante la aplicación combinada de los herbicidas Bromoxinil y Tiameturón-Metilo con una dosis de 2 L ha⁻¹ y 25 g ha⁻¹, respectivamente.

4.2.4 Variables de estudio y análisis estadístico

Se determinó el rendimiento de grano en cada parcela experimental (RG) expresado en g m⁻². Con los datos obtenidos de los seis ambientes de evaluación, se realizaron los análisis de varianza combinados e individuales para cada ambiente y para cada grupo de líneas, considerando a los

ambientes y a las líneas dentro de grupos como efectos aleatorios, bajo los siguientes modelos lineales:

i) Para cada ambiente.

$$y_{ik(j)} = \mu_{(j)} + g_{i(j)} + \beta_{k(j)} + \varepsilon_{ik(j)}; \quad i=1, \dots, 25; k=1, 2$$

donde:

$y_{ik(j)}$ = rendimiento observado de la línea i en la k -ésima repetición dentro del ambiente j

$\mu_{(j)}$ = media general esperada de todas las líneas en el ambiente j

$g_{i(j)}$ = efecto genotípico de la línea i en el ambiente j

$\beta_{k(j)}$ = efecto del bloque completo k en el ambiente j

$\varepsilon_{ik(j)}$ = efecto del error asociado a la k -ésima repetición de la línea i en el ambiente j

ii) Para el análisis conjunto de los seis ambientes:

$$y_{ijk} = \mu + g_i + \beta_{k(j)} + e_j + (ge)_{ij} + \varepsilon_{ijk}; \quad i=1, \dots, 25; j=1, \dots, 6; k=1, 2$$

donde:

y_{ijk} = rendimiento observado en la línea i , en la k -ésima repetición del ambiente j

μ = media general de todas las observaciones

g_i = efecto de la línea i

e_j = efecto del ambiente de evaluación j

$(ge)_{ij}$ = efecto de la interacción entre la línea i y el ambiente j

ε_{ijk} = efecto del error experimental asociado a la línea i , en el ambiente j , en la repetición k .

Para estudiar el efecto del ambiente sobre la varianza genética (σ_g^2) y la heredabilidad (h^2) del rendimiento, se estimaron los componentes de varianza de cada grupo de líneas a través de las funciones lineales apropiadas de las esperanzas de los cuadrados medios y productos cruzados medios obtenidos en los análisis de varianza y covarianza individuales y combinados, utilizando los procedimientos descritos por Hallauer y Miranda (1988). La heredabilidad (h^2) del rendimiento de grano por parcela fue estimada para cada uno de los ambientes y grupos de líneas como:

$$h_j^2 = \frac{\sigma_{g(j)}^2}{(\sigma_{g(j)}^2 + \sigma_{\varepsilon(j)}^2)} = \frac{\sigma_{g(j)}^2}{\sigma_{p(j)}^2}$$

Donde:

$\sigma_{g(j)}^2$ = varianza genética de las líneas en el ambiente j (asumiendo ausencia de efectos de dominancia)

$\sigma_{p(j)}^2$ = varianza fenotípica de las líneas en el ambiente j

$\sigma_{\varepsilon(j)}^2$ = varianza del error en el ambiente j.

La h^2 del rendimiento de cada grupo de líneas a partir del análisis combinado, se estimó como:

$$h^2 = \frac{\sigma_g^2}{(\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2 + \sigma_\varepsilon^2)} = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_p^2}$$

donde:

σ_g^2 = Varianza genotípica de las líneas a través de los seis ambientes de evaluación

σ_p^2 = Varianza fenotípica de las líneas a través de los seis ambientes de evaluación

σ_{ge}^2 = varianza de la interacción de líneas x ambientes.

σ_ε^2 = varianza del error conjunto

Para cada grupo de líneas se calcularon los coeficientes de correlación genotípica (r_g) entre los rendimientos obtenidos por las líneas en cada uno de los ambientes y la media general de los seis ambientes, de acuerdo con Falconer y Mackay (1996):

$$r_g = \frac{\sigma_{gij}}{\sqrt{\sigma_{gi}^2 \sigma_{gj}^2}}$$

Donde:

σ_{gij} = covarianza genética entre los rendimientos de las líneas en los ambientes i y j

$\sigma_{gi}^2 \sigma_{gj}^2$ = varianzas genéticas de los rendimientos de las líneas en los ambientes i y j .

La eficiencia relativa de la respuesta esperada a la selección indirecta (CR_y) sobre la respuesta esperada a la selección directa (R_y) se calculó para todos los pares posibles de los seis ambientes en cada grupo de líneas, de acuerdo con Falconer y Mackay (1996):

$$\frac{CR_y}{R_y} = r_{gxy} \left(\frac{h_x}{h_y} \right)$$

donde, r_{gxy} es el coeficiente de correlación genotípica entre los rendimientos de las líneas M_6 medidos en el ambiente considerado como criterio de selección indirecta x y el ambiente de evaluación y , y h_x y h_y son la raíces cuadradas de la heredabilidad medida en los dos ambientes x y y , respectivamente.

Los componentes de varianza se obtuvieron mediante la aplicación del procedimiento VARCOMP de SAS (versión 6.12). Los componentes de covarianza entre los rendimientos de los seis ambientes se obtuvieron a partir de los productos cruzados medios que fueron obtenidos mediante la opción MANOVA de SAS (SAS Institute, 1990).

4.3. Resultados

4.3.1 Efecto del ambiente de evaluación sobre el rendimiento de grano

Los análisis de varianza para el rendimiento de grano en los dos grupos de líneas revelaron la presencia de efectos altamente significativos ($P < 0.001$) para los ambientes de evaluación (Cuadro 4.2). Los ambientes con mayor potencial productivo se ubicaron en la localidad de Montecillo, donde los rendimientos promedio obtenidos bajo condiciones de temporal (MT), riego (MR) o sequía (MS), superaron ampliamente a los rendimientos obtenidos en Tecámac bajo condiciones de temporal (TEC) y en Tlaltizapán, tanto en condiciones de riego (TLR) como de sequía (TLS). El rendimiento de grano de los dos grupos de líneas estuvo directamente relacionado con las condiciones ambientales que imperaron en las localidades y el manejo de la disponibilidad de agua en el suelo; en TLS las altas temperaturas y la escasez de humedad ocurrieron durante la mayor parte del ciclo obteniéndose las medias de rendimiento mas bajas (65 y 71 g m⁻²), mientras que en MR las temperaturas y disponibilidad de humedad fueron mas favorables alcanzándose los mayores rendimientos (438 y 450 g m⁻²). Durante el ciclo verano 2001, los rendimientos observados en TEC fueron en promedio inferiores en un 56 % con relación a los de MT; en Tlaltizapán, el RG de los dos grupos de líneas bajo condiciones de sequía (TLS) se redujo 70 % en relación con el ambiente de riego (TLR), mientras que en Montecillo, la reducción en el rendimiento del ambiente de sequía (MS) con relación al de riego (MR) fue del 16 % (Figura 4.1).

Cuadro 4.2. Análisis de varianza combinado para el rendimiento de grano en dos grupos de 25 líneas M₆ de trigo seleccionadas bajo condiciones limitantes (LSCLH) y no limitantes de humedad (LSCNLH), evaluadas en seis ambientes.

Fuente de variación	G.L.	Cuadrados medios	
		LSCLH	LSCNLH
Ambientes	5	1076852***	1095255***
Repeticiones (Ambientes)	6	567	1126
Líneas	24	19266***	19684***
Ambientes x Líneas	120	6947***	6043***
Error	144	1438	1640
C.V. (%)		13.7	14.3

*** = Significativo al 0.001

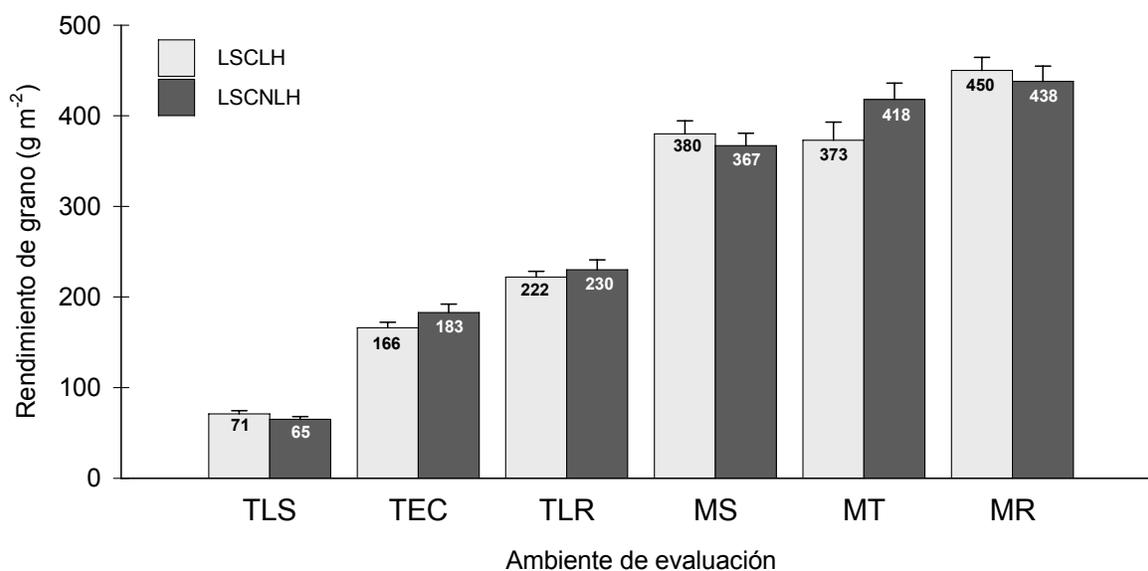


Figura 4.1. Rendimiento de grano promedio en dos grupos de 25 líneas de trigo M₆ seleccionadas en condiciones limitantes de humedad (LSCLH) y en condiciones no limitantes de humedad (LSCNLH) evaluadas en seis ambientes (TLS=Tlatizapán sequía; TEC=Tecámac; TLR=Tlatizapán sequía; MS =Montecillo sequía; MT=Montecillo temporal; MR=Montecillo riego. Las líneas verticales sobre las barras representan a la desviación estándar de la media de cada grupo.

La interacción líneas x ambiente se manifestó en cambios de rango y escala en las medias de los rendimientos de las líneas al pasar de un ambiente a otro, no obstante, algunas líneas mostraron cierto grado de superioridad o inferioridad de manera consistente a través de los ambientes. Dentro del grupo LSCLH destacaron las líneas LSCLH6, LSCLH8, LSCLH12 y LSCLH16 por presentar los rendimientos promedio más altos y ocupar los primeros lugares de rendimiento en la mayoría de los ambientes, mientras que las líneas LSCLH20 y LSCLH22 se ocuparon las posiciones más bajas en la mayoría de los ambientes (Cuadro 4.3). Para el caso del grupo LSCNLH destacaron las líneas LSCNLH14, LSCNLH3, LSCNLH5 y LSCNLH1 por ubicarse dentro de los primeros lugares en la mayoría de los ambientes, mientras que las líneas LSCLH16 y LSCNLH6 presentaron el menor potencial de rendimiento a través de los ambientes (Cuadro 4.4).

En términos absolutos, la variación fenotípica del rendimiento estuvo directamente relacionada con el nivel de estrés ambiental, observándose mayor amplitud entre las medias de rendimiento de los dos grupos de líneas en los ambientes en donde se presentó mayor disponibilidad de humedad y temperaturas favorables (MS, MT, MR), mientras que en el ambiente más restrictivo (TLS) se redujeron considerablemente las diferencias entre las medias de rendimiento de los dos grupos de líneas (Figura 4.2)

Cuadro 4.3. Rendimientos de grano promedio (g m^{-2}) en 25 líneas M_6 de trigo, seleccionadas en condiciones limitantes de humedad (LSCLH) bajo seis ambientes de evaluación.

Línea	Ambiente de evaluación						Media
	MT	TEC	TLR	TLS	MR	MS	
LSCLH6	544 3 [†]	235 4	261 8	60 15	559 3	566 1	371 1
LSCLH8	540 4	175 13	280 5	44 24	610 2	454 3	351 2
LSCLH12	562 2	246 3	279 6	61 12	498 6	419 5	344 3
LSCLH16	564 1	286 1	211 15	79 4	379 18	383 9	317 4
LSCLH5	390 18	194 9	138 25	52 21	647 1	461 2	314 5
LSCLH3	438 12	166 15	221 14	89 2	546 4	415 7	313 6
LSCLH19	442 11	262 2	176 21	103 1	483 7	370 10	306 7
LSCLH4	461 8	171 14	149 23	59 16	543 5	406 8	298 8
LSCLH15	453 9	219 5	314 3	61 14	374 21	310 22	289 9
LSCLH7	413 16	143 22	269 7	58 17	478 8	347 13	285 10
LSCLH1	422 13	145 21	328 2	69 10	404 12	322 19	282 11
LSCLH14	480 5	194 10	222 13	61 13	375 20	330 17	277 12
LSCLH18	421 14	114 24	209 17	46 23	413 11	433 4	273 13
LSCLH11	462 7	160 17	246 9	75 8	390 17	300 23	272 14
LSCLH10	354 19	165 16	335 1	74 9	371 22	330 16	272 15
LSCLH2	468 6	183 12	150 22	75 7	391 16	362 11	272 16
LSCLH13	396 17	155 19	209 16	48 22	397 15	419 6	271 17
LSCLH9	416 15	157 18	227 12	76 6	401 13	317 20	266 18
LSCLH23	452 10	188 11	199 20	62 11	367 23	323 18	265 19
LSCLH21	297 21	211 6	300 4	44 25	376 19	347 14	263 20
LSCLH17	354 20	148 20	237 11	54 19	415 10	317 21	254 21
LSCLH24	269 24	208 7	209 18	53 20	425 9	351 12	253 22
LSCLH25	291 22	204 8	140 24	82 3	398 14	344 15	243 23
LSCLH20	290 23	104 25	244 10	56 18	351 24	264 25	218 24
LSCLH22	263 25	132 23	201 19	79 5	348 25	275 24	216 25
Media	418	183	230	65	438	367	283
DMS(0.05)	106	47	63	ns	61	83	53

[†]Posición que ocuparon las líneas dentro de cada ambiente

Cuadro 4.4 Rendimientos de grano promedio (g m^{-2}) en 25 líneas M_6 de trigo, seleccionadas en condiciones no limitantes de humedad (LSCNLH) bajo seis ambientes de evaluación.

Línea	Ambiente de evaluación							MEDIA
	MT	TEC	TLR	TLS	MR	MS		
LSCNLH4	505 3 [†]	211 3	269 2	84 7	597 2	447 4	352 1	
LSCNLH3	594 2	212 2	260 6	57 19	577 3	413 9	352 2	
LSCNLH5	602 1	244 1	261 5	107 1	419 17	471 3	351 3	
LSCNLH1	402 10	191 6	204 19	83 9	622 1	545 1	341 4	
LSCNLH10	404 9	197 5	217 13	99 2	547 6	428 5	315 5	
LSCNLH19	406 8	137 24	217 14	54 21	564 5	419 8	300 6	
LSCNLH2	432 6	162 13	262 4	61 15	448 12	421 6	298 7	
LSCNLH21	344 16	155 14	177 23	91 3	537 7	476 2	297 8	
LSCNLH8	280 20	139 22	245 8	54 20	577 4	405 11	283 9	
LSCNLH22	397 12	140 21	227 10	88 5	428 14	396 13	279 10	
LSCNLH18	434 5	169 10	210 16	59 18	410 18	335 20	270 11	
LSCNLH20	288 19	141 19	273 1	60 17	439 13	411 10	269 12	
LSCNLH7	313 18	140 20	245 7	76 11	456 11	356 16	264 13	
LSCNLH13	427 7	142 17	163 25	84 8	422 15	346 18	264 14	
LSCNLH11	389 13	176 8	223 11	87 6	359 20	328 21	260 15	
LSCNLH12	219 24	186 7	197 20	47 24	503 8	402 12	259 16	
LSCNLH9	400 11	146 16	217 12	39 25	304 24	419 7	254 17	
LSCNLH15	435 4	142 18	209 17	63 14	322 23	335 19	251 18	
LSCNLH17	372 14	176 9	167 24	66 13	348 22	369 14	250 19	
LSCNLH23	274 21	129 25	266 3	81 10	460 10	282 23	249 20	
LSCNLH24	349 15	163 12	206 18	54 22	421 16	298 22	249 21	
LSCNLH14	250 23	200 4	232 9	89 4	355 21	347 17	246 22	
LSCNLH25	191 25	168 11	190 22	75 12	475 9	359 15	243 23	
LSCNLH16	273 22	137 23	212 15	60 16	374 19	273 24	222 24	
LSCNLH6	343 17	150 15	191 21	50 23	294 25	212 25	207 25	
MEDIA	373	166	222	71	450	380	276	
DMS (0.05)	85	52	ns	30	59	74	56	

[†] Posición que ocuparon las líneas dentro de cada ambiente de evaluación

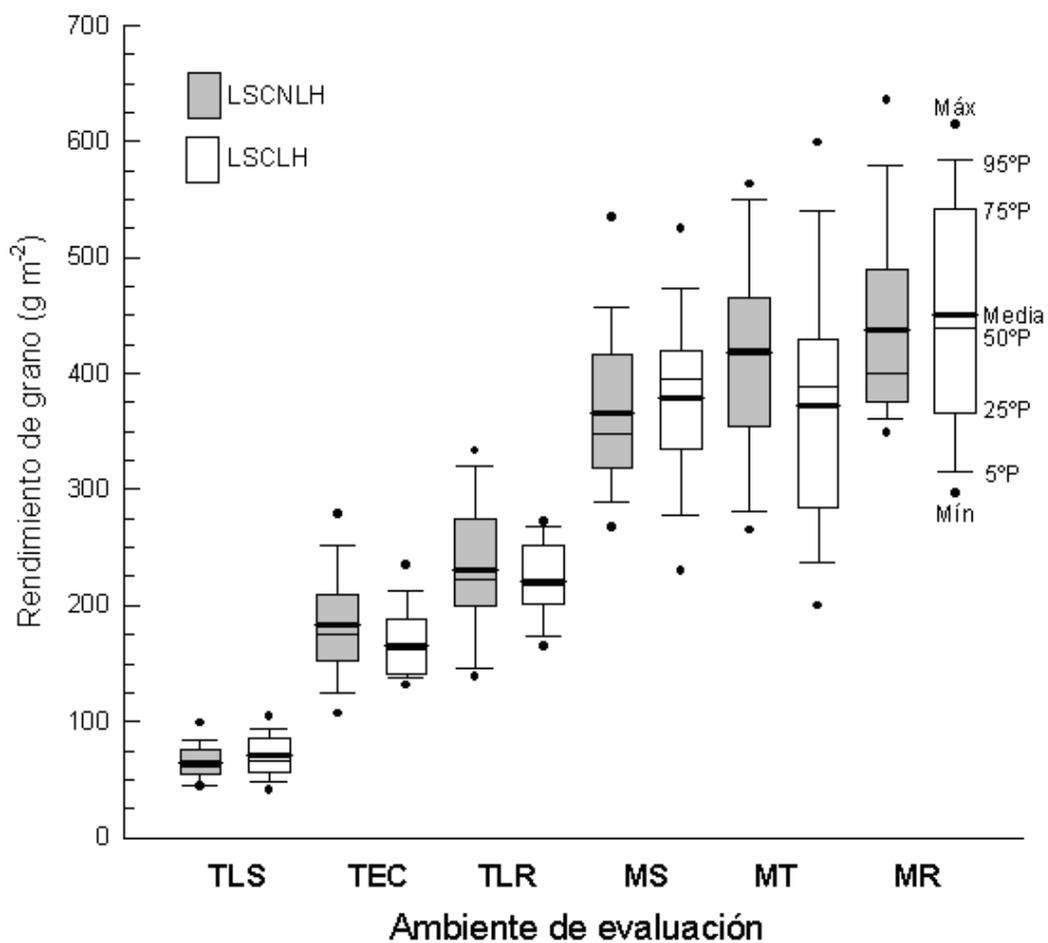


Figura 4.2. Medias generales y variación en los rendimientos promedio de dos grupos de 25 líneas de trigo seleccionadas en condiciones limitantes (LSCLH) y no limitantes de humedad (LSCNLH evaluadas bajo siete ambientes. (TLS=Tlatizapán sequía; EC=Tecámac temporal; TLR= Tlatizapán riego; MS=Montecillo Sequía; Montecillo Temporal; Montecillo Riego).

4.3.2 Efecto del ambiente de evaluación sobre los componentes de varianza y la heredabilidad del rendimiento

Las estimaciones de la varianza genética (σ_g^2) y ambiental (σ_e^2) variaron a través de los ambientes y entre los dos grupos de líneas dentro de un mismo ambiente; los máximos valores de estos parámetros se presentaron en los ambientes con mayor potencial productivo (MT, MR y MS), mientras que los valores más bajos se ubicaron en el ambiente más desfavorable (TLS) (Cuadro 4.5). La σ_g^2 presentó una respuesta positiva al incrementarse la media de rendimiento de los ambientes, observándose una respuesta lineal para el grupo LSCLH ($r^2=0.81$) y una respuesta cuadrática para LSCNLH ($r^2=0.93$) (Figura 4.3a); la respuesta de la σ_e^2 a los rendimientos promedio de los ambientes se ajustó a un modelo cuadrático (Figura 4.3b). Sin embargo, los dos grupos de líneas mostraron un comportamiento diferencial a los ambientes de evaluación, ya que las estimaciones de la σ_g^2 en el grupo LSCLH fueron mayores a las de LSCNLH en los ambientes de mayor potencial productivo, mientras que en algunos ambientes de baja productividad como fueron TEC y TLR sucedió un efecto contrario (Cuadro, 4.5.; Figura 4.3a). La heredabilidad (h^2) también mostró una respuesta positiva al mejorarse las condiciones ambientales aunque de manera menos consistente que la σ_g^2 . En el grupo LSCLH las estimaciones de h^2 variaron entre 0.06 y 0.88; mientras que para LSCNLH, las estimaciones de h^2 fluctuaron entre 0.27 y 0.83 (Cuadro 4.5). Las mayores estimaciones de h^2 se observaron, para los dos grupos de líneas, en el ambiente de mayor productividad (MR), mientras que los valores más bajos de h^2 , no necesariamente se obtuvieron en los ambientes de menor rendimiento, sobre todo en el grupo LSCNLH, observándose una respuesta cuadrática para el grupo LSCNLH ($r^2=0.79$) y una respuesta cúbica para el grupo LSCLH ($r^2=0.94$) (Figura 4.3b). Como consecuencia del incremento en la varianza fenotípica causado por la presencia de interacción GXA, la

heredabilidad del rendimiento de grano (h^2) estimada a partir del análisis conjunto fue baja en ambos grupos de líneas (0.20 para LSCLH y 0.23 para LSCNLH). Los coeficientes de variación genotípicos (CVG) y fenotípicos (CVF) se comportaron de manera independiente a las medias de rendimiento de los ambientes excepto en el grupo LSCLH donde el CVF se redujo linealmente conforme aumentó la productividad de los ambientes ($r^2=0.81$). En los dos grupos de líneas, los coeficientes de variación del error experimental (CVError) se relacionaron lineal y negativamente con las medias de rendimiento (Cuadro 4.5, Figura 4.3b).

4.3.3 Correlaciones genotípicas

Los coeficientes de correlación genotípica entre los rendimientos de las líneas para cada uno los pares posibles de ambientes y la media general de los ambientes se presentan en el Cuadro 4.6. Para el caso de las líneas seleccionadas bajo condiciones no limitantes de humedad (LSCNLH), la mayoría de los ambientes se correlacionaron entre sí excepto TLS con MT, TLR y MS; y MR con MT y TEC. Sin embargo, los rendimientos de este grupo de líneas en cada uno de los ambientes se correlacionaron positiva y significativamente con la media general de los ambientes. En el caso del grupo de líneas seleccionadas bajo condiciones limitantes de humedad (LSBCLH) hubo un menor número de correlaciones significativas entre los ambientes, MT únicamente no se correlacionó con TLS, mientras que TLS únicamente se correlacionó con TEC, MR se correlacionó significativamente con MS, MT y TEC, mientras que TLR solo se correlacionó con MT; con excepción de TLS, el resto de los ambientes se correlacionaron positiva y significativamente con la media de los seis ambientes (Cuadro 4.6).

Cuadro 4.5. Componentes de varianza, heredabilidad (h^2) y coeficientes de variación genotípica (CVG), fenotípica (CVF) y del error (CVE) estimados en dos grupos de líneas M₆ de trigo evaluadas en seis ambientes.

Grupo/Parámetros	Ambiente de evaluación						Análisis conjunto
	TLS	TEC	TLR	MT	MS	MR	
LSCLH							
Media	71	166	222	373	380	450	283
σ_g^2	168	431	120	9186	4321	8459	1027
σ_e^2	299	916	1880	2424	1852	1154	119
σ_{ge}^2							5509
σ_g^2/σ_e^2	0.56	0.47	0.06	3.79	2.33	7.33	0.71
h^2	0.36	0.32	0.06	0.79	0.70	0.88	0.20
CVG(%)	18.26	12.51	4.93	25.70	17.30	20.44	12.22
CVF(%)	30.43	22.11	20.14	28.91	20.68	21.79	22.07
CVError (%)	24.19	18.12	19.22	13.12	11.20	7.68	13.7
LSCNLH							
Media	65	183	230	418	367	438	276
σ_g^2	93	1615	2514	5941	3422	6447	1137
σ_e^2	251	760	1354	3798	2378	1320	1640
σ_{ge}^2							4403
σ_g^2/σ_e^2	0.37	2.13	1.86	1.56	1.44	4.88	0.70
h^2	0.27	0.68	0.65	0.61	0.59	0.83	0.23
CVG(%)	14.84	21.96	21.80	18.44	15.94	18.33	11.91
CVF(%)	28.55	26.63	27.04	23.61	20.75	20.12	21.36
CVError(%)	23.98	14.95	16.03	14.64	12.96	8.04	14.31

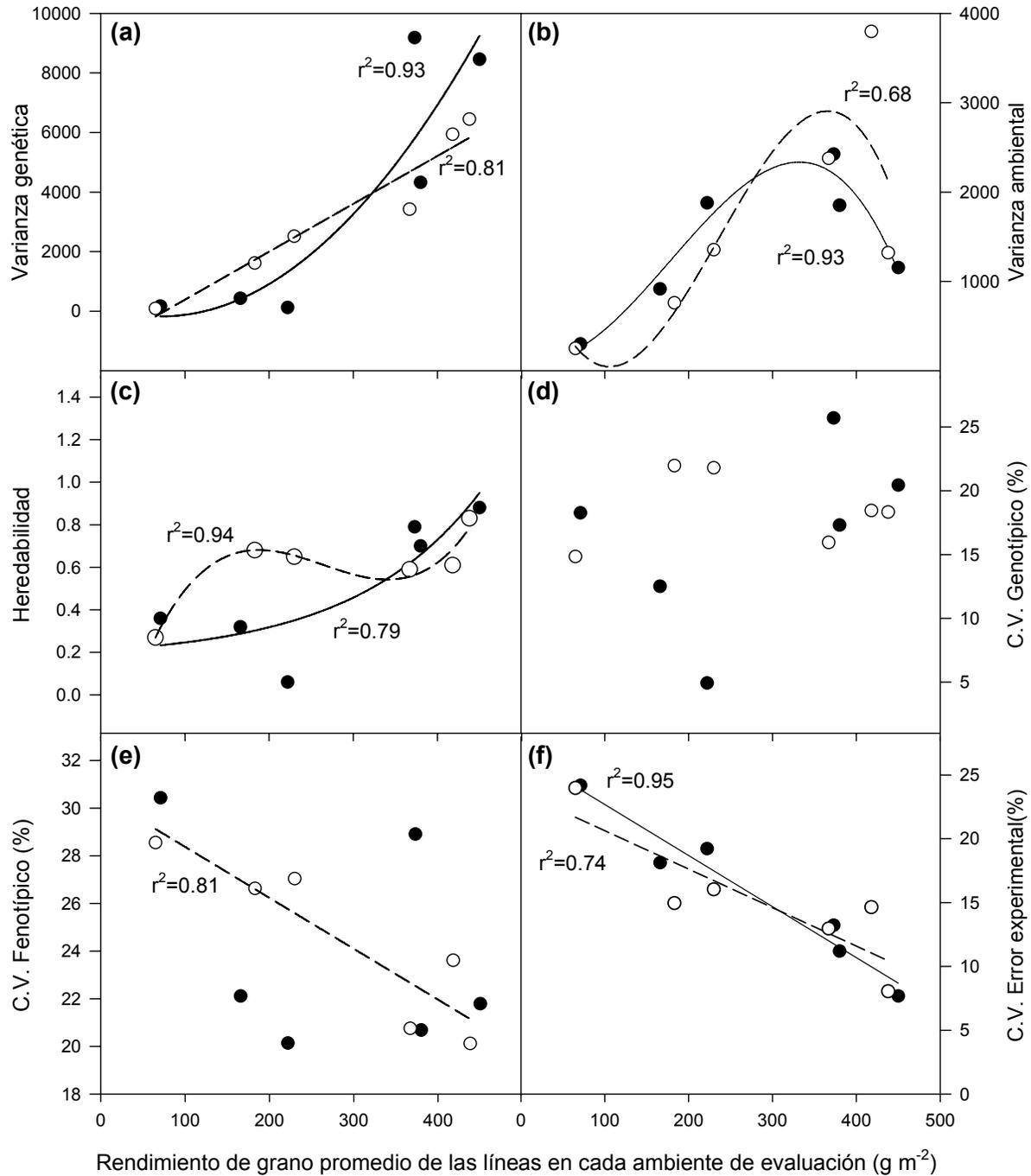


Figura 4.3. Relación entre el rendimiento de grano con la varianza genética (a), la varianza ambiental (b), la heredabilidad (c) el coeficiente de variación genotípico (d), el coeficiente de variación fenotípico (e) y el coeficiente de variación del error experimental (f) en dos grupos de líneas M6 de trigo seleccionadas bajo condiciones limitantes de humedad (--- ○) y bajo condiciones no limitantes de humedad (— ●).

Cuadro 4.6. Correlaciones genotípicas entre los rendimientos obtenidos bajo seis ambientes de evaluación en dos grupos de 25 líneas M₆ de trigo.[†]

	MT	TEC	TLR	TLS	MR	MS	Media [‡]
MT		0.72**	0.82**	0.24	0.14	0.42*	0.71**
TEC	0.51*		1.56**	0.67**	0.33	0.69**	0.84**
TLR	0.40*	0.37		-0.24	1.18**	0.29	0.35
TLS	0.16	0.40*	0.26		0.30	0.47*	0.46*
MR	0.46*	0.27	0.04	-0.27		0.71**	0.76**
MS	0.61**	0.40*	0.16	-0.38	0.96**		0.85**
Media [‡]	0.83**	0.64**	0.48*	0.03	0.79**	0.88**	

*=Significativo al 0.05; **=Significativo al 0.01

[†] Los coeficientes de correlación arriba de la diagonal corresponden al grupo de líneas seleccionadas bajo condiciones no limitantes de humedad y los coeficientes abajo de la diagonal corresponden al grupo de líneas seleccionadas bajo condiciones limitantes de humedad.

[‡] Media de los seis ambientes.

4.3.4 Respuesta a la selección indirecta

De acuerdo con los resultados que se presentan en el Cuadro 4.7, la ganancia esperada aplicando la selección directa en cada ambiente de evaluación fue en la mayoría de los casos mayor que la ganancia que se esperaría obtener aplicando la selección indirecta en cualquiera de los otros ambientes. Algunos casos en donde las ganancias de la selección indirecta fueron mayores a las ganancias de la selección directa se dieron en el caso de grupo de LSCLH cuando el ambiente de selección indirecta (SI) fue MT y el ambiente de selección directa fue TLR con un 45 % más de eficiencia y en MR como ambiente de SI y MS como ambiente de SD con un 8 % mas de eficiencia, mientras que para el grupo LSCNLH la SI practicada en TEC sería mas eficiente en un 60 % en TLR y un 6 % en TLS; para TLR como ambiente de SI las ventajas sobre la SD en TEC y MR serían de un 53 % y 4 %, respectivamente y si el ambiente de SI fuera MR se tendrían una ventaja del 33 % sobre la selección directa en TLR (Cuadro 4.7).

Del mismo modo, la media general del rendimiento a través de los seis ambientes, utilizada como criterio de selección indirecta en cada uno de los seis ambientes mostró una baja eficiencia relativa; sus valores fluctuaron entre 2 y 87 % para LSCLH y entre 40 y 64 % para LSCNLH. En los dos grupos de líneas y para la mayoría de los ambientes, la ganancia esperada a la selección mediante el uso de cualquier ambiente para mejorar el comportamiento de la media general fue casi igual o mayor que la selección directa basada en la media general, excepto en aquellos ambientes en donde la h^2 fue baja y su correlación con la media general fue baja o no significativa (TEC, TLR y TLS), en donde la selección indirecta fue menos eficiente con relación a la selección directa basada en la media general de los ambientes (Cuadro 4.7).

En los dos grupos de líneas se identificaron a las cinco líneas de mayor rendimiento en el ambiente de mayor productividad (MR), en el de temporal restringido (TEC) y en el de mayor estrés de sequía (TLS), posteriormente se determinó el número de líneas que coincidieron dentro de las cinco líneas de mayor rendimiento en cada uno a los seis ambientes y en el grupo de medias generales de los seis ambientes (Cuadro 4.8). En ninguno de los dos grupos de líneas se identificó algún ambiente en donde hubieran coincidido las cinco líneas de mayor rendimiento de otros ambientes. En el grupo de líneas LSCLH, TEC fue el ambiente en donde se detectó el mayor número de líneas en común con los otros cinco ambientes, llegándose a identificar 4 líneas en común con las cinco líneas que tuvieron mejor comportamiento general (media general), mientras que para el grupo de LSCNLH, MR y TEC fueron los dos ambientes en donde se detectó un mayor número de líneas de alto rendimiento de los otros ambientes y la media general. En el ambiente menos favorable (TLS) y para los dos grupos de líneas, solo se identificó a una línea en común dentro de las cinco de mejor comportamiento general (Cuadro 4.8).

Cuadro 4.7. Eficiencias relativas de la respuesta esperada a la selección indirecta sobre la respuesta esperada a la selección directa de dos grupos de 25 líneas M₆ de trigo, utilizando como criterio de selección indirecta a los rendimientos obtenidos en seis ambientes y a la media general.

Ambiente de selección indirecta / Grupo de líneas [#]		Ambiente de selección directa						
		MT	TEC	TLR	TLS	MR	MS	Media
		Eficiencia relativa [†]						
MT	LSCLH	100 [‡]	80 [¶]	145	24	44	65	164
	LSCNLH	100[‡]	68[¶]	79	36	12	43	116
TEC	LSCLH	32 [§]	100	85	38	16	27	81
	LSCNLH	76[§]	100	160	106	30	74	144
TLR	LSCLH	11	16	100	11	1	5	26
	LSCNLH	85	153	100	-37	104	30	58
TLS	LSCLH	11	42	64	100	-17	-27	4
	LSCNLH	16	42	-15	100	17	32	50
MR	LSCLH	49	45	15	-42	100	108	166
	LSCNLH	16	36	133	53	100	84	144
MS	LSCLH	57	59	55	-53	86	100	165
	LSCNLH	41	64	28	69	60	100	136
Media	LSCLH	42	51	87	2	38	47	100
	LSCNLH	44	49	64	42	40	53	100

[†] Eficiencia relativa = (respuesta esperada a la selección indirecta / respuesta esperada a la selección directa) x100.

[‡] Los valores de la diagonal corresponden a la selección directa.

[#] Los valores en texto normal corresponden al grupo de líneas seleccionadas en condiciones limitantes de humedad (LSCLH) y los valores en negritas corresponden al grupo de líneas seleccionadas en condiciones limitantes de humedad (LSCNLH).

Cuadro 4.8. Número de líneas en común entre las cinco líneas de mejor comportamiento identificadas en los ambientes de alto rendimiento (MR), rendimiento intermedio (TEC) y bajo rendimiento (TLS), y las cinco líneas de mejor comportamiento identificadas en cada uno de los seis ambientes en dos grupos de 25 líneas M₆ de trigo.

Criterio de selección indirecta	Número de líneas en común					
	LSCLH			LSCNLH		
	MR	TEC	TLS	MR	TEC	TLS
MR	5	2	0	5	1	1
TEC	2	5	3	1	5	1
TLS	0	3	5	1	1	5
MT	2	3	1	2	3	1
TLR	1	2	1	1	1	2
MS	2	3	3	3	2	0
Media general	3	4	1	3	3	1

Una vez identificadas a las cinco líneas de mayor rendimiento dentro de cada grupo en cada uno de los ambientes, se obtuvo la media de los rendimientos obtenidos por esas mismas cinco líneas en cada uno de los ambientes restantes (X_S) y se obtuvo el diferencial de selección (S) a partir de las diferencias entre X_S y a la media de todas las líneas de cada ambiente (X_θ). En el Cuadro 4.9 se presentan los valores de X_S , X_θ y S , considerando como ambientes de evaluación y criterio de selección indirecta a tres de los ambientes más contrastantes (MR, TEC y TLS). Tomando como ejemplo a los ambientes más extremos (MR y TLS), en el Cuadro 4.9 se aprecia que si la selección se hubiera realizado en MR, en donde se presentaron las mejores condiciones ambientales y los valores más altos de h^2 (0.88 y 0.83), entonces el diferencial de selección (S) sería negativo (-4 y -2) para ambos grupos de líneas en el ambiente más desfavorable (TLS). Del mismo modo, si la selección se hubiera practicado en TLS, en donde se presentaron bajos valores de h^2 (0.36 y 0.27), y la evaluación se hubiera realizado en MR, entonces el diferencial de

selección sería muy bajo ($S=7$ g) en el grupo LSCLH y negativo ($S= -25$ g) en el grupo LSCNLH. Por otra parte, si la evaluación y selección se hubiera hecho en el mismo ambiente, entonces los valores de S serían mucho mayores (137 g y 112 g) para el ambiente más favorable (MR), y menores, pero con signo positivo (24 g y 3 g) en el ambiente más desfavorable (TLS).

Cuadro 4.9. Medias del rendimiento de grano (g m^{-2}) de las mejores cinco líneas considerando tres ambientes como criterio de selección indirecta (X_S), media del rendimiento de las líneas sin aplicar selección (X_0) y diferencial de selección en g m^{-2} ($S= X_S - X_0$) para dos grupos de 25 líneas M_6 de trigo.

Ambiente de selección indirecta	Ambientes de evaluación						
	MR	TEC	TLS	MR	TEC	TLS	
	LSCLH			LSCNLH			
MR	X_S	587	178	67	551	199	63
	X_0	450	166	71	439	184	65
	S	137	12	-4	112	15	-2
TEC	X_S	499	213	87	458	235	66
	X_0	450	166	71	439	184	65
	S	49	47	16	19	51	1
TLS	X_S	457	187	95	414	189	68
	X_0	450	166	71	439	184	65
	S	7	21	24	-25	5	3

4.4. Discusión

La amplia variación observada en los rendimientos de grano obtenidos en los seis ambientes de evaluación fue resultado de las diferencias que existieron entre las localidades con relación a factores edáficos, climáticos y a la cantidad de agua suministrada al suelo durante el ciclo de cultivo (riego-sequía), consiguiéndose con esto someter a un gradiente de estrés ambiental a los dos grupos de líneas de trigo que abarcó condiciones favorables de humedad y temperatura (MR) hasta condiciones de temperaturas elevadas y alto déficit de humedad en el suelo (TLS). Al comparar los rendimientos observados bajo condiciones de riego y sequía se observó que la diferencia entre los dos sistemas fue menor en Montecillo que en Tlaltizapán. Esta discrepancia se debió fundamentalmente a que en Tlaltizapán, la escasez de humedad en el suelo y las temperaturas elevadas que prevalecieron durante la mayor parte del ciclo, afectaron severamente al crecimiento y desarrollo de las plantas, mientras que en Montecillo se presentó un período de lluvias (97mm) durante los meses de abril y mayo que coincidió con la etapa de llenado de grano, permitiendo a las plantas expresar un potencial de rendimiento mayor a lo previsto (Cuadro 4.1).

Tal y como se esperaba, conforme se intensificó el nivel de estrés ambiental se redujo considerablemente el rendimiento de grano y así como también las varianzas fenotípicas y genotípicas en los dos grupos de líneas. La variación significativa detectada para el rendimiento de grano entre las líneas de cada grupo y su interacción con los ambientes es un indicativo de que algunas de las líneas evaluadas fueron portadoras de genes que condicionan un mayor potencial de rendimiento y tolerancia a sequía, lo que se vio reflejado en un comportamiento diferencial a través de los ambientes de mayor a menor potencial productivo. Este comportamiento puede

atribuirse a los efectos mutagénicos de las radiaciones Gamma ^{60}Co aplicadas a la semilla del compuesto original y a las condiciones limitantes y no limitantes de humedad a que fueron sometidas las líneas durante su proceso de segregación y selección, lográndose con ello la fijación de genes que pudieran estar asociados a una mayor expresión de los caracteres que determinan el rendimiento y la tolerancia a sequía, dando origen a un mayor grado de diferenciación entre las líneas en la generación M_6 , justamente cuando alcanzaron un mayor nivel de homocigosis.

Conforme se tuvieron condiciones ambientales más favorables se incrementaron los componentes de varianza genética (σ_g^2) y ambiental (σ_e^2). En términos absolutos el promedio de σ_g^2 de los dos grupos de líneas estimada en el ambiente mas favorable (MR) fue 57 veces mayor que la varianza genética estimada en el ambiente menos favorable (MS). Sin embargo, basados en su magnitud relativa con respecto a la media, los coeficientes de variación genotípica revelaron menores diferencias y no estuvieron relacionados con el nivel de productividad de los ambientes (Figura 4.3).

Los valores de heredabilidad (h^2) estimados en los dos grupos de líneas mostraron una tendencia positiva al mejorarse las condiciones ambientales pero su respuesta fue menos consistente que para el caso de la σ_g^2 , ya que los valores de h^2 no siempre fueron los mas altos en los ambientes mas favorables (Figura 4.3c). Estos resultados indican que para el presente estudio, el uso de la heredabilidad como criterio para identificar al mejor ambiente de selección puede tener ciertas limitaciones, ya que no dependió estrictamente de las condiciones ambientales. El incremento observado en la σ_g^2 y la h^2 conforme aumentó la media de rendimiento de los ambientes es

consistente con los resultados obtenidos en otros trabajos reportados en avena (Atlin y Frey, 1990), trigo (Ud-Din, 1992), sorgo (Zavala-García *et al.*, 1992) y cebada (Sinebo *et al.*, 2002). En contraste, Ceccarelli (1989) a partir de la información recabada en diferentes ensayos y tipos de ambientes, no encontró una relación estrecha entre la h^2 y la intensidad de estrés ambiental y señaló que la magnitud de la heredabilidad varía más en función de la variabilidad genética del material incluido en un determinado ensayo y de la naturaleza adaptativa de los genotipos, que en función del ambiente de evaluación.

Algunos investigadores (Allen *et al.*, 1978; Hamblin, *et al.*, 1980; Falconer y Mackay, 1996) han descrito el uso de métodos alternativos para identificar al mejor ambiente de selección que están basados en la correlación genotípica entre el ambiente de selección y el ambiente hacia el que se pretende introducir nuevas variedades. De igual manera, Dhillon (2001) propone la utilización de las correlaciones genotípicas entre los rendimientos de los ambientes de evaluación y la media general de rendimiento a través de todos los ambientes para encontrar ambientes óptimos de selección.

Tomando en cuenta la magnitud de los parámetros genéticos estimados en los ambientes de evaluación y basados en los valores r_g , se puede establecer que la mayoría de los ambientes considerados en el presente estudio podrían ser utilizados con fines de selección, excepto TLR para el grupo LSCLH y TLS para el grupo LSCNLH, ya que en dichos ambientes y grupos de líneas, los valores estimados de h^2 y σ_g^2 fueron los de menor magnitud, y sus coeficientes de correlación genotípica (r_g) entre los rendimientos de las líneas con sus respectivas medias generales de los seis ambientes no resultaron significativos (Cuadros 4.5 y 4.6).

Resultados similares fueron obtenidos por Zavala-García *et al.*, (1992), quienes al evaluar dos poblaciones de líneas S₁ de sorgo a través de cuatro localidades contrastantes durante dos años, encontraron que la ganancia esperada a la selección indirecta en los ambientes individuales fue mayor a la ganancia esperada a la selección directa sobre la media general, y que por el contrario, el uso de la media general no fue un buen criterio de selección indirecta para cualquiera de los ambientes.

4.5 Conclusiones

El ambiente de evaluación afectó directamente al rendimiento de grano de las líneas de trigo evaluadas, observándose que al aumentar la intensidad del estrés hídrico se redujeron los rendimientos de los dos grupos de líneas así como las estimaciones de la varianza genotípica y la heredabilidad. Las estimaciones de la eficiencia relativa de la selección indirecta sobre la selección directa indican que cuando la selección y evaluación se hacen en un mismo ambiente, ya sea favorable o desfavorable, se podrían obtener mayores ganancias en el rendimiento que a través de la selección indirecta en otros ambientes. La magnitud relativa de la heredabilidad en ambientes favorables y desfavorables no es un criterio suficiente para identificar ambientes óptimos de selección, debido a que las diferencias fenotípicas pueden tener signos opuestos en diferentes ambientes.

4.6 Literatura citada

- Allen, F.L., R.E. Comstock and D.C. Rasmusson. 1978. Optimal environments for yield testing. *Crop Science* 18:747-751.
- Atlin, G.N. and K.J. Frey. 1989. Predicting the relative effectiveness of direct versus indirect selection for oat yield in three types of stress environments. *Euphytica* 44:137-142.
- Atlin, G.N. and K.J. Frey. 1990. Selecting oats lines for yield in low-productivity environments. *Crop Science* 30:556-561.
- Calhoun D.S., G. Gebeyehu, A.Miranda, S. Rajaram, and M. van Ginkel 1994. Choosing evaluation environments to increase wheat grain yield under drought conditions. *Crop Science* 34:673-678.
- Ceccarelli, S. 1989. Wide adaptation: How wide? *Euphytica* 40: 197-205.
- Ceccarelli, S. 1994. Specific adaptation and breeding for marginal conditions. *Euphytica* 77: 205-219.
- Ceccarelli, S. 1996. Positive interpretation of genotype by environment interactions in relation to sustainability and biodiversity. *In*: M.Cooper and G.L. Hammer (eds.) *Plant adaptation and Crop Improvement*. CAB International, U.K. p:467-486.
- Ceccarelli, S., S. Grando and H. Hamblim 1992. Relationship between grain yield measured in low- and high-yielding environments. *Euphytica* 64: 49-58.
- Cockerham, C.C. 1963. Estimation of genetic variance components. *In*: W.D. Hanson and H.F. Robinson (Eds.). *Statistical Genetics and Plant Breeding*, National Academy of Sciences, National Research Council. U.S.A. p: 53-94.
- Dhillon, B.S. 2001. Identification of environments suitable for conducting selection. *Indian Journal of Genetics* 61:1-6.
- Falconer D.S. and T.F.C Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*, 4th Edition. Longman, Harlow, London. pp: 312-334.
- Frey K.J. 1964. Adaptation reaction of oats strains selected under stress and non-stress environmental conditions. *Crop Science* 4:55-58.
- Hamblin, J., H.M. Fisher and H.I. Ridings. 1980. The choice of locality for plant breeding when selecting for high yield and general adaptation. *Euphytica* 29:161-168.
- Hildebrand, P. 1990. Modified stability analysis and on-farm research to breed specific adaptability for ecological diversity. *In*: M. Kang (Ed) *Genotype-by-Environment*

Interaction and Plant Breeding, , Dept. Agron., Louisiana Agric. Expt Stn., Baton Rouge, U.S.A. pp: 169-180.

- Hohls, T. 2001 Conditions under which selection for mean productivity, tolerance to environmental stress, or stability should be used to improve yield across a range of contrasting environments. *Euphytica* 120: 235-245.
- Laing, D.R. and R.A. Fischer. 1979. Adaptation of semidwarf wheat cultivars to rainfed conditions. *Euphytica* 26:129-139.
- Levitt, J. 1980. Responses of Plant to Environmental Stresses. 2nd ed. Academic Press, U.S.A. 497 p.
- Liang, Y.L. and R.A. Richards. (1994) Coleoptile tiller development is associated with faster early vigour in wheat. *Euphytica* 80:119-124.
- Rossielle, A.A. and J. Hamblin. 1981. Theoretical aspects of selection for yield in stress and non-stress environments. *Crop Science* 21: 943-946.
- SAS Institute. 1990. SAS/STAT User's Guide, Version 6.12 4th Edition. SAS Institute, Inc. Cary NC, USA. 479 p.
- Simmonds, N.W. 1991. Selection for local adaptation in a plant breeding programme. *Theoretical and Applied Genetics* 82: 363-367.
- Sinebo W.R. Gretzmacher and A. Edelbauer. 2002 Environment of selection for grain yield in low fertilizer input barley. *Field Crops Research* 74:151-162.
- Ud-Din, N., B.F. Carver and A.C. Clutter. 1992. Genetic analysis and selection for wheat yield in drought-stressed and irrigated environments. *Euphytica* 62:89-96.
- Van Ginkel, M. 1994. Breeding bread wheat for yield under drought conditions. In: Rajaram, S. and G.P. Hettel (eds.) *Wheat breeding at CIMMYT. Commemorating 50 years of research in Mexico for global wheat improvement.* México, D.F., Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo. p.22-28.
- Villaseñor M., H.E. y E. Espitia R. 2000. Características de las áreas productoras de trigo de temporal: problemática y condiciones de producción. *In: Villaseñor M., H.E. y E. Espitia R. (eds.) El trigo de temporal en México. Libro Técnico Núm. 1.* Chapingo, Estado de México, México, SAGARPA, INIFAP, CIRCE, Campo Experimental Valle de México. p. 53-84.
- Zavala-García F., P.J. Bramel-Cox, J.D. Eastin, M.D. Witt and D.J. Andrews. 1992. Increasing the efficiency of crop selection for unpredictable environments. *Crop Science* 32:51-57.

V VARIACION EN RENDIMIENTO DE GRANO Y DISCRIMINACION ISOTOPICA DE CARBONO EN LINEAS DE TRIGO SELECCIONADAS EN AMBIENTES CONTRASTANTES DE HUMEDAD

VARITATION IN GRAIN YIELD AND CARBON ISOTOPIC DISCRIMINATION IN WHEAT LINES SELECTED IN CONTRASTING WATER ENVIRONMENTS

Resumen

Cuando se realiza selección para mayor rendimiento de grano en ambientes con limitaciones de humedad, normalmente la ganancia genética obtenida por ciclo de selección es bastante reducida, debido a que en este tipo de ambientes la heredabilidad del rendimiento es baja. La discriminación isotópica de carbono (Δ) es un carácter fisiológico integral, altamente heredable, que interacciona poco con el ambiente y que se correlaciona fuertemente con la eficiencia transpiratoria y el rendimiento en trigo y otras especies de plantas C_3 , por lo que puede utilizarse eficientemente como criterio de selección indirecta para mejorar el rendimiento en condiciones de temporal. En el presente trabajo, se estudió la variación del rendimiento de grano y Δ en dos grupos de 25 líneas M_6 de trigo seleccionadas en ambientes contrastantes de humedad. A partir de la evaluación de las líneas en un ambiente de temporal favorable (Montecillo, Edo. de México) y otro ambiente menos favorable (Tecámac, Edo. de México) se determinó la eficiencia de Δ como criterio de selección indirecta para mejorar el rendimiento de grano. Las líneas seleccionadas en condiciones no limitantes de humedad tuvieron mayor rendimiento de grano, rendimiento biológico y Δ que las líneas seleccionadas en condiciones limitantes de humedad en Tecámac, mientras que en Montecillo este mismo grupo de líneas superaron al grupo de líneas seleccionadas en condiciones limitantes de humedad sólo en rendimiento de grano. Δ se asoció positivamente con el rendimiento de grano solo en Tecámac. La heredabilidad de Δ fue mayor que la del rendimiento de grano. La correlación genética entre Δ con rendimiento de grano, rendimiento biológico e índice de cosecha fue alta, lo que sugiere la utilización de Δ como criterio de selección indirecta para mejorar estos caracteres.

Palabras clave: *Triticum aestivum* L., sequía, heredabilidad, correlación genética, selección indirecta,

Summary

Genetic gain is frequently slow when selecting directly for increased grain yield under water-limited conditions because grain yield heritability is reduced in this type of environments. Carbon isotope discrimination (Δ) is an integrative physiological character, highly heritable, with low genotype x environment interaction and strongly correlated with transpiration efficiency and potential yield in wheat and others C_3 plant species. This attributes permit to use Δ efficiently as indirect selection trait to improve grain yield in dryland conditions. In this study variation in grain yields and Δ were examined into two groups of 25 wheat lines selected under water limited and non-water limited conditions. In order to estimate the efficiency of Δ as indirect selection criterion to increase grain yield both groups of lines were evaluated under two contrasting rainfed environments, one favorable (Montecillo, Edo. de Mexico) and other lest favorable (Tecamac, Edo. de México). When both groups of lines were evaluated in Tecamac, lines selected under non-water limited conditions shown higher grain yield, biological yield and Δ than lines selected under water limited conditions. However, in Montecillo, selected lines under non-water conditions shown higher yield potential, but non significant differences were detected between groups of lines in relation with Δ . Positive association between Δ and grain yield was observed in only Tecamac. Heritability of Δ was higher than grain yield. Strong genetic correlations between Δ and grain yield, biological yield suggest Δ could be used for indirect selection of these traits.

Index words: *Triticum aestivum* L., drought, heritability, genetic correlation, indirect selection

5.1 Introducción

El trigo se distingue de otros cultivos por presentar adaptación a condiciones ambientales diversas. Esta especie se puede cultivar en sistemas de riego o de temporal, dependiendo de la geografía y disponibilidad de agua en áreas sujetas a periodos con déficit de humedad durante sus etapas críticas de desarrollo. La frecuencia y severidad del estrés hídrico edáfico es mayor en los ambientes de temporal; sin embargo, los cambios recientes en los patrones climáticos y el abatimiento de las reservas de agua, aumentan la probabilidad de ocurrencia de periodos de sequía, reduciéndose cada vez más la cantidad de agua disponible para riego. En estas circunstancias, el mejoramiento genético del trigo para condiciones limitantes de humedad ha adquirido mayor relevancia en los últimos años (Van Ginkel *et al.*, 1998; Richards *et al.*, 2002). Aún cuando el mejoramiento para condiciones de sequía ha logrado ciertos niveles de éxito, el avance genético que puede lograrse en el rendimiento de grano suele ser bastante lento en este tipo de ambientes, principalmente debido a la interacción genotipo x ambiente que resulta de las variaciones estacionales y espaciales en el régimen de lluvias y la severidad de los periodos de sequía. Dicha interacción, se ve manifestada en la reducción de la heredabilidad y consecuentemente restringe la efectividad de la selección, reduciéndose así la ganancia genética en el rendimiento de grano (Calhoun *et al.*, 1994).

En el contexto del mejoramiento genético para condiciones de sequía se han propuesto diferentes caracteres morfológicos y fisiológicos que pueden utilizarse como criterios de selección, por ejemplo: ajuste osmótico, vigor inicial y sistema radical (Ludlow y Muchow, 1990). Algunos de estos caracteres están basados en mecanismos que permiten a las plantas sobrevivir ante la escasez de humedad, mientras que otros ofrecen protección temporal en algunos períodos críticos

del desarrollo de los cultivos (Richards, 1996). Sin embargo, aunque estos atributos permiten a las plantas tolerar o evadir el estrés provocado por la deshidratación, no siempre están relacionados con un mayor rendimiento económico (Blum, 1996).

La eficiencia transpiratoria (ET), definida como la proporción de biomasa producida en la parte aérea por la cantidad total de agua transpirada por el cultivo, es un carácter fisiológico determinante del rendimiento de grano, principalmente en regiones donde los cultivos disponen prioritariamente del agua de lluvia retenida en el suelo para su crecimiento y desarrollo (Condon y Richards, 1992). Sin embargo, a pesar de que se ha demostrado que la ET es un carácter heredable (Condon *et al.*, 1990; Edhaie *et al.*, 1991; Malik *et al.*, 1999), su uso en programas de mejoramiento se ha visto limitado, debido a que su medición directa en experimentos de campo implica un gran consumo de tiempo y recursos. La demostración teórica (Farquhar *et al.*, 1982) y la evidencia empírica de que la discriminación isotópica de carbono (Δ) puede proveer una medida indirecta de la ET (Farquhar y Richards, 1984) dieron la pauta a muchas investigaciones sobre la posible utilización de Δ como criterio de selección en programas de fitomejoramiento.

Las plantas de las especies C_3 , discriminan en contra del isótopo ^{13}C durante la fotosíntesis. Este proceso depende de la relación entre la concentración de CO_2 intercelular y atmosférico (C_i/C_a) de tal manera que un alto valor de Δ (ET baja) derivado de una alta relación C_i/C_a puede atribuirse a una mayor conductancia estomática de las plantas (Ehleringer 1990). En el caso del trigo y otras especies C_3 se ha demostrado que Δ está negativamente correlacionado con ET (Farquhar y Richards, 1984; Edhaie *et al.*, 1991; Hall *et al.*, 1994) y también se ha utilizado

eficientemente como criterio de selección indirecta para incrementar el rendimiento de grano, particularmente bajo condiciones de estrés hídrico (Condon *et al.*, 1987, Merah *et al.*, 2001, Rebetzke *et al.*, 2002). En varios trabajos se ha demostrado que Δ es un carácter altamente heredable que interacciona poco con el ambiente (Condon y Richards, 1992; Ehdaie y Waines, 1994; Rebetzke *et al.*, 2006). Sin embargo, para la medición de Δ se requiere de equipo muy sofisticado, de difícil acceso y con un alto costo de operación (US \$10.00 por muestra). Esta limitante ha llevado a diferentes investigadores a identificar caracteres alternativos para medir de manera indirecta ET y Δ . La acumulación de minerales en los tejidos fotosintéticos y en el grano, representada por el contenido de cenizas (CG) es un carácter que se puede medir con relativa facilidad en un gran número de muestras a un costo relativamente bajo. En investigaciones realizadas sobre diferentes especies, bajo una amplia diversidad de ambientes se ha encontrado que CG se correlaciona negativamente con Δ y con el rendimiento de grano (Masle *et al.*, 1992; Merah *et al.*, 1999, 2001; Araus *et al.*, 2001), por lo que puede utilizarse como criterio de selección durante las primeras fases de un programa de mejoramiento, en donde usualmente se manejan grandes poblaciones de líneas segregantes.

Los objetivos del presente trabajo de investigación fueron: (1) Examinar la variación del rendimiento de grano, Δ y CG en dos grupos de líneas avanzadas de trigo harinero, seleccionadas en ambientes contrastantes de humedad, (2) Estudiar la relación del rendimiento de grano con Δ y CG bajo dos diferentes ambientes de temporal y (3) Determinar la eficiencia de la selección indirecta para rendimiento de grano y otros caracteres agronómicos, usando a Δ como criterio de selección

5.2 Materiales y Métodos

5.2.1 Material Genético

Se evaluaron dos grupos de 25 líneas M_6 seleccionadas visualmente por el método genealógico a partir de un compuesto balanceado M_2 de la variedad de trigo Salamanca S-75, que se obtuvo por mutagénesis inducida mediante la aplicación de radiaciones Gamma ^{60}Co . El primer grupo de líneas se seleccionó continuamente bajo condiciones limitantes de humedad (temporal restringido o sequía) y se denominó como LSCLH (Líneas seleccionadas en condiciones limitantes de humedad), mientras que el segundo grupo de líneas se seleccionó en un inicio bajo condiciones limitantes de humedad hasta la generación M_3 y de M_4 a M_6 bajo condiciones no limitantes de humedad (temporal favorable o riego) y se le designó como LSCNLH (Líneas seleccionadas en condiciones no limitantes de humedad). El procedimiento de selección que se siguió para obtener los dos grupos de líneas antes referidos se detalla en el apartado 3.1 y Figura 3.1 del Capítulo III de este trabajo de tesis. Las 25 líneas de cada grupo de selección (LSCLH y LSCNLH), el compuesto original de selección M_2 (C_0), la variedad original (Salamanca S-75) y ocho variedades comerciales de trigo harinero recomendadas para condiciones de temporal (Villaseñor y Espitia, 2000) constituyeron el material el material genético experimental cuya genealogía y origen se describen en el Cuadro 5.1.

5.2.2 Ambientes de evaluación y diseño experimental

La evaluación del material genético se llevó a cabo bajo condiciones de temporal durante el ciclo de verano 2001 en dos localidades: Campo Agrícola Experimental del Colegio de Postgraduados, ubicado en Montecillo, Edo. de México ($19^{\circ}29'\text{N}$, $98^{\circ}53'\text{O}$ y 2245 msnm) y Campo Agrícola Experimental del Colegio de Postgraduados, ubicado en Tecámac, Edo. de México ($18^{\circ}43'\text{N}$, $98^{\circ}51'\text{O}$ y 2463 msnm). El tipo de suelo predominante en Montecillo es de textura arcillosa de

origen aluvial y lacustre con características de salinidad con altos contenidos de materia orgánica (1.5 -2.5 %), Nitrógeno (1.6-1.8 %) y Fósforo (8.3-15.2 ppm); el pH es de 7.7 y su conductividad eléctrica es de 0.63 ds m⁻¹. En Tecámac, los suelos son de textura arcillosa de origen volcánico, presentan altos niveles de materia orgánica (2.5-3.0 %), bajos contenidos de Nitrógeno (0.06-0.07 %) y Fósforo (1.61 y 0.92 ppm); no presentan problemas de salinidad, ni sodicidad; su pH es de 7.4 y su conductividad eléctrica es de 0.28 dsm⁻¹. El clima predominante en Montecillo, según Köppen, modificado por García (1988), corresponde al tipo C(Wo)(w)b(i') C (Wo), que se clasifica como templado sub-húmedo con lluvias en verano y con una precipitación media anual de 645mm; la temperatura media anual es de 15°C; con un porcentaje de lluvia invernal menor al 5 % de la precipitación anual y con verano fresco largo y poca oscilación térmica. En Tecámac, el clima predominante de acuerdo a la clasificación de Köppen, modificada por García (1988), corresponde al tipo BS1 Kw (w) (i')g; seco con verano fresco y lluvioso, con precipitación media anual de 563 mm y temperatura media anual de 14.8°C. Los datos meteorológicos registrados durante la estación de crecimiento en cada uno de los ensayos en las estaciones meteorológicas del Colegio de Postgraduados, ubicadas en Montecillo y Tecámac se presentan en el Cuadro 5.2.

Cuadro 5.1. Genealogía y origen del material genético experimental.

Genotipos	Genealogía	Origen [¶]
Grupos		
LSCLH	MS-TT-MS-TT-MS [†]	V-94
LSCNLH	MS-TT-MR-MT-MR	I-94/95
Testigos[‡]		
1. C ₀	IR-18M1-Parc 206-213	V-92
2. Salamanca S-75	=CHANATE #2	V-2000
3. Galvez M-87	BB/GLL//CARP/3/PVN	"
4. Temporalera M-87	TIBA63 ^E //INIA ² /KR/3/TOB/CNO67//OLN/4/KLRE ^E /3/INIA/BB//NAI60 ^E	"
5. Batán F-96	CIAN067/MFD//MONCHO/3/SERI	"
6. Romoga F-96	MONCHO/SISKIN//CANARIO	"
7. Náhuatl F-2000	E7408/PAM//HORK/PF73226/3/URES/4/OPATA/5/OPATA/OPATA/BOW	"
8. Tlaxcala F-2000	ZACATECAS/ROMOGA	"
9. Juchi F-2000	KITE/BOW//ROMOGA	"
10. Rebeca F-2000	PFAU/SERI//BOW	"

[†] MS =Montecillo Sequía; TT = Tecámac Temporal, MR=Montecillo Riego;[‡] = Compuesto original de selección (C₀) y variedades comerciales procedentes del INIFAP, Campo Agrícola Experimental Valle de México, Chapingo, Edo. de México;[¶] V = Ciclo de verano, I = Ciclo de invierno.

Cuadro 5.2. Promedios mensuales de temperaturas máxima, mínima y media del aire y precipitación mensual acumulada registradas durante el ciclo de verano 2001 en Montecillo y Tecámac, Edo. de México.

Mes	Temperatura (°C) [†]			Precipitación - pluvial (mm) [‡]
	Máxima	Mínima	Media	
Montecillo, Edo. de México				
Julio	29.5	8.9	19.2	91.8
Agosto	29.5	9.2	19.5	98.1
Septiembre	27.9	7.6	17.7	84.4
Octubre	26.6	4.2	15.4	22.2
Tecámac, Edo. de México				
Julio	24.4	8.6	16.5	76.4
Agosto	24.7	6.4	15.5	56.4
Septiembre	23.4	8.0	15.7	92.4
Octubre	24.0	3.8	13.9	11.7

[†] = Temperatura promedio mensual; [‡] = Precipitación mensual acumulada.

5.2.3 Diseño experimental

En las dos localidades de evaluación el material genético experimental se distribuyó en el campo bajo un diseño de bloques completos al azar con dos repeticiones. La parcela experimental útil consistió de dos surcos de 3 m de longitud distanciados a 0.25 m, considerándose como parcela experimental útil a los dos metros interiores de los dos surcos. La siembra de los experimentos se llevó a cabo el 23 de junio de 2001 en Montecillo y el 29 de junio en Tecámac, bajo condiciones favorables de humedad en el suelo. La semilla se distribuyó de manera uniforme en el fondo de los surcos a una densidad de 100 kg ha⁻¹. Al momento de la siembra se aplicó al suelo una dosis de fertilización de 40-40-00 y en la etapa de amacollamiento se realizó una segunda aplicación de 40 unidades de Nitrógeno. El control de malezas se realizó con deshierbes manuales y mediante la aplicación de la mezcla física de los herbicidas Bromoxinil y Tiafensurón-metilo a dosis de 1.5 L ha⁻¹ y 25 g ha⁻¹, respectivamente. No se presentaron daños significativos por el ataque de

plagas y enfermedades durante el ciclo de cultivo. La cosecha se realizó los días 24 y 25 de octubre en Montecillo y los días 30 y 31 de octubre de 2001 en Tecámac.

5.2.4 Variables en estudio y análisis estadístico

5.2.4.1 Caracteres agronómicos

En cada parcela experimental se registraron las siguientes variables de estudio: número de días a antesis (DA), número de días a madurez fisiológica (DMF), altura de planta (AP, cm), se registró en cinco plantas elegidas al azar dentro de cada parcela experimental útil, midiendo la longitud desde la base del tallo hasta la espiguilla terminal; rendimiento biológico (RB, g m⁻²), se determinó en la etapa de madurez fisiológica al cosechar las plantas completas (sin considerar las raíces) presentes en un área de 0.5 m² dentro de la parcela experimental útil, obteniendo su peso seco total y dividiendo entre el área cosechada; número de espigas m⁻² (NE m⁻²), se obtuvo el número de espigas con grano de la muestra cosechada para la determinación del RB y se dividió entre el área cosechada; índice de cosecha (IC), se separó el grano obtenido en la muestra utilizada para estimar el RB y posteriormente se calculó el cociente entre el peso de grano (PG) sobre el RB de la muestra (IC=PG/RB), rendimiento de grano (RG, g m⁻²), se obtuvo el peso de grano de cada parcela experimental, eliminando 0.5 m de longitud en los extremos de cada uno de los dos surcos para eliminar el efecto de bordo y se dividió sobre el área cosechada.

5.2.4.2 Discriminación isotópica de carbono y contenido de cenizas

La determinación de Δ se llevó a cabo siguiendo la metodología descrita por Condon *et al.*, (1987). De la semilla obtenida de cada parcela experimental se tomaron un muestras de 50 g, posteriormente se secaron a la estufa a 80 °C por un periodo de 48 h. En seguida, la semilla de

cada muestra se pulverizó en partículas con un tamaño aproximado de 0.1 mm en un molino ciclónico UDY Cyclone sample mill™. La composición isotópica de carbono de las muestras se determinó a partir de una submuestra de 50 mg del grano molido mediante un espectrómetro isotópico de masas modelo VG Micrommas 602D en el laboratorio del Plant Environmental Department, Research School of Biological Sciences, Australian National University en Canberra, Australia, utilizando la siguiente ecuación:

$$\Delta (\text{‰}) = (\delta_a - \delta_p) / (1 + \delta_p)$$

donde δ_a es la composición isotópica del aire en el cual crecen los cultivos, con respecto a una fuente estándar de CO₂ obtenido de la combustión de una roca natural denominada PeeDee Belemnite (Hubick *et al.*, 1986), δ_p es la composición isotópica (¹³C/¹²C) del material vegetal. La determinación del contenido de cenizas en el grano (CG) se determinó en una submuestra de 1.5g de cada muestra del grano molido que se preparó para la determinación de Δ ; las submuestras se llevaron a peso constante secándolas a 80°C por un periodo de 24 h, posteriormente se colocaron en crisoles de porcelana y se sometieron a combustión en una mufla a una temperatura de 600 °C por un periodo de 6 h, registrándose el peso de los residuos minerales (cenizas) que quedaron después de la combustión. El contenido de cenizas se obtuvo al dividir el peso de los residuos entre el peso de la submuestra y se expresó en mg g⁻¹ de materia seca del grano.

5.2.5 Análisis estadísticos y genéticos.

Los datos se sujetaron a un análisis de varianza para cada ambiente de evaluación y en forma conjunta, calculándose las sumas de cuadrados para el total de genotipos y para cada uno de los grupos de líneas y los testigos. La comparación de medias entre los grupos se hizo mediante

contrastes con las sumas de cuadrados de cada grupo y la comparación entre las medias de genotipos mediante la prueba de la diferencia mínima significativa (DMS) a un nivel de probabilidad del 0.05. Las componentes de varianza y covarianza de los efectos genotípicos y de interacción genotipo x ambiente de las 50 líneas de trigo M₆ fueron estimadas a partir de combinaciones lineales apropiadas de las esperanzas de los cuadrados medios y productos medios cruzados de los análisis de varianza y covarianza combinados, asumiendo efectos aleatorios para los genotipos y ambientes. La heredabilidad en sentido amplio (h^2) para cada carácter fue calculada con base en los promedios de cada parcela como:

$$h^2 = \frac{\sigma_g^2}{\left(\sigma_g^2 + \frac{\sigma_{ge}^2}{e} + \frac{\sigma_\varepsilon^2}{re} \right)} = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_p^2}$$

donde:

σ_g^2 = Varianza genotípica de las líneas

σ_p^2 = Varianza fenotípica de las líneas

σ_{ge}^2 = varianza de la interacción de líneas x ambientes

σ_ε^2 = varianza del error conjunto

e = número de ambientes

r = número de repeticiones

Con los componentes de varianzas y covarianzas genéticas se calcularon las correlaciones genotípicas entre Δ y el resto de los caracteres, siguiendo los procedimientos descritos por Falconer y Mackay (1996) y la eficiencia de la selección indirecta para cada carácter, tomando

como criterio de selección indirecta a la discriminación isotópica de carbono ($ERS_{\Delta,X}$) con base a la siguiente expresión:

$$ERS_{\Delta,X} = \frac{RC_X}{R_X} = r_{x\Delta} \left(\frac{h_{\Delta}}{h_X} \right)$$

Donde:

$ERS_{\Delta,X}$ = Eficiencia relativa de la respuesta a la selección indirecta para el carácter X tomando como criterio de selección indirecta a Δ .

RC_X/R_X = Respuesta genética correlacionada del carácter X debida a la selección sobre Δ .

h_{Δ} y h_X = Raíz cuadrada de la heredabilidad de Δ y del carácter X, respectivamente

$r_{gX\Delta}$ = Correlación genotípica entre los caracteres X y Y.

Los análisis estadísticos fueron realizados mediante el procedimiento GLM y la opción MANOVA de SAS Versión 6.12 (SAS Institute, 1990).

5.3 Resultados

5.3.1 Análisis de varianza

Los análisis de varianza realizados con los datos obtenidos de cada localidad revelaron la presencia de variación altamente significativa ($p < 0.001$) entre genotipos para todas las variables en Tecámac, mientras que en Montecillo se detectó variación significativa entre genotipos únicamente para contenido de cenizas (CG), rendimiento de grano (RG), altura de planta (AP), días a antesis (DA) y días a madurez fisiológica (MF). La partición de la suma de cuadrados de

genotipos evidenció efectos significativos entre grupos y dentro de grupos de genotipos ($p < 0.05$) para todas las variables en Tecámac, excepto, para altura de planta (AP), mientras que en Montecillo se detectaron efectos significativos entre grupos ($p < 0.01$) para el contenido de cenizas en el grano (CG), rendimiento de grano (RG) y altura de planta (AP) y dentro de grupos ($p < 0.01$) para estas variables además de días a antesis (DA) y madurez fisiológica (DMF) (Cuadro 5.3).

El análisis de varianza combinado mostró efectos significativos ($p < 0.05$) para ambientes en todas las variables; variación significativa entre genotipos ($p < 0.05$) para la mayoría de las variables, excepto, rendimiento biológico (RB) e índice de cosecha (IC); variación significativa ($p < 0.05$) entre grupos y genotipos dentro de grupos sólo para el contenido de cenizas (CG). La interacción genotipo x ambiente fue significativa ($p < 0.01$) para rendimiento de grano (RG), índice de cosecha (IC), altura de planta (AP) y días a antesis (DA) y madurez fisiológica (DMF); la interacción grupos x ambientes fue significativa ($p < 0.05$) para rendimiento de grano (RG), altura de planta (AP) y días a madurez fisiológica (DMF), mientras que la interacción de genotipos dentro de grupos x ambientes fue significativa ($p < 0.05$) para índice de cosecha (IC), altura de planta (AP), días a antesis (DA) y madurez fisiológica (DMF) (Cuadro 5.3). Cabe señalar que el coeficiente variación más bajo fue para Δ y CG, tanto en el análisis individual como en el combinado (Cuadro 5.3).

5.3.2. Efecto del ambiente de evaluación

Con excepción de CG, las medias generales obtenidas en Montecillo fueron superiores a las de Tecámac. La discriminación isotópica de carbono en Montecillo fue 1.78 ‰ mayor que en Tecámac, mientras que el contenido de cenizas fue 4.05 m g^{-1} mayor en Tecámac que en Montecillo (Cuadro 5.4). Montecillo tuvo 55, 38 y 22 % mayor RG, RB e IC, 45 cm plantas más altas y 3 días más a antesis y madurez fisiológica que Tecámac. (Cuadro 5.4).

Cuadro 5.3. Valores de F y su significancia estadística de los análisis de varianza individuales y conjuntos para discriminación isotópica de carbono, contenido de cenizas y seis caracteres agronómicos de 60 genotipos de trigo evaluados en dos ambientes de temporal en el Estado de México.

F.V.	g.l.	A	CG	RG	RB	IC	AP	DA	DMF
Tecámac									
Genotipos	59	3.19**	2.34**	4.78**	2.30**	2.58**	3.95**	7.37**	6.33**
Grupos†	2	13.11**	5.78**	22.00**	4.01*	7.36**	0.08	5.84**	9.73**
Genotipos/Grupos	57	2.84**	2.22**	4.18**	2.24**	2.41**	4.09**	7.42**	6.21**
C.V. (%)		1.95	5.21	16.18	29.15	25.05	8.77	2.85	1.71
Montecillo									
Genotipos	59	1.08	2.37**	6.65**	1.01	1.15	8.28**	3.77**	3.85**
Grupos†	2	1.19	6.44**	10.61**	0.04	2.30	6.68**	1.16	2.83
Genotipos/Grupos	57	1.18	2.23**	6.51**	1.04	1.11	8.33**	3.86**	3.88**
C.V. (%)		3.28	5.28	13.56	30.69	19.36	4.91	2.70	2.73
Análisis Combinado									
Ambientes	1	62.89*	414.62**	374.80**	14.17*	29.93**	903.73**	63.46**	3.71
Genotipos	59	1.54*	3.87**	1.81*	1.46	1.11	1.65*	5.08**	2.87**
Grupos†	2	0.39	136.84**	7.10	0.67	11.77	1.22	5.41	0.01
Genotipos/Grupos	57	0.34	39.36*	2.30	1.28	2.27	2.49	8.64	0.75
Gen. x Amb.	59	1.22	0.97	4.44**	1.09	1.78**	4.66**	1.83**	2.33**
Grupos x Amb	2	5.47	0.09	3.26*	1.27	0.76	3.15*	1.09	9.29**
(Gen/Grupos)XAmb.	57	1.07	1.00	4.48	1.08	1.82**	4.72**	1.86**	2.09**
C.V. (%)		2.78	5.27	14.99	31.12	21.84	6.27	2.78	2.29

† Incluye a los grupos LSCLH, LSCNLH y Testigos

* Significativo al 0.05; **Significativo al 0.01.

5.3.3 Variación entre grupos y genotipos dentro de grupos en cada ambiente de evaluación

En los dos ambientes se manifestaron diferencias significativas entre las medias de los tres grupos de genotipos, sobre todo en Tecámac, donde resultaron significativos un mayor número de contrastes entre medias de grupo (Cuadro 5.4). Al considerar las medias obtenidas en Tecámac se observó que el grupo LSCNLH superó significativamente al grupo de LSCLH en sus promedios de discriminación isotópica de carbono (Δ), rendimiento de grano (RG), rendimiento biológico (RB); días a antesis (DA) y días a madurez fisiológica (DMF), mientras que en Montecillo, el grupo LSCNLH solo superó significativamente al grupo LSCLH en rendimiento de grano (RG). El grupo de variedades testigo superó a las LSCLH en Δ , RG, RB, índice de cosecha (IC) y DMF, y viceversa, el grupo de LSCLH superó a los testigos en el contenido de cenizas (CG); los testigos produjeron mayor RG, RB e IC que las LSCNLH, y las LSCNLH tuvieron mayor contenido de cenizas (CG) que los testigos en Tecámac (Cuadro 5.4). En Montecillo, las variedades testigo tuvieron mayor RG que las LSCLH y menor altura de planta que las LSCLH; los testigos tuvieron mayor índice de cosecha (IC) y menor altura de planta (AP) que las LSCNLH (Cuadro 5.4).

La variación entre genotipos en los dos ambientes fue alta; Δ varió de 13.83 a 15.69 ‰ en Tecámac y de 14.33 a 17.34 ‰ en Montecillo; CG mostró valores de 17.83 a 24.86 mg g⁻¹ en Tecámac y de 15.38 a 20.40 mg g⁻¹ en Montecillo; el rendimiento de grano y biológico presentaron menor variación en Tecámac (RG=104 a 302 g m⁻², RB=188 a 1070 g m⁻²) que en Montecillo (RG=191 a 602 g m⁻², RB=620 a 1680 g m⁻²); el IC varió mas en Tecámac (0.13 a 0.49) que en Montecillo (0.19 a 0.49); la variación en altura de planta (AP), días a antesis (DA) y madurez fisiológica (DMF) fue similar en los dos ambientes (Cuadro 5.4).

Cuadro 5.4. Valores medios y rangos de dos grupos de líneas M₆ de trigo y variedades testigo para discriminación de carbono (Δ), contenido de cenizas y seis caracteres agronómicos en dos ambientes de temporal en el Estado de México.

Ambiente/Grupo	Δ	CG	RG	RB	IC	AP	DA	DMF
	%	mg g ⁻¹	g m ⁻²	g m ⁻²	cm	cm	g m ⁻²	g m ⁻²
Tecámac								
LSCLH [†]	14.44 (13.83-15.02) [¶]	21.64 (19.41-23.18)	166 (123-244)	568 (188-1070)	0.28 (0.13-0.49)	41 (33-54)	56 (52-63)	101 (96-108)
LSCNLH [†]	14.73 (13.83-15.69)	21.23 (17.83-24.86)	183 (104-286)	655 (315-975)	0.28 (0.16-0.45)	41 (36-62)	57 (52-62)	103 (97-108)
Testigos [‡]	14.62 (14.33-15.23)	20.65 (19.39-21.68)	218 (118-302)	677 (328-1015)	0.35 (0.26-0.46)	40 (35-48)	57 (52-62)	102 (98-109)
Media general	14.59	21.30	182	622	0.29	41.1	57	102
Montecillo								
Contrastes								
LSCLH vs LSCNLH	**	ns	**	*	ns	ns	**	**
LSCLH vs. Testigos	*	**	**	*	**	ns	ns	*
LSCNLH vs. Testigos	ns	*	**	ns	**	ns	ns	ns
Montecillo								
LSCLH	16.40 (15.40-17.34)	17.52 (15.38-19.74)	373 (191-602)	1014 (700-1420)	0.37 (0.19-0.49)	77 (60-94)	60 (57-63)	106 (97-116)
LSCNLH	16.29 (14.33-15.23)	17.22 (15.66-20.40)	418 (263-564)	1012 (620-1680)	0.36 (0.26-0.46)	75 (63-87)	60 (57-66)	104 (99-114)
Testigos	16.51 (15.98-17.15)	16.66 (16.19-17.07)	422 (219-546)	991 (720-1430)	0.40 (0.35-0.44)	74 (63-86)	60 (56-66)	105 (99-112)
Media general	16.37	17.25	400	1009	0.37	76	60	105
Contrastes								
LSCLH vs LSCNLH	ns	ns	*	ns	ns	**	ns	*
LSCLH vs. Testigos	ns	ns	*	ns	ns	**	ns	ns
LSCNLH vs. Testigos	ns	*	ns	ns	*	ns	ns	ns

*P<0.05; **P<0.01; ns = no significativo; [†] promedios estimados a partir de 25 líneas; [‡] promedios estimados a partir de 10 genotipos; [¶] rango de valores observados dentro de cada grupo.

En el Cuadro 5.5 se muestra el comportamiento de los 10 genotipos de mayor y menor RG en las dos localidades, en donde se observa que en el caso de Montecillo se ubicaron 3 líneas (5, 3 y 4) del grupo LSCLH y cuatro líneas (16, 12, 6, y 8) del grupo LSCNLH y los testigos Romoga F-76, Náhuatl F-2000 y Temporalera M-87 entre los genotipos de mayor rendimiento, mientras que en Tecámac se ubicó solo la línea 5 del grupo LSCLH, 4 líneas del grupo LSCNLH (16, 19, 12 y 6) y cinco testigos (Tlaxcala, Juchitepec, Rebeca, Gálvez M-87 y Salamanca S-75) entre los 10 genotipos con mayor rendimiento. Entre los 10 genotipos de menor RG en Montecillo, se ubicaron siete líneas del grupo LSCLH (20, 8, 23, 16, 14, 12 y 25), dos líneas del grupo LSCNLH (14 y 12) y un testigo (Batán F-96), mientras que en Tecámac se ubicaron cinco líneas del grupo LSCLH (22, 8, 16, 19 y 23), tres líneas del grupo LSCNLH (22, 18 y 20) y dos testigos (Batán F-96 y Temporalera M-87).

Al considerar las medias de todos los caracteres para cada uno de los dos niveles de RG, se detectaron marcadas diferencias entre los dos ambientes de evaluación y entre las medias de los genotipos de alto y bajo RG dentro de cada ambiente. No obstante que para la mayoría de los caracteres estudiados existió variación entre genotipos dentro de cada nivel de RG, la respuesta promedio de cada nivel de RG fue consistente en los dos ambientes. Los genotipos de alto RG presentaron en promedio mayor discriminación isotópica de carbono (16.55 y 14.76 ‰) que los genotipos de menor RG (15.96 y 14.34 ‰) y menor contenido de cenizas en el grano (16.39 y 20.27 mg g⁻¹) que los genotipos de bajo RG (17.56 y 22.30 mg g⁻¹). De igual forma, los genotipos de mayor RG mostraron en promedio mayor RB, IC y AP que las de menor RG y fueron ligeramente más tardías que las de menor RG (Cuadro 5.5).

Cuadro 5.5. Comportamiento promedio de los 10 genotipos de trigo con mayor y con menor rendimiento de grano evaluados en dos localidades del estado de México.

Grupo	Línea o Variedad	Δ (%)	CG (mg g ⁻¹)	RG — (g m ⁻²) —	RB	IC	AP cm	DA — d —	DMF
Montecillo									
LSCLH	5	16.38	15.38	602	1350	0.41	88.5	59	108
LSCLH	3	16.74	16.45	594	1140	0.49	88.0	63	109
LSCNLH	16	16.30	15.85	564	1270	0.40	81.8	64	105
LSCNLH	12	16.36	16.66	562	1010	0.33	81.5	62	104
Testigo	Romoga F-76	16.79	16.95	546	1140	0.41	79.4	60	103
LSCNLH	6	16.80	17.05	544	980	0.33	77.6	63	106
LSCNLH	8	16.51	15.66	540	1680	0.39	85.3	64	109
Testigo	Náhuatl F-2000	16.63	16.49	511	1430	0.37	76.1	61	105
LSCLH	4	16.43	16.87	505	1090	0.41	83.3	63	108
Testigo	Temporalera M-87	16.59	16.54	490	850	0.43	86.0	61	108
	Media	16.55	16.39	596	1194	0.40	82.7	62	107
LSCLH	20	16.38	19.16	288	1000	0.36	72.2	59	110
LSCLH	8	15.44	18.27	281	700	0.36	65.0	61	104
LSCLH	23	16.05	15.79	274	900	0.39	64.1	57	102
LSCLH	16	15.81	18.90	273	920	0.40	77.8	59	106
LSCNLH	24	16.25	16.35	269	1100	0.36	68.5	58	99
LSCNLH	22	15.98	17.54	264	770	0.29	71.5	57	99
LSCLH	14	16.66	17.04	250	980	0.32	74.0	59	107
LSCLH	12	15.84	17.73	219	1100	0.19	90.0	63	116
Testigo	Batán F-96	15.15	16.68	219	720	0.40	63.0	59	104
LSCLH	25	15.99	18.12	192	852	0.34	60.4	57	97
	Media	15.96	17.56	253	904	0.34	70.6	59	104
Tecámac									
Testigo	Tlaxcala	14.35	21.68	303	905	0.26	34.5	54	99
LSCNLH	16	15.31	17.83	286	873	0.40	46.5	60	108
Testigo	Juchitepec	14.48	19.97	275	848	0.31	45.5	60	104
Testigo	Rebeca	14.33	19.33	267	1015	0.36	45.2	62	106
LSCNLH	19	14.90	19.65	263	975	0.28	47.4	54	101
Testigo	Gálvez M-87	14.78	19.60	253	668	0.46	41.0	55	101
LSCNLH	12	15.21	21.51	247	938	0.22	40.2	60	106
LSCLH	5	14.41	20.75	245	640	0.29	45.2	55	104
LSCNLH	6	14.95	20.71	236	933	0.30	39.0	59	104
Testigo	Salamanca S-75	14.84	21.67	227	640	0.46	40.0	55	98
	Media	14.76	20.27	260	843	0.33	42.4	57	103
LSCLH	22	14.53	22.03	140	585	0.13	41.0	56	103
LSCLH	8	14.30	22.71	139	535	0.29	38.8	63	108
LSCLH	16	14.02	23.18	137	320	0.25	34.0	53	98
LSCLH	19	14.20	22.96	137	518	0.24	45.4	55	103
LSCNLH	22	14.65	21.31	132	388	0.35	40.3	54	98
LSCLH	23	14.22	22.23	129	410	0.27	36.7	54	98
Testigo	Batán F-96	14.67	20.64	126	328	0.37	40.2	56	104
Testigo	Temporalera M-87	14.47	21.38	118	490	0.31	47.8	61	109
LSCNLH	18	14.49	21.67	114	598	0.21	39.7	57	105
LSCNLH	20	13.83	24.87	104	315	0.34	43.5	53	98
	Media	14.34	22.30	128	449	0.28	40.7	56.5	102

5.3.4. Relaciones entre caracteres

Las relaciones entre Δ con el RG, RB y CG fueron examinadas a partir de la respuesta observada en cada uno de los genotipos en los dos ambientes de evaluación. En la Figura 5.1a se observa que la discriminación isotópica de carbono (Δ) y el rendimiento de grano (RG) en Tecámac mostraron una relación lineal positiva y significativa ($r = 0.44$, $P < 0.01$), mientras que en Montecillo (Figura 5.1b) esta relación fue positiva pero no significativa ($r = 0.23$); el rendimiento biológico (RB) y discriminación isotópica de carbono (Δ) se relacionaron positivamente en las dos localidades (Figuras 5.1c y 5.1d), y esta relación fue más estrecha en Tecámac ($r = 0.49$, $P < 0.01$) que en Montecillo ($r = 0.39$, $P < 0.01$). La relación entre discriminación isotópica de carbono (Δ) y contenido de cenizas en el grano (CG) fue negativa en las dos localidades (Figura 5.1e y 5.1f), pero únicamente fue significativa en el ambiente seco de Tecámac ($r = -0.51$, $P < 0.01$).

El contenido de cenizas (CG) estuvo relacionado negativa y significativamente con el rendimiento de grano y el rendimiento biológico, los genotipos con el más alto rendimiento de grano y materia seca tuvieron el menor contenido de cenizas en el grano; en Tecámac, ambiente con mayor grado de estrés hídrico, la asociación entre el contenido de cenizas y el rendimiento de grano ($r = -0.59$, $P < 0.01$) (Figura 5.2b) y el contenido de cenizas y el rendimiento biológico ($r = -0.62$, $P < 0.01$) (Figura 5.2d) fue mayor que la relación entre el contenido de cenizas y el rendimiento de grano ($r = -0.42$, $P < 0.01$) (Figura 5.2a) y el contenido de cenizas y el rendimiento biológico ($r = -0.37$, $P < 0.01$) (Figura 5.2c) en Montecillo, ambiente con menor grado de sequía.

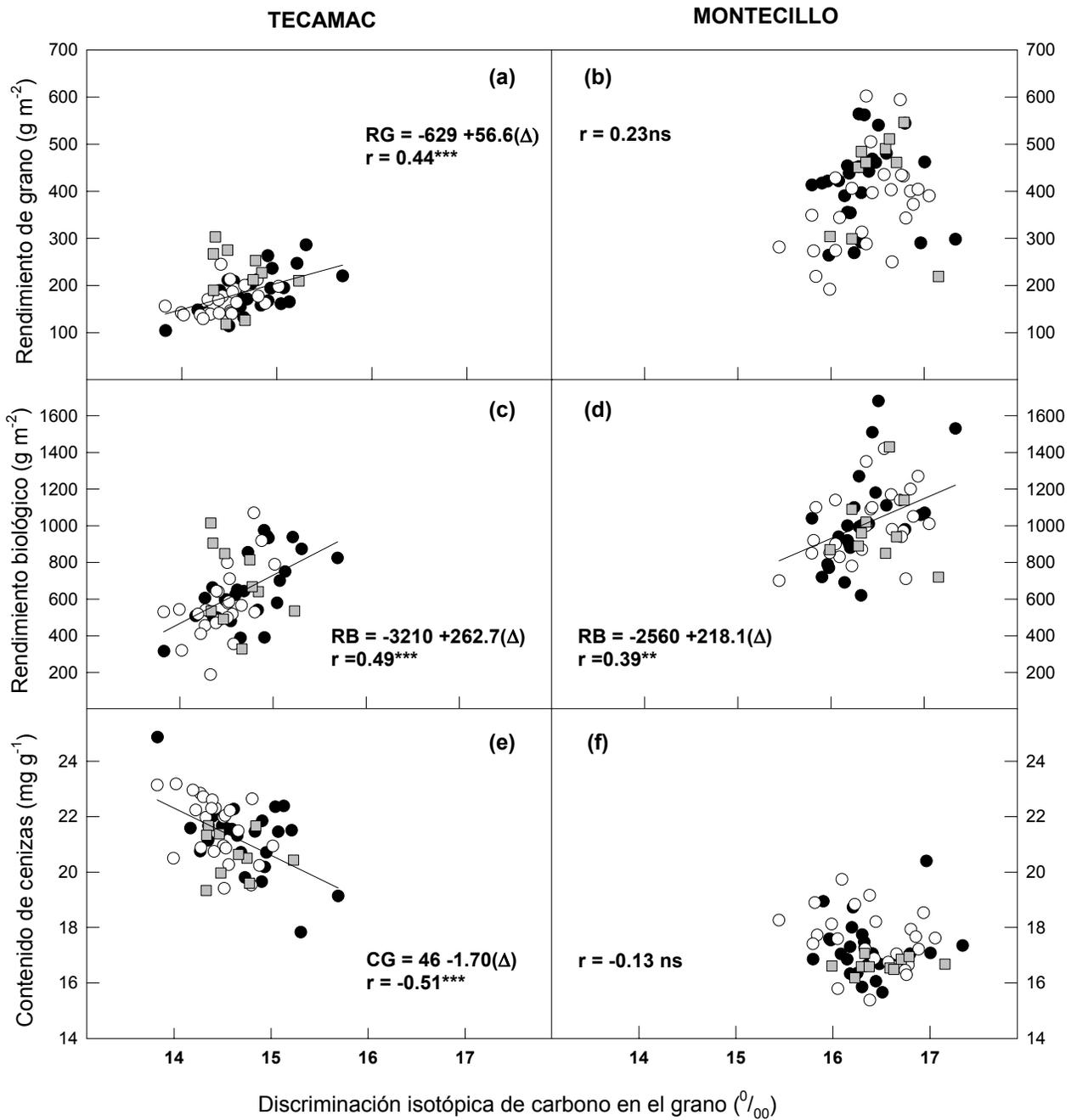


Figura 5.3 Relación entre discriminación isotópica de carbono y rendimiento de grano (a,b), rendimiento biológico (c,d) y contenido de cenizas en el grano (e,f) en 25 líneas de trigo seleccionadas en condiciones limitantes de humedad (○); 25 líneas de trigo seleccionadas en condiciones no limitantes de humedad (●) y ocho variedades testigo (■).

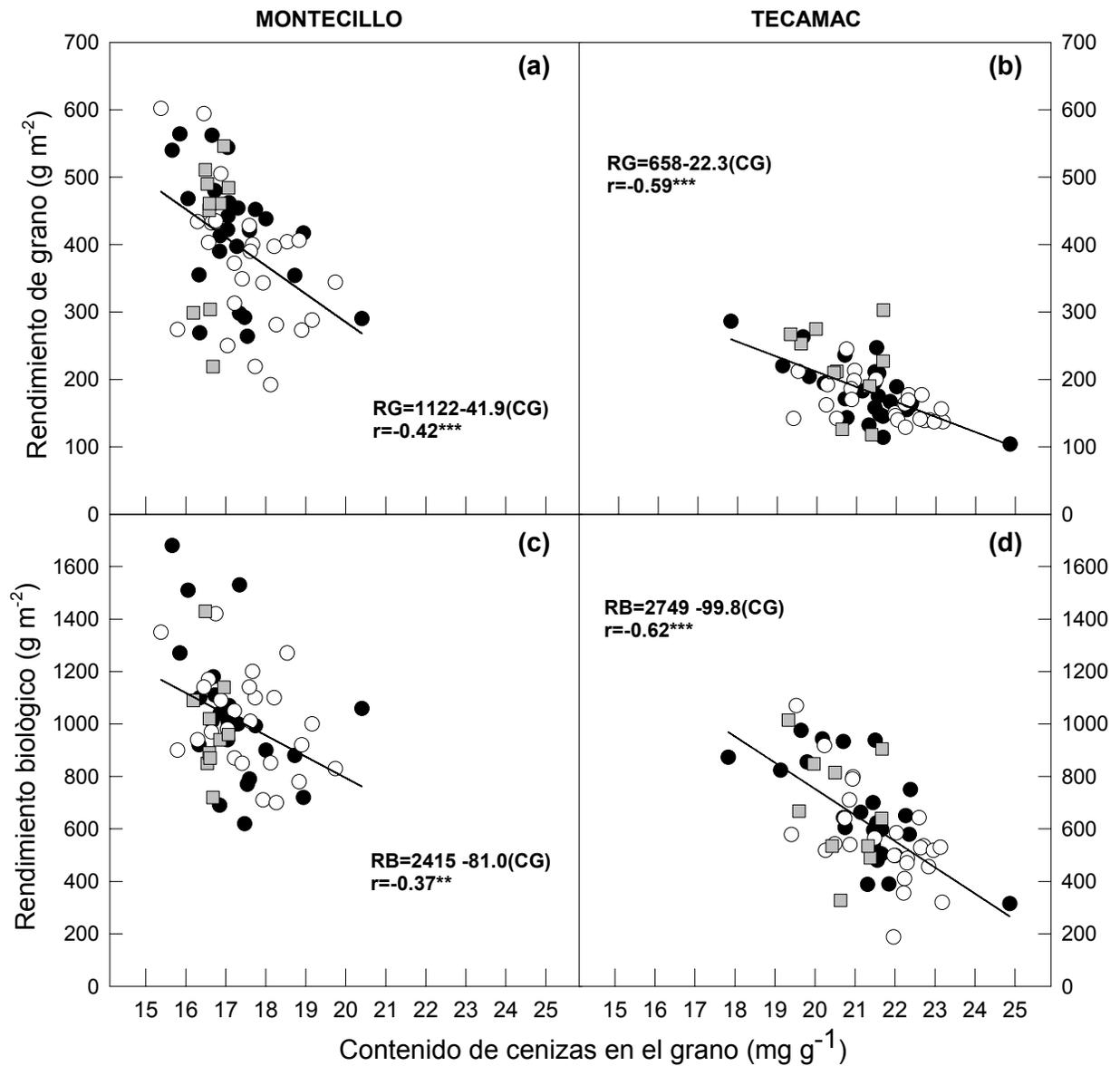


Figura 5.4 Relación entre el contenido de cenizas con rendimiento de grano (a, b), y rendimiento biológico (c, d) en 25 líneas de trigo seleccionadas bajo condiciones limitantes de humedad (\circ); 25 líneas de trigo seleccionadas bajo condiciones no limitantes de humedad (\bullet) y 8 variedades testigo (\blacksquare) evaluadas en dos localidades del Estado de México.

5.3.5 Parámetros genéticos y eficiencia relativa de la selección indirecta para la discriminación isotópica de carbono

Los valores estimados para la heredabilidad (h^2) de la discriminación isotópica de carbono (Δ), contenido de cenizas en el grano (CG), días a antesis (DA) y madurez fisiológica (DMF) fueron mayores que en los otros caracteres, debido principalmente a una mayor contribución de la varianza genotípica en la estimación de la varianza fenotípica, mientras que para el rendimiento de grano (RG), rendimiento biológico (RB), índice de cosecha (IC) y altura de planta (AP), las varianzas de la interacción genotipo x ambiente (σ^2_{GA}) y el error (σ^2_E) fueron proporcionalmente mayores. Las correlaciones genotípicas (r_g) entre Δ y los demás caracteres fueron positivas y significativas, excepto con CG ($r_g = -0.37$; $p < 0.05$). Asumiendo la misma intensidad para la selección sobre Δ y para los demás caracteres, la ganancia genética a través de la selección indirecta para Δ sería un 12, 18 y 33 % más eficiente que la selección directa para RG, RB e IC respectivamente, debido a su baja heredabilidad y mayor interacción genotipo x ambiente observada en estos caracteres (Cuadro 5.6).

Cuadro 5.6. Componentes de varianza genética (σ^2_G), de interacción genotipo x ambiente (σ^2_{GA}) y del error (σ^2_E); heredabilidad (h^2); correlaciones genotípicas (r_g) y eficiencia relativa de la selección indirecta para discriminación isotópica de carbono ($ERS_{\Delta,X}$) en 50 líneas M_6 de trigo.

Carácter	σ^2_G	σ^2_{GA}	σ^2_E	h^2	$r_{g\Delta,X}$	$ERS_{\Delta,X}$ (%)
Δ	0.504	0.041	0.999	0.65		
CG	0.043	0.004	0.142	0.49	-0.37*	32
RG	1767.936	3576.995	1903.172	0.44	0.92**	112
RB	7609.073	2652.030	61617.660	0.31	0.82**	118
IC	0.001	0.002	0.005	0.23	0.79**	133
AP	12.217	24.209	13.237	0.44	0.42**	51
DA	5.065	0.860	2.708	0.82	0.61**	54
DMF	7.119	3.571	4.543	0.71	0.37*	35

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

5.4 Discusión

5.4.1 Variación ambiental

Los ambientes de temporal se caracterizan por presentar amplias variaciones en el régimen térmico y en cantidad y distribución de la precipitación durante la estación de crecimiento; variaciones ambientales que pueden causar estrés hídrico a los cultivos. Las temperaturas medias mínima y máxima, y la cantidad total de precipitación durante los experimentos fueron más altas en Montecillo. La menor disponibilidad de humedad en Tecámac se reflejó en un menor rendimiento de grano y una marcada reducción en los valores promedio de las demás características agronómicas y fisiológicas determinadas en las plantas, con excepción del contenido de cenizas en el grano que presentó valores promedio más altos en Tecámac que en Montecillo. Otros estudios con diferente nivel de humedad edáfica en trigo mostraron que el tratamiento de riego completo a lo largo del ciclo de las plantas, produjo mayor rendimiento de grano que los tratamientos con aplicación parcial de agua en etapas fenológicas posteriores al amacollamiento, siendo el tratamiento con menor cantidad de agua aplicada el que produjo el menor rendimiento de grano (Monneveux *et al.*, 2005).

5.4.2 Variación en rendimiento de grano y sus componentes

En los dos ambientes se encontró variación significativa entre grupos y entre genotipos dentro de grupos. Tal y como se esperaba, las diferencias entre los dos grupos de líneas fueron relativamente mayores en el ambiente con mayores restricciones de humedad (Tecámac). Las líneas seleccionadas en condiciones no limitantes de humedad a partir de la generación M₃ (LSCNLH) mostraron mayor potencial de rendimiento en los dos ambientes que líneas

seleccionadas exclusivamente en condiciones limitantes de humedad (LSCLH), lo cual puede atribuirse a que el grupo de LSCNLH presentó mayor producción de biomasa (RB) y el mismo IC que el grupo de LSCLH. Al examinar el comportamiento de los diez genotipos de mayor y menor rendimiento, de nueva cuenta destaca el hecho de que en los dos ambientes se identificó una mayor proporción de líneas del grupo LSCNLH dentro de los genotipos de mayor rendimiento y una mayor proporción de líneas del grupo LSCLH dentro de los genotipos de menor rendimiento. Esto puede ser un indicativo de que la selección practicada en ambientes con y sin restricciones de humedad (LSCNLH) permitió seleccionar a una mayor proporción de líneas con mayor potencial de rendimiento (Cuadro 5.5), debido muy probablemente a que durante el proceso de selección logró fijarse dentro de este grupo de líneas una mayor proporción de genes que confieren mayor conductancia estomática y/o mayor eficiencia fotosintética.

5.4.3 Variación en discriminación isotópica de carbono y contenido de cenizas en el grano

La discriminación isotópica de carbono (^{13}C) ocurre en los tejidos de las plantas durante el proceso de fijación del CO_2 por la fotosíntesis; las plantas contienen menores proporciones de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ que el aire que las rodea; de tal forma que las plantas que tienen alta eficiencia en el uso del agua, tienen altas proporciones de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, lo cual significa que estas plantas tienen menor discriminación isotópica de carbono (Farquhar y Richards, 1984). Por lo tanto, una menor discriminación isotópica de carbono, podría utilizarse en la selección de genotipos con alta eficiencia en el uso del agua y rendimiento de materia seca y grano en condiciones de sequía.

La estrecha relación negativa y significativa entre la eficiencia en el uso del agua y la discriminación isotópica de carbono en trigo ha sido observada en otras especies con metabolismo C₃; algodón (Hubick y Farquhar, 1987), cebada (Hubick y Farquhar, 1989), clones de gramíneas del género *Agropyron* (Johnson *et al.*, 1990) y cacahuete (Wright *et al.*, 1994) entre otros.

Por otro lado, se ha determinado que el rendimiento de grano (RG) y el rendimiento biológico (RB) correlacionan positiva y significativamente con la discriminación isotópica de carbono (Δ); en trigo, ésta relación se determinó en el pedúnculo del tallo, el cual se desarrolló en condiciones favorables de humedad en campo antes de que ocurriera la típica sequía terminal, que se presenta durante el llenado del grano en ambientes Mediterráneos. Con base en estos resultados se propuso que la discriminación isotópica de carbono, podría utilizarse como criterio de selección para el mejoramiento genético del rendimiento de grano, al considerar que este proceso fisiológico ofrece algunas ventajas para la selección, en comparación con otros criterios fisiológicos como son la conductancia de la hoja y la tasa fotosintética, que resultan difíciles de medir y sólo representan mediciones instantáneas, que difícilmente reflejan el comportamiento de la planta (Condon *et al.*, 1987). La discriminación isotópica de carbono es una medida que integra ambos procesos; la conductancia de la hoja o salida de vapor de agua de los estomas a la atmósfera y la tasa fotosintética o entrada de bióxido de carbono de la atmósfera al interior de la hoja, y debido a que su comportamiento es muy consistente en diferentes ambientes de campo e invernadero, se considera que es una característica fisiológica bajo control genético fuerte (Condon *et al.*, 1987).

La acumulación de minerales en los diferentes tejidos de la planta es resultado del movimiento pasivo de los iones al interior de la planta a través de la transpiración (Masle *et al.*, 1992); el contenido de minerales o cenizas en la planta o el grano (CG) está relacionado positivamente con el cociente transpiratorio (1/eficiencia transpiratoria) o la discriminación isotópica de carbono (Δ) en los tejidos de la planta o el grano en especies C_3 (Frank *et al.*, 1997), aunque en algunos casos, esta relación puede ser negativa o estar ausente (Ray *et al.*, 1999); por esta razón es importante determinar si en trigo bajo condiciones de estrés hídrico, la medición del CG puede ser confiable para estimar la variación en Δ , sobre todo en situaciones en las que el alto costo y la facilidad para realizar los análisis de Δ , representan una limitante para la selección de genotipos con mayor eficiencia en el uso del agua.

Las líneas seleccionadas en condiciones limitantes de humedad, las líneas seleccionadas en condiciones no limitantes de humedad y las variedades testigo presentaron un comportamiento muy similar en la discriminación isotópica de carbono y el contenido de cenizas en el grano en los dos ambientes de estudio; los genotipos de estos tres grupos de materiales genéticos se traslaparon y no permitieron observar un patrón de comportamiento diferencial entre grupos.

La estrecha relación observada en el presente estudio entre el rendimiento biológico (RB) y el rendimiento de grano con la discriminación isotópica de carbono (Δ), sobre todo en el ambiente más seco de Tecámac, sugiere que Δ puede ser utilizado para la selección de genotipos con mayor eficiencia en el uso del agua y rendimiento de grano en condiciones de sequía (Condon *et al.*, 1987); la relación positiva entre Δ y el rendimiento biológico obtenida en el presente trabajo de investigación, indica que el rendimiento biológico pudo estar

influenciado tanto por la conductancia estomática como por la capacidad fotosintética de la planta, de tal manera que una alta conductancia estomática conducente a una alta discriminación isotópica de carbono y una baja capacidad fotosintética, derivada de un área foliar grande con una baja tasa fotosintética por unidad de hoja hayan contribuido a la relación positiva entre el rendimiento biológico y discriminación isotópica de carbono (Condon *et al.*, 1987; Rebetzke *et al.*, 2003; Rebetzke *et al.*, 2006).

La relación positiva entre el rendimiento de grano (RG) y la discriminación isotópica de carbono (Δ) puede explicarse por la influencia que la variación en la conductancia estomática y la capacidad fotosintética, tienen en la fijación del CO₂ para la formación del grano y la asignación de materia seca a las raíces o las pérdidas de asimilados por la respiración de la planta (Condon *et al.*, 1987). La discriminación isotópica de carbono determinada en el grano integra la respuesta del genotipo al estrés hídrico, sobre todo después de la anthesis cuando se inicia la formación del grano (Araus *et al.*, 1998; Merah *et al.*, 2001); en el presente trabajo de investigación las plantas estuvieron sometidas a un fuerte período de sequía durante el llenado del grano, el cual fue más severo en Tecámac que en Montecillo, por lo que la relación entre rendimiento de grano y Δ fue más estrecha en Tecámac que en Montecillo.

La relación negativa y significativa del contenido de cenizas en el grano con el rendimiento de grano y el rendimiento biológico fue más estrecha en el ambiente con mayor grado de estrés hídrico (Tecámac), observándose también en este ambiente, que los tejidos vegetativos de las plantas y el grano presentaron mayor contenido de cenizas que en Montecillo; estos resultados indican que la acumulación de minerales en el grano de las plantas fue afectado por el nivel de disponibilidad de humedad edáfica y la demanda evaporativa, sobre todo en el periodo de

llenado del grano; la cantidad de precipitación ocurrida en el mes de septiembre en Tecámac fue mayor que la registrada en Montecillo y la temperatura mínima durante el mes de septiembre también fue ligeramente más alta en Tecámac que en Montecillo; éstas condiciones ambientales pudieron favorecer una mayor tasa de transpiración y mayor acumulación de minerales en el grano durante el periodo de llenado del grano (Tsialtas *et al.*, 2002).

5.4.4 Parámetros genéticos y eficiencia relativa de la selección indirecta para discriminación isotópica de carbono

La discriminación isotópica de carbono (Δ) esta asociada negativamente con la eficiencia transpiratoria o eficiencia en el uso del agua; valores bajos de Δ se utilizan para la selección indirecta de genotipos con alto rendimiento de grano en ambientes de secano con problemas de sequía (Rebetzke *et al.*, 2006). Los resultados obtenidos en el presente trabajo de investigación indican que la heredabilidad de la discriminación de carbono fue alta, por lo que su utilización para la selección de genotipos con mayor eficiencia en el uso del agua y rendimiento de grano, podría lograrse en ambientes de temporal con deficiencias hídricas, al considerar el potencial que Δ tiene al integrar la eficiencia transpiratoria en el periodo en que la biomasa y el rendimiento de grano se forman en el cultivo; además este carácter fisiológico es fácil de medir y se puede determinar en un gran número de genotipos en corto tiempo. Se ha demostrado recientemente que la selección indirecta para mayor biomasa y rendimiento de grano vía bajos valores de Δ puede ser más eficiente que la selección directa para cualquiera de estos caracteres en generaciones tempranas de un programa de mejoramiento genético enfocado a ambientes con deficiencias hídricas (Rebetzke *et al.*, 2002).

El contenido de cenizas en el grano también presentó alta heredabilidad, por lo que su utilización como criterio de selección para incrementar el rendimiento de grano en ambientes con deficiencias hídricas debe considerarse como una posibilidad de selección por alta biomasa y rendimiento de grano en los programas de mejoramiento genético (Monneveux *et al.*, 2005; Misra *et al.*, 2006): La relación negativa entre discriminación isotópica de carbono y contenido de cenizas en el grano y la alta heredabilidad de estos caracteres, sugiere que cualquiera de ellos puede utilizarse eficientemente para la selección en ambientes de secano con limitaciones de humedad. Sin embargo, en circunstancias en las que no se disponga de un laboratorio con el equipo para la determinación de la discriminación isotópica de carbono, se podría emplear la determinación del contenido de cenizas en el grano que es un método más económico y fácil de medir.

El número de días a antesis y madurez fisiológica también mostraron alta heredabilidad en el presente estudio; estos caracteres fenológicos dependen de pocos pares de genes y eso los hace caracteres de fácil manipulación en la selección para el mejoramiento genético (Richards, 1991). El número de días a antesis y madurez fisiológica fue menor para todas las líneas y variedades testigo en Tecámac que en Montecillo; al considerar su alta heredabilidad se podrían incluir en los criterios de selección para el mejoramiento del rendimiento junto con la discriminación de carbono y el contenido de cenizas en el grano en ambientes de secano expuestos a déficit hídrico intermitente en etapas críticas de desarrollo y durante el llenado del grano.

5.5 Conclusiones

Las líneas seleccionadas en condiciones no limitantes de humedad tuvieron mayor rendimiento de grano, rendimiento biológico, número de días a antesis y madurez fisiológica y discriminación isotópica de carbono que las líneas seleccionadas en condiciones limitantes de humedad en Tecámac, mientras que en Montecillo, las líneas seleccionadas en condiciones no limitantes de humedad superaron a las líneas seleccionadas en condiciones limitantes de humedad sólo en rendimiento de grano. Las líneas seleccionadas en condiciones limitantes de humedad tuvieron mayor contenido de cenizas en el grano que las líneas seleccionadas en condiciones no limitantes de humedad en Tecámac y Montecillo. La discriminación isotópica de carbono estuvo positiva y significativamente asociada con el rendimiento de grano y el rendimiento biológico en Tecámac y sólo con el rendimiento biológico en Montecillo; la discriminación isotópica de carbono estuvo relacionada negativa y significativamente con el contenido de cenizas únicamente en Tecámac. La eficiencia de la selección indirecta utilizando a la discriminación isotópica de carbono como criterio de selección fue más alta para el rendimiento de grano, rendimiento biológico e índice de cosecha.

5.6 Literatura citada

- Araus, J. L., T. Amaro, Y. Zuahir and M.M. Nachit. 1997. Effect of leaf structure and water status on carbon isotope discrimination in field-grown durum wheat. *Plant Cell and Environment* 20: 1484-1494.
- Araus, J. L., J. Casadesús, and J. Bort. 2001. Recent tools for the screening of physiological traits determining yield. In: *Application of Physiology in wheat Breeding*. M P Reynolds, J L Ortiz-Monasterio, and A McNab (eds.) Mexico, D.F., CIMMYT. p:59-77.
- Blum A. 1996 Yield potential and drought resistance: are they mutually exclusive? *In: Increasing Yield Potential in Wheat: Breaking the Barriers*. M P Reynolds, S Rajaram, and A. MacNab (eds.). Mexico D.F.CIMMYT p:76-89.
- Calhoun D.S., G. Gebeyehu, A.Miranda, S. Rajaram, and M. van Ginkel 1994. Choosing evaluation environments to increase wheat grain yield under drought conditions. *Crop Science* 34:673-678.
- Condon A.G., R.A. Richards and G. D. Farquhar. 1987. Carbon isotope discrimination is positively correlated with grain yield and dry matter production in field-grown wheat. *Crop Science* 27: 996-1001.
- Condon, A. G., G. D. Farquhar, and R. Richards 1990. Genotypic variation in carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in wheat. *Leaf gas exchange and whole plant studies*. *Australian Journal of Plant Physiology*. 17:9-22.
- Condon A. G. and R. Richards. 1992. Broad sense heritability and genotype x environment interaction for carbon isotope discrimination in field-grown wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*. 43:921-934.
- Edhaie B. and J. G. Waines. 1994. Genetic analysis of carbon isotope discrimination and agronomic characters in a bread wheat cross. *Theoretical and Applied Genetics* 88:1023-1028.
- Ehdaie, B., A. E. Hall, G. D. Farquhar, H. T. Nguyen, and J. G. Waines. 1991. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in wheat. *Crop Science* 31:301-313.
- Ehleringer, J.R. 1990. Correlations between carbon isotope discrimination and leaf conductance to water vapour in common beans. *Plant Physiology*. 93:1422-1425.
- Falconer D.S. and T.F.C Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*, 4th Edition. Longman, Harlow, London. pp: 312-334.

- Farquhar G. D. and R. A. Richards 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology* 11:539-552.
- Farquhar, G.D. M.H. O'Leary and J.A. Berry. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 9: 121-137.
- Frank, A.B., I.M Ray, J.D. Berdahl, and J.F. Karn 1997. Carbon isotope discrimination, ash and canopy temperature in three wheatgrass species. *Crop Science* 37: 1573-1576.
- Hall A. E., R. A. Richard, A. G. Condon, G. C. Wright, and G. D. Farquhar 1994 Carbon isotope discrimination and plant breeding. *Plant Breeding Reviews* 12:81-113.
- Hubick, K. and G.D. Farquhar. 1987. Carbon isotope discrimination – selecting for water use efficiency. *The Australian Cotton Grower – August-October, 1987*. Pp. 66-68.
- Hubick, K.T. and –G.D. Farquhar 1989. Carbon isotope discrimination and the ratio of carbon gains to water lost in barley cultivars. *Plant Cell and environment* 12:795-804.
- Johnson, D.A., K.H. Assay, J.R. Tieszen, J.R. Ehleringer and P.G. Jefferson. 1990. Carbon isotope discrimination potential in screening cool-season grasses for water-limited environments. *Crop Science* 30:338-343.
- Ludlow M.M. and R.C. Muchow 1990. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Advances in Agronomy* 43:107-153.
- Malik T. A., D. Wright, and D. S. Virk 1999 Inheritance of net photosynthesis and transpiration efficiency in spring wheat, *Triticum aestivum* L. under drought. *Plant Breeding* 118:93-95.
- Masle, J., G.D. Farquhar and S.C. Wong. 1992. Transpiration ratio and plant mineral content are related among genotypes of a range of species. *Australian Journal of Plant Physiology* 19: 709-721.
- Merah O., E. Deleens, and P. Monneveux. 1999. Grain yield, carbon isotope discrimination, mineral and silicon content in durum wheat under different precipitation regimes. *Physiology Plantarum* 107:387-394.
- Merah O., E. Deleens, I. Souyris, and P. Monneveux 2001. Ash content might predict carbon isotope discrimination and grain yield in durum wheat. *New Phytologist* 149:275-282.
- Misra, S.C., R. Randive, V.S. Rao, M.S. Sheshshayee, R. Serraj, and P. Monneveux. 2006. Relationship between carbon isotope discrimination, ash content and grain yield in wheat in the peninsular zone of India. *Journal of Agronomy and Crop Science* 192:352-362.

- Monneveux, P., M.P. Reynolds, R. Trethowan, H. González-Santoyo, R.J. Peña and F. Zapata. 2005. Relationship between grain yield and carbon isotope discrimination in bread wheat under four water regimes. *European Journal of Agronomy* 22: 231-242.
- Ray, I.M., M.S. Townsend, C.M. Muncy, and J.A. Henning 1999. Heritabilities of water-use efficiency traits and correlations with agronomic traits in water-stressed alfalfa. *Crop Science* 39:494-498.
- Rebetzke, G. J., A. G. Condon, R. A. Richards, and G. D. Farquhar. 2002. Selection for reduced carbon isotope discrimination increases aerial biomass and grain yield of rainfed bread wheat. *Crop Science* 42:739-745.
- Rebetzke, G. J., A. G. Condon, R. A. Richards, and G. D. Farquhar. 2003. Gene action for leaf conductance in three wheat crosses. *Australian Journal of Agricultural Research* 54:381-387.
- Rebetzke, G.J., R.A. Richards, A.G. Condon and G.D. Farquhar. 2006. Inheritance of carbon isotope discrimination in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* 150:97-106.
- Richards, R.A. 1991. Crop improvement for temperate Australia: future opportunities. *Field Crops Research* 26:141-169.
- Richards, R.A. 1996. Defining selection criteria to improve yield under drought. *Plant Growth Regulation* 20: 157-166.
- Richards, R.A., G.J. Rebetzke, A.G. Condon and A. van Herwarden, 2002. Breeding for greater water use efficiency in wheat. *Crop Science* 42: 111-121.
- SAS Institute. 1990. SAS/STAT User's Guide, Version 6.12 4th Edition. SAS Institute, Inc. Cary NC, USA. 479 p.
- Tsialtas, J.T., M. Kassioumi and D. Veresolou. 2002. Evaluating leaf ash content and potassium concentration as surrogates of carbon isotope discrimination in grassland species. *Journal of Agronomy and Crop Science* 188:168-175.
- Van Ginkel, M., D.S. Calhoun, G. Gebeyehu, A. Miranda, C. Tianyou, R.P. Lara, R. M. Trethowan, K. Sayre, J. Crossa, and S. Rajaram, 1998. Plant traits related to yield of wheat in early, late, or continuous drought conditions. *Euphytica* 100: 109-121.
- Wright G.C., R.C. Nageswara R., and G.D. Farquhar. 1994. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in peanut under water deficit conditions. *Crop Science* 34: 92-97.

VI DISCUSION GENERAL

En las evaluaciones comparativas entre las dos estrategias de selección llevadas a cabo dentro del compuesto irradiado de la variedad de trigo Salamanca S-75 se logró constatar el papel que juega el ambiente de selección y el ambiente de evaluación en la búsqueda de genotipos con mayor tolerancia a la sequía y mayor potencial de rendimiento.

Los avances genéticos que se muestran en el Capítulo III indican claramente que cuando la selección se llevó a cabo durante las generaciones M_2 y M_3 en condiciones limitantes de humedad y posteriormente se continuó la selección hasta la generación M_6 en condiciones no limitantes de humedad, se lograron mayores incrementos en la media del rendimiento de grano, siendo más evidentes en el ambiente de evaluación más favorable (Montecillo). Con excepción del índice de cosecha, se observó una respuesta positiva en el resto de los caracteres con las dos estrategias de selección y en los dos ambientes de evaluación. Estos resultados confirman que dentro del compuesto irradiado se logró inducir suficiente variabilidad genética para ser aprovechada a través de los ciclos de selección y que la selección conducida bajo condiciones no limitantes de humedad a partir de la generación M_4 permitió combinar dentro de los genotipos seleccionados, genes relacionados con una mayor tolerancia a sequía y mayor potencial de rendimiento los cuales se expresaron en los dos ambientes de temporal en donde se realizó la evaluación de las dos estrategias de selección. Lo anterior pone de manifiesto la importancia de llevar a cabo la selección en ambientes con y sin restricciones de humedad, ya que como lo señalan algunos autores (Calhoun *et al.*, 1994; Richards, 1996; Villaseñor y Espitia 2000; Kirigwi *et al.*, 2004), la selección bajo condiciones de estrés hídrico resulta

necesaria para asegurar la fijación de genes para tolerancia a sequía dentro de los genotipos seleccionados, los cuales podrían perderse si la selección se efectuara únicamente bajo condiciones óptimas.

De acuerdo con los análisis de correlación se puede inferir que el mayor potencial de rendimiento observado en algunas de las líneas seleccionadas en las generaciones más avanzadas se debió que obtuvieron una mayor altura de planta, mayor producción de tallos con espigas y por consiguiente lograron un mayor rendimiento biológico en los dos ambientes de evaluación; mientras que el índice de cosecha solo se correlacionó positivamente con el rendimiento de grano cuando la evaluación se hizo en el ambiente más favorable (Montecillo) y se correlacionó negativamente con los tres caracteres mencionados, cuando la evaluación se llevó a cabo en el ambiente menos favorable (Tecámac), lo que puede atribuirse a que en este último ambiente, las condiciones de sequía que se presentaron durante el ciclo de crecimiento del cultivo provocaron reducciones significativas en el número de granos por espiga y en el peso individual de los granos (datos no presentados), lo cual coincide con lo encontrado por Kirigwi *et al.* (2004), quienes reportan correlaciones genéticas negativas entre el índice de cosecha y el rendimiento de grano en poblaciones seleccionadas y evaluadas en ambientes de sequía, mientras que en ambientes óptimos e intermedios las correlaciones entre estos dos caracteres fueron positivas.

Cuando el patrón e intensidad de la sequía ocurren de manera regular dentro de una región y la interacción genotipo x ambiente (intensidad o nivel de sequía) es consecuencia del entrecruzamiento de la respuesta de los genotipos de un ambiente a otro, se recomendaría poner mayor énfasis en la selección bajo condiciones de sequía que afectan a la región,

tratando de explotar aquellos caracteres adaptativos y constitutivos que condicionan una mayor tolerancia al estrés hídrico (Acevedo y Ceccarelli, 1989). Sin embargo, en la mayoría de los ambientes de temporal, la incidencia, severidad y duración de la sequía varía considerablemente. Esto sugiere la necesidad de seleccionar y evaluar a los genotipos en condiciones limitantes y no limitantes de humedad. La selección para mayor rendimiento generalmente es más eficiente cuando se realiza en condiciones ambientales más favorables (Rosielle y Hamblim, 1981), debido principalmente a que la varianza genotípica del rendimiento se reduce conforme aumenta la intensidad del estrés ambiental y consecuentemente disminuye la heredabilidad del propio rendimiento (Blum, 1988). La cuestión que surge de todo esto es si se pueden o no obtener mayores ganancias en el rendimiento cuando se realiza la selección únicamente en condiciones favorables.

Para tratar de lograr un mayor entendimiento del efecto que puede tener el tipo de ambiente en que se realizan las evaluaciones genotípicas, se estudió el comportamiento de los dos grupos de líneas avanzadas (M_6) obtenidas a partir de las dos estrategias de selección utilizadas, en seis ambientes con marcadas diferencias en cuanto a su nivel de estrés hídrico (Capítulo IV). De acuerdo a lo que se esperaba, al intensificarse las condiciones de estrés se redujo el rendimiento de grano y la expresión de la varianza genotípica en los dos grupos de líneas. No obstante, la variación significativa detectada dentro de los dos grupos de líneas en los análisis combinados y la presencia de interacción significativa de líneas x ambientes, de nueva cuenta puede interpretarse como un indicativo de que algunas de las líneas expresaron un comportamiento diferencial a través de los ambientes, atribuible a que fueron portadoras de alelos que condicionaron un mayor potencial de rendimiento y tolerancia a sequía.

A partir de la información recabada en la estimación de los parámetros genéticos y de las correlaciones genotípicas entre los rendimientos obtenidos por las líneas en los seis ambientes de evaluación, se lograron calcular las eficiencias relativas de la selección indirecta planteando como escenarios de selección y evaluación a los seis ambientes estudiados. Los resultados obtenidos indican que si la selección y evaluación se realiza en el mismo tipo de ambiente, ya sea con o sin limitaciones de humedad, se tendrían mayores ganancias en el rendimiento que mediante la selección indirecta en otro tipo de ambiente y que la heredabilidad no necesariamente es un criterio confiable para identificar ambientes óptimos de selección, puesto que el comportamiento fenotípico entre las líneas puede cambiar en sentido, al pasar de un ambiente a otro, lo que nuevamente hace resaltar la importancia de realizar evaluaciones genotípicas en ambientes contrastantes cuando se trata de hacer mejoramiento en trigo para condiciones de temporal.

Otra forma de lograr mayores avances en el mejoramiento genético para ambientes poco favorables consiste en la utilización de caracteres fisiológicos que estén directamente relacionados con el rendimiento bajo este tipo de ambientes. Sin embargo, para que estos caracteres puedan emplearse como criterios de selección indirecta es necesario que sean de alta heredabilidad, presenten poca interacción genotipo x ambiente y su correlación genotípica con el rendimiento sea positiva y significativa (Richards *et al.*, 2001). La discriminación isotópica de carbono es un carácter fisiológico que integra la respuesta de las plantas al estrés hídrico y puesto que cumple con los atributos antes referidos se ha utilizado eficientemente como criterio de selección indirecta para incrementar el rendimiento de grano en el trigo bajo condiciones de estrés hídrico (Farquhar y Richards; 1984; Condon *et al.*; 1987; Rebetzke *et al.*, 2002; Araus *et al.*, 2001).

En el presente trabajo se tuvo la oportunidad de determinar la tasa de discriminación isotópica de ^{13}C (Δ) en el grano producido por las líneas M_6 seleccionadas bajo condiciones limitantes y no limitantes de humedad, mismas que fueron evaluadas en dos ambientes de temporal contrastantes (Capítulo V). De estas evaluaciones se pudo confirmar el gran impacto que tiene el ambiente sobre la expresión de Δ , tal y como se esperaba, en el ambiente con mayor estrés hídrico (Tecámac) los valores de Δ fueron significativamente menores a los obtenidos en el ambiente de temporal más favorable (Montecillo), lo que indica que en este último ambiente las plantas de trigo mantuvieron una mayor conductancia estomática (mayor relación C_i/C_a) y por lo tanto lograron expresar un mayor rendimiento, atribuible muy probablemente a una mayor eficiencia fotosintética (Ehleringer, 1990). Al comparar el efecto que tuvo la estrategia de selección sobre la expresión de Δ se pudo apreciar que las líneas seleccionadas bajo condiciones no limitantes de humedad mostraron una mayor discriminación isotópica de carbono y mayor rendimiento de grano cuando la evaluación se hizo en Tecámac, lo cual implica que los genotipos seleccionados para un mayor rendimiento bajo condiciones no limitantes de humedad a partir de la generación M_3 mostraron mayor conductancia estomática y por lo tanto mantuvieron una mayor capacidad fotosintética aun en condiciones limitantes de humedad. Los mecanismos que previenen la pérdida de agua en las plantas, tales como la baja conductancia estomática, pueden limitar el potencial de rendimiento debido a la reducción en los niveles de CO_2 intracelular que trae consigo una menor tasa de fotosíntesis, de esta forma, la selección para bajos valores de Δ puede favorecer a los genotipos menos productivos en condiciones de sequía (Araus *et al.*, 2001). Lo anterior explica el hecho de que las correlaciones entre Δ con el rendimiento de grano y el rendimiento biológico resultaran positivas y de mayor magnitud en Tecámac que en Montecillo. La correlación entre el

contenido de cenizas con Δ fue negativa y significativa únicamente en Tecámac, mientras que la correlación con el rendimiento de grano fue negativa y significativa en los dos ambientes de temporal. Este tipo de correlaciones también han sido reportadas en trigo y cebada, bajo condiciones óptimas y no óptimas (*i.e.* condiciones de temporal). Araus *et al.* (2001) señalan que esto puede ser explicado por el hecho de que el contenido de cenizas, obtenido sobre la base del peso seco de grano, constituye un indicador indirecto de la demanda reproductiva alcanzada por las espigas en la madurez, ya que el peso total de la espiga puede ser visto como el producto de dos de los componentes desarrollados durante la última fase del ciclo de cultivo: número de granos por espiga y peso individual de grano, lo cual implica que cuando las plantas producen mayor cantidad de grano y con mayor peso tendrán en consecuencia menor concentración de cenizas en sus tejidos, puesto que la concentración de cenizas en el grano sigue un patrón que no depende de la conducción del xilema a través de la transpiración como es el caso de los tejidos vegetativos, si no más bien de la translocación de asimilados hacia el grano. Por lo tanto, la selección para bajo contenido de cenizas en el grano puede ser un criterio de selección indirecta para baja Δ y mayor rendimiento de grano. Finalmente, la magnitud relativa de los parámetros genéticos estudiados en este trabajo indican claramente que Δ puede ser considerada como un buen criterio de selección indirecta para mayor rendimiento de grano, ya que presentó menor interacción genotipo x ambiente, mayor heredabilidad y su correlación genética con el rendimiento de grano y otros caracteres determinantes del rendimiento como el rendimiento biológico e índice de cosecha fueron positivas y significativas, lo que concuerda con lo encontrado por Rebetzke *et al.* (2002), quienes señalan que Δ puede ser un criterio de selección más eficiente para mejorar el rendimiento de grano en trigo para ambientes con deficiencias hídricas.

VII CONCLUSIONES GENERALES

La selección visual conducida inicialmente en ambientes con limitaciones de humedad y posteriormente en ambientes menos restrictivos, dentro de un compuesto irradiado de la variedad de trigo Salamanca S-75, produjo mayores avances genéticos para el rendimiento de grano y otros caracteres agronómicos que la selección conducida exclusivamente bajo condiciones limitantes de humedad.

Cuando se incrementa la intensidad del estrés hídrico en los ambientes de evaluación se reduce significativamente la expresión de la varianza genética y la heredabilidad del rendimiento de grano en trigo. No obstante, las predicciones de la eficiencia relativa de la selección indirecta sobre la selección directa indican que cuando la selección y evaluación se hacen en un mismo tipo de ambiente ya sea favorable o desfavorable se obtendrán mayores ganancias genéticas en el rendimiento que a través de la selección indirecta en otro u otros ambientes.

En las dos poblaciones de líneas de trigo evaluadas se presentó variación significativa para la discriminación isotópica de carbono en el grano. Su alta heredabilidad, baja interacción genotipo x ambiente y correlación positiva con el rendimiento de grano, rendimiento biológico e índice de cosecha sugieren que este carácter puede ser un criterio de selección indirecta bastante útil en el mejoramiento genético del trigo para condiciones de temporal.

En el mejoramiento genético del trigo para condiciones de temporal, los ambientes con y sin restricciones de humedad, utilizados durante la selección y en la evaluación final de las líneas permiten ampliar la posibilidad de obtener genotipos con mayor potencial de rendimiento y adaptación a ese tipo de ambientes.

VIII BIBLIOGRAFIA CONSULTADA

- Acevedo, E. and S. Ceccarelli 1989. Role of the physiologist-breeder in a breeding program for drought resistance conditions. In: W.G. Baker (editor) Drought Resistance in Cereals, C.A.B. International, Wallingford, UK. p:117-140.
- Allen, F.L., R.E. Comstock and D.C. Rasmusson. 1978. Optimal environments for yield testing. *Crop Science*. 18:747-751.
- Araus, J. L., T. Amaro, Y. Zuahir and M.M. Nachit. 1997. Effect of leaf structure and water status on carbon isotope discrimination in field-grown durum wheat. *Plant Cell and Environment* 20: 1484-1494.
- Araus, J. L., J. Casadesús, and J. Bort. 2001. Recent tools for the screening of physiological traits determining yield. In: Application of Physiology in wheat Breeding. M P Reynolds, J L Ortiz-Monasterio, and A McNab (eds.) Mexico, D.F., CIMMYT. p:59-77.
- Atlin, G.N. and K.J. Frey. 1989. Predicting the relative effectiveness of direct versus indirect selection for oat yield in three types of stress environments. *Euphytica* 44:137-142.
- Atlin, G.N. and K.J. Frey. 1990. Selecting oats lines for yield in low-productivity environments. *Crop Science* 30:556-561.
- Austin, R.B. 1994. Plant breeding opportunities. In: Physiology and Determination of Crop Yield. Crop Science Society of America. p:567-586.
- Baldocchi, D.D., S.B. Verma, N.J. Rosenberg, B.L. Blad, A. Garay and J.E. Specht. 1983. Leaf pubescence effects on the mass and energy exchange between soybean canopies and the atmosphere. *Agronomy Journal*.75:537-543.
- Bolaños, T. and G.O. Edmeades. 1993a. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize I. Responses in grain yield, biomass and radiation utilization. *Field Crops Research* 31:233-252
- Bolaños, T. and G.O. Edmeades. 1993b. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize II. Responses in reproductive behavior. *Field Crops Research* 31:253-258.
- Boubaker, M. 1997. High vs. Low stress yield test environments for selecting widely adapted spring wheat cultivars. *Tropicultura* 15:18-21.
- Braun, H., W.H. Pfeiffer and W.G. Pollmer. 1992. Environments for selecting widely adapted spring wheat. *Crop Science* 32:1420-1427.

- Blum, A. 1985. Breeding Crop Varieties for Stress Environments. CRC Critical Reviews in Plant Sciences 2:199-237.
- Blum, A. 1988. Plant breeding for stress environments. CRC Press Inc. Boca Raton, Florida, USA. 223 p.
- Blum, A. 1996 Yield potential and drought resistance: are they mutually exclusive? *In: Increasing Yield Potential in Wheat: Breaking the Barriers.* M P Reynolds, S Rajaram, and A. MacNab (eds.). Mexico D.F.CIMMYT p:76-89.
- Blum, A., H. Poyarkova, G. Golan and J. Mayer. 1983a. Chemical desiccation of wheat plants as simulator of post-anthesis stress I. Effects on translocation and kernel growth. *Field Crops Research* 6:51-58.
- Blum, A., J. Mayer, and G. Golan. 1983b. Chemical desiccation of wheat plants as a simulator of post-anthesis stress. II. Relations to drought stress. *Field Crops Research* 6: 149-155.
- Blum A. and Y. Pnuel. 1990. Physiological attributes associated with drought resistance of wheat cultivars in a Mediterranean environment. *Australian Journal of Agricultural Research* 41:799-810
- Blum A., L. Shpiler, G. Golan, J. Mayer and B. Sinmena. 1991. Mass selection of wheat for grain filling without transient photosynthesis. *Euphytica* 54:111-116.
- Byerlee, D. y J. Longmire, 1986. Ventaja comparativa y políticas agrarias de la producción de trigo en zonas irrigadas y de secano en México. El Batán, Texoco, Estado de México, México., Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo, Programa de Economía. 54 p.
- Calhoun, D.S., G. Gebeyehu, A. Miranda, S. Rajaram, and M. van Ginkel 1994. Choosing evaluation environments to increase wheat grain yield under drought conditions. *Crop Science* 34:673-678.
- Ceccarelli, S. 1987. Yield potential and drought tolerance of segregating populations of barley in contrasting environments. *Euphytica* 36:265-273.
- Ceccarelli, S. 1989. Wide adaptation: How wide? *Euphytica* 40: 197-205.
- Ceccarelli, S. 1994. Specific adaptation and breeding for marginal conditions. *Euphytica* 77: 205-219.
- Ceccarelli, S. 1996. Positive interpretation of genotype by environment interactions in relation to sustainability and biodiversity. *In: M.Cooper and G.L. Hammer (eds.) Plant adaptation and Crop Improvement.* CAB International, U.K. p:467-486.

- Ceccarelli, S., S. Grando and H. Hamblim 1992. Relationship between grain yield measured in low- and high-yielding environments. *Euphytica* 64: 49-58.
- Cervantes, S., T. y C.T. Cervantes M. 1996. Selección de líneas de trigo de alto rendimiento a partir de compuestos irradiados. *Agrociencia* 30:509-514.
- Chowdhury, R.K., R.S. Paroda, and B.P. Singh. 1985. Drought resistance in wheat I. Grain yield responses and its correlations with grain. *Genetica Agraria* 39:131-142.
- Christiansen, M.N. 1981. Limitaciones ambientales del planeta en el cultivo de alimentos y fibras. *In: Christiansen, M.N. y C.F. Lewis (eds.) Mejoramiento de plantas en ambientes poco favorables.* México, D.F., México, Limusa. p. 9-22.
- Clark, D.H., D.A. Johnson, K.D. Kephart and N.A. Jackson 1995. Near infrared reflectance spectroscopy estimation of ^{13}C discrimination on forages. *Journal of Range Management* 48:132-136.
- Cockerham, C.C. 1963. Estimation of genetic variance components. *In: W.D. Hanson and H.F. Robinson (Eds.). Statistical Genetics and Plant Breeding,* National Academy of Sciences, National Research Council. U.S.A. p: 53-94.
- Condon A.G., R.A. Richards and G. D. Farquhar. 1987. Carbon isotope discrimination is positively correlated with grain yield and dry matter production in field-grown wheat. *Crop Science* 27: 996-1001.
- Condon, A. G., G. D. Farquhar, and R. Richards 1990. Genotypic variation in carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in wheat. *Leaf gas exchange and whole plant studies.* *Australian Journal of Plant Physiology.* 17:9-22.
- Condon A. G. and R. Richards. 1992. Broad sense heritability and genotype x environment interaction for carbon isotope discrimination in field-grown wheat. *Australian Journal of Agricultural Research.* 43:921-934.
- Condon A.G., R.A. Richards and G. D. Farquhar. 1992. The effect of variation in soil water availability, vapour pressure deficit and nitrogen nutrition on carbon isotope discrimination in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research* 43:95-947.
- Craufurd P.Q., R.B. Austin, E. Acevedo and M.A. Hall. 1991. Carbon isotope discrimination and grain yield in barley. *Field Crops Research* 27: 301-313
- Derza Gaga, B. 2002. Variación en resistencia a sequía y tolerancia a altas temperaturas en trigo. Tesis de Doctor en Ciencias. Programa en Genética, IREGEP, Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 147 p.
- Dhillon, B.S. 2001. Identification of environments suitable for conducting selection. *Indian Journal of Genetics* 61:1-6.

- Ehdaie B., A. E. Hall, G. D. Farquhar, H. T. Nguyen, and J. G. Waines. 1991. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in wheat. *Crop Science* 31:301-313.
- Edhaie B. and J. G. Waines. 1994. Genetic analysis of carbon isotope discrimination and agronomic characters in a bread wheat cross. *Theoretical and Applied Genetics* 88:1023-1028.
- Ehleringer, J.R. 1990. Correlations between carbon isotope discrimination and leaf conductance to water vapour in common beans. *Plant Physiology*. 93:1422-1425.
- Evans, L.T., J. Bingham, P. Jackson and J. Sutherland. 1972. Effects of awns and drought on the supply of photosynthates and its distribution within wheat ears. *Annals of Applied Biology* 70:67-76.
- Evans L.T. and I.F. Wardlaw. 1976. Aspects of comparative physiology of grain yield in cereals. *Advances in Agronomy* 28:301-359.
- Evans, L.T. 1993. *Crop Evolution, Adaptation and Yield*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Falconer, D.S. 1952. The problem of environment and selection. *American Naturalist* 86:293-298.
- Falconer D.S. and T.F.C Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*, 4th Edition. Longman, Harlow, London. pp: 312-334.
- Farquhar G. D. and R. A. Richards 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology* 11:539-552.
- Farquhar, G.D. M.H. O'Leary and J.A. Berry. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 9: 121-137.
- Farquhar, G.D., J.R. Ehleringer and K.T. Hubick. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40: 503-507.
- Fischer, R.A., and R. Maurer. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Australian Journal of Agricultural Research* 29:897-912.
- Fischer, R.A. and J.T. Wood. 1979. Drought resistance in spring wheat cultivars. III. Yield associations with morphophysiological traits. *Australian Journal of Agricultural Research* 30: 1001-1020.
- Fischer, R.A., Edmeades, G.O. and Johnson, E.C. 1989. Selection for the improvement of maize yield under moisture deficits. *Field Crops Research* 22:227-243.

- Frank, A.B., I.M Ray, J.D. Berdahl, and J.F. Karn 1997. Carbon isotope discrimination, ash and canopy temperature in three wheatgrass species. *Crop Science* 37: 1573-1576.
- Frey K.J. 1964. Adaptation reaction of oats strains selected under stress and non-stress environmental conditions. *Crop Science* 4:55-58.
- Gallais, A. 1984. Use of indirect selection in plant breeding. In: *Efficiency of Plant Breeding, Proceedings of the 10th Congress of EUCARPIA*, Wageningen, The Netherlands, 19-24 June, 1983. p:45-60.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de köppen para adaptarlo a las condiciones de la republica mexicana. 4a ed., Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1973.
- Hall, A.E. 2001 *Crop responses to environment* CRC press Inc. Boca Raton, Florida, USA. 232 p.
- Hall A. E., R. A. Richard, A. G. Condon, G. C. Wright, and G. D. Farquhar 1994 Carbon isotope discrimination and plant breeding. *Plant Breeding Reviews* 12:81-113.
- Hallauer, A.R. and J.B. Miranda. 1988. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*, 2nd ed., Iowa State University Press, Ames, Iowa. pp:89-91.
- Hamblin, J., H.M. Fisher and H.I. Ridings. 1980. The choice of locality for plant breeding when selecting for high yield and general adaptation. *Euphytica* 29:161-168.
- Hildebrand, P. 1990. Modified stability analysis and on-farm research to breed specific adaptability for ecological diversity. *In: M. Kang (Ed) Genotype-by-Environment Interaction and Plant Breeding*, , Dept. Agron., Louisiana Agric. Expt Stn., Baton Rouge, U.S.A. pp: 169-180.
- Hohls, T. 2001 Conditions under which selection for mean productivity, tolerance to environmental stress, or stability should be used to improve yield across a range of contrasting environments. *Euphytica* 120: 235-245.
- Hubick, K. and G.D. Farquhar. 1987. Carbon isotope discrimination – selecting for water use efficiency. *The Australian Cotton Grower – August-October, 1987*. Pp. 66-68.
- Hubick, K.T. and –G.D. Farquhar 1989. Carbon isotope discrimination and the ratio of carbon gains to water lost in barley cultivars. *Plant Cell and environment* 12:795-804.
- Huerta E., J y B. Skovmand. 2000. Origen, botánica y taxonomía del trigo. *In: Villaseñor M., H.E. y E. Espitia R. (eds.) El trigo de temporal en México. Libro Técnico Núm. 1.* Chapingo, Estado de México, México, SAGARPA, INIFAP, CIRCE, Campo Experimental Valle de México. p. 25-37.

- Innes, P. and R.D. Blackwell. 1980. Some effects of leaf posture on yield and water economy of winter wheat. *Journal of Agricultural Sciences (Cambridge)* 101:367-376.
- Jackson, P.A. 2001. Directions for physiological research in breeding: Issues from a breeding perspective. *In: Reynolds, M.P., J.I. Ortiz-Monasterio and A. McNab (eds.) Application of Physiology in Wheat Breeding. México, D.F. CIMMYT.* p:11-16.
- Johnson, D.A., R.A. Richards and N.C. Turner 1983. Yield water relations, gas exchange and surface reflectances of near-isogenic wheat lines differing in glaucousness. *Crop Science* 23:318-325.
- Johnson, D.A., K.H. Assay, J.R. Tieszen, J.R. Ehleringer and P.G. Jefferson. 1990. Carbon isotope discrimination potential in screening cool-season grasses for water-limited environments. *Crop Science* 30:338-343.
- Kirigwi, F.M., M. van Ginkel, R. Trethowan, R.G. Sears, S. Rajaram and G.M. Paulsen 2004. Evaluation of selection strategies for wheat adaptation across water regimes. *Euphytica* 135:361-371.
- Laing, D.R. and R.A. Fischer. 1979. Adaptation of semidwarf wheat cultivars to rainfed conditions. *Euphytica* 26:129-139.
- Levitt, J. 1980. *Responses of Plant to Environmental Stresses*. 2nd ed. Academic Press, U.S.A. 497 p.
- Liang, Y.L. and R.A. Richards. (1994) Coleoptile tiller development is associated with faster early vigour in wheat. *Euphytica* 80:119-124.
- López-Castañeda, C., R.A. Richards and G.D. Farquhar. 1995 Variation in early vigor between wheat and barley. *Crop Science* 35:472-479.
- López-Castañeda, C., R.A. Richards and G.D. Farquhar and R.E. Williamson 1996. Seed and seedling characteristics contributing to variation in early vigor among temperate cereals. *Crop Science* 36:1257-1266.
- Ludlow M.M. and R.C. Muchow 1990. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Advances in Agronomy* 43:107-153.
- Mackey, J. and C.O. Qualset. 1986. Conventional methods of wheat breeding. *In: Smith E.L. (ed.) Genetic improvement in yield of wheat. CSSA Special Publication Number 13. Crop Science Society of America, Madison Wisconsin, p. 7-25.*
- Malik T. A., D. Wright, and D. S. Virk 1999 Inheritance of net photosynthesis and transpiration efficiency in spring wheat, *Triticum aestivum* L. under drought. *Plant Breeding* 118:93-95.

- Masle, J., G.D. Farquhar and S.C. Wong. 1992. Transpiration ratio and plant mineral content are related among genotypes of a range of species. *Australian Journal of Plant Physiology* 19: 709-721.
- May, L. and F.L. Milthorpe. 1962. Drought resistance of crops. *Field Crops Abstracts* 15:171-179.
- Mayland, H.F., D.A. Johnson, K.H. Assay and J.J. Read. 1993. Ash, carbon isotope discrimination and silicon as estimators of transpiration efficiency in crested wheatgrass. *Australian Journal of Plant Physiology* 20:361-369.
- Merah O., E. Deleens, and P. Monneveux. 1999. Grain yield, carbon isotope discrimination, mineral and silicon content in durum wheat under different precipitation regimes. *Physiology Plantarum* 107:387-394.
- Merah O., E. Deleens, I. Souyris, and P. Monneveux 2001. Ash content might predict carbon isotope discrimination and grain yield in durum wheat. *New Phytologist* 149:275-282.
- Miralles, D.L., G.A. Slafer and V. Lynch 1997. Rooting patterns in near-isogenic lines of spring wheat for dwarfism. *Plant and Soil* 197: 79-86.
- Misra, S.C., R. Randive, V.S. Rao, M.S. Sheshshayee, R. Serraj, and P. Monneveux. 2006. Relationship between carbon isotope discrimination, ash content and grain yield in wheat in the peninsular zone of India. *Journal of Agronomy and Crop Science* 192:352-362.
- Monneveux, P., M.P. Reynolds, R. Trethowan, H. González-Santoyo, R.J. Peña and F. Zapata. 2005. Relationship between grain yield and carbon isotope discrimination in bread wheat under four water regimes. *European Journal of Agronomy* 22: 231-242.
- Moreno G., R. y H.E. Villaseñor M. 1993. Trigo de temporal. *In: Marquez S., F. (ed.). Producción y genotecnia de plantas autógamias. México, D.F. México, AGT Editor. p. 195-209.*
- Morgan, J.M. 1977. Differences in osmoregulation between wheat genotypes. *Nature (London)* 270: 234-235.
- Morgan, J.M. 1983. Osmoregulation as a selection criterion for drought tolerance in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*. 34: 607-614.
- Morgan, J.M. 1995. Growth and yield of wheat lines with differing osmoregulative capacity at high soil water deficit in seasons of varying evaporative demand. *Field Crops Research* 40:143-152.
- Morgan, J.M. and A.G. Condon. 1986. Water use, grain yield and osmoregulation in wheat. *Australian Journal of Plant Physiology* 13:523-532.

- Morgan, J.M. R.A. Hare and R.J: Fletcher. 1986. Genetic variation in osmoregulation in wheat. *Australian Journal of Plant Physiology* 13: 523-532.
- Morgan, J.M., D.R. Le Cain, T.N. McCaig and J.S. Quick. 1993a. Gas exchange, carbon isotope discrimination and productivity in winter wheat. *Crop Science* 33: 178-186.
- Morgan, J. A, G. Zerbi., M. Martin, and J. S. Quick. 1993b. Carbon isotope discrimination and productivity in winter wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science* 171:289-297.
- Muchow, R.C., G.L. Hammer and R.L. Vanderlip. 1994. Assessing climate risk to sorghum production in water-limited subtropical environments. II. Effects of planting date, soil water at planting, and cultivar phenology. *Field Crops Research* 36: 246-253.
- Muñoz O., A. 2000. Conceptos Básicos de Sequía y Resistencia a Sequía. Notas de los cursos GEN 626 y GEN 627. Especialidad de Genética, Colegio de Posgraduados, Montecillo, México.
- Parlevliet, J.E., A.A. De Haam and J.J.A.M. Schellekens. 1991. Drought Tolerance Research: Possibilities and Constraints. Department of Plant Breeding, Agricultural University Wageningen, The Netherlands. 39 p.
- Passioura, J.B. 1977. Grain yield, harvest index, and water use of wheat. *Journal of Australian Institute of Agricultural Sciences* 43:117-120.
- Passioura, J.B. 1996. Drought and drought tolerance. *Plant Growth Regulation* 20: 79-83.
- Pingali, P.L. (ed.). 1999. CIMMYT 1998-99 World Facts and Trends. Global Wheat Research in Changing World: Challenges and Achievements. México, D.F. Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo. 46 p.
- Poehlman, J. M. and D.A. Sleper. 1995. *Breeding Field Crops*. Fourth edition. Iowa State University Press. Ames, Iowa, USA, p. 259-276.
- Quarrie, S.A. and H.G. Jones. 1977. Effects of abscisic acid and water stress on development and morphology of wheat. *Journal of Experimental Botany* 28: 192-203.
- Quarrie, S.A., J. Stojanovic and S. Pekic. 1999. Improving drought resistance in small-grained cereals: A case study, progress and prospects. *Plant growth regulation* 29:1-21.
- Quisenberry, J.E. 1982. Mejoramiento de plantas para la resistencia a sequía y aprovechamiento del agua. *In: Christiansen, M.N. y C.F. Lewis (eds.) Mejoramiento de plantas en ambientes poco favorables*. México, D.F., México, Limusa. p. 9-22.

- Rajaram, S. 1991. Mejoramiento de trigo para obtener tolerancia a la sequía: Perspectivas y opiniones. *In*: Kohli, M.M. (ed.) Mejoramiento de la resistencia a la sequía en trigo. México D.F., México, Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo. P.149-162.
- Rajaram, S. 1994. Wheat germplasm improvement: Historical perspectives, philosophy, objectives and missions. *In*: Rajaram S. and G.P. Hettel (eds.). Wheat Breeding at CIMMYT. Commemorating 50 years of research in Mexico for global wheat improvement. México, D.F., México. p.1-10.
- Ramage, R.T. 1987. A history of barley breeding methods. *Plant Breeding Reviews* 5:95-138.
- Ray, I.M., M.S. Townsend, C.M. Muncy, and J.A. Henning 1999. Heritabilities of water-use efficiency traits and correlations with agronomic traits in water-stressed alfalfa. *Crop Science* 39:494-498.
- Rebetzke, G. J., A. G. Condon, R. A. Richards, and G. D. Farquhar. 2002. Selection for reduced carbon isotope discrimination increases aerial biomass and grain yield of rainfed bread wheat. *Crop Science* 42:739-745.
- Rebetzke, G. J., A. G. Condon, R. A. Richards, and G. D. Farquhar. 2003. Gene action for leaf conductance in three wheat crosses. *Australian Journal of Agricultural Research* 54:381-387.
- Rebetzke, G.J., R.A. Richards, A.G. Condon and G.D. Farquhar. 2006. Inheritance of carbon isotope discrimination in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* 150:97-106.
- Reynolds, M.P., S. Rajaram and K.D. Sayre. 1999. Physiological and genetic changes of irrigated wheat in the post-green revolution period and approaches for meeting projected global demand. *Crop Science* 39:1611-1621.
- Reynolds, M.P., R.M. Trethowan, M. van Ginkel and S. Rajaram. 2001. Introduction. *In*: Reynolds, M.P., J.I. Ortiz-Monasterio and A. McNab (eds.) *Application of Physiology in Wheat Breeding*. México, D.F. CIMMYT. p: 2-10.
- Richards, R.A. 1982. Breeding and selection for drought resistance in wheat. *In*: *Drought resistance in crops, with emphasis on rice*. IRRI, Manila Philippines. p. 303-316.
- Richards, R. A. 1984. Glaucousness in wheat, its effect on yield and related characteristics in dryland environments, and its control by minor genes. *In*: *Proceedings 6th International Wheat Genetics Symposium, Kyoto, Japan*, p: 447-451.
- Richards, R.A. 1987. Physiology and the breeding of winter-grown cereals for dry areas. *In*: Srivastava J., E. Porceddu, E. Acevedo and S. Barma (eds.). *Drought Tolerance in Winter Wheats*. Chichester, England. Wiley. p: 133-149.

- Richards, R.A. 1991. Crop improvement for temperate Australia: future opportunities. *Field Crops Research* 26:141-169.
- Richards, R.A. 1996. Defining selection criteria to improve yield under drought. *Plant Growth Regulation* 20: 157-166.
- Richards, R.A. and J.B. Passioura. 1981a. Seminal root morphology and water use of wheat I. Environmental effects. *Crop Science* 21: 249-252.
- Richards, R.A. and J.B. Passioura. 1981b. Seminal root morphology and water use of wheat II. Genetic variation. *Crop Science* 21: 243-255.
- Richards, R.A. and J.B. Passioura. 1989. A breeding program to reduce the diameter of the major xylem vessel in the seminal roots of wheat and its effect on grain yield in rain-fed environments. *Australian Journal of Agricultural Research*. 40: 943-950.
- Richards, R.A. and A. Condon. 1993. Challenges ahead in using carbon isotope discrimination in plant breeding programs. *In: Ehlinger, J.R., A. Hall, G.D. Farquhar (eds.) Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*. Academic Press, San Diego, CA, p. 451-462.
- Richards, R.A., H.M. Rawson and D.A. Johnson. 1986. Glauousness in wheat: its development, and effect on water-use efficiency, gas exchange and photosynthetic tissue temperatures. *Australian Journal of Plant Physiology* 13: 465-473.
- Richards, R.A., G.J. Rebetzke and A.G. Condon 1998. Genetic improvement of water-use efficiency and yield of dryland wheat. *In: Proceedings 9th International Wheat Genetics Symposium*. Saskatoon, Canada, Volume I, p: 57-60.
- Richards, R.A., A.G. Condon and G.J. Rebetzke 2001. Traits to improve yield in dry environments. *In: Reynolds, M.P., J.I. Ortiz-Monasterio and A. McNab (eds.) Application of Physiology in Wheat Breeding*. México, D.F. CIMMYT. p: 88-100.
- Richards, R.A., G.J. Rebetzke, A.G. Condon and A. van Herwarden, 2002. Breeding for greater water use efficiency in wheat. *Crop Science* 42: 111-121.
- Robertson, A. 1959. The sampling variance of the genetic correlation coefficient. *Biometrics* 15: 469-485.
- Romagosa, I. and J.L. Araus. 1991. Genotype-environment interaction for grain yield and ¹³C discrimination in barley. *Barley Genetics* VI:563-567.
- Rosenow, D.T., J.E. Quisenberry, C.W. Wendt and L.E. Clark. 1983. Drought tolerant sorghum and cotton germplasm. *In: Stone, J.F. and W.O. Willis (eds.) Plant*

Production and Management under Drought Conditions. Amsterdam, Elsevier p:207-222.

Rossielle, A.A. and J. Hamblin. 1981. Theoretical aspects of selection for yield in stress and non-stress environments. *Crop Science* 21: 943-946.

SAS Institute. 1990. SAS/STAT User's Guide, Version 6.12 4th Edition. SAS Institute, Inc. Cary NC, USA. 479 p.

Sayre, K., E. Acevedo and R.B. Austin. 1995. Carbon isotope discrimination and grain yield for three bread wheat germplasm groups grown at different levels of water stress. *Field Crops Research* 41: 45-54.

Segovia L., A., L.M. Serrano C., J.D. Molina G., e I. Benitez R. 1991. Comparación de ambientes de selección en trigo (*Triticum aestivum*). *Agrociencia serie Fitociencia* 2(2):53-67.

Sharma, R.C. 1993. Selection for biomass yield in wheat. *Euphytica* 70:35-42.

Simmonds, N.W. 1991. Selection for local adaptation in a plant breeding programme. *Theoretical and Applied Genetics* 82: 363-367.

Sinebo W.R. Gretzmacher and A. Edelbauer. 2002 Environment of selection for grain yield in low fertilizer input barley. *Field Crops Research* 74:151-162.

Slafer, G.A. and H.M. Rawson 1994. Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: a re-examination of some assumptions made by physiologists and modelers. *Australian Journal of Plant Physiology*. 21:393-426.

Tsialtas, J.T., M. Kassioumi and D. Veresolou. 2002. Evaluating leaf ash content and potassium concentration as surrogates of carbon isotope discrimination in grassland species. *Journal of Agronomy and Crop Science* 188:168-175.

Turner, N.C. 1993. Water use efficiency of crop plants: Potential for improvement. In: Buxton D.R. (ed.) *International Crop Science I*. Madison, Wisconsin, Crop Science Society of America. p. 75-82.

Ud-Din N., B.F. Carver and A.C. Clutter. 1992. Genetic analysis and selection for wheat yield in drought-stressed and irrigated environments. *Euphytica* 62:89-96.

Van Ginkel M. 1994. Breeding bread wheat for yield under drought conditions. In: Rajaram, S. and G.P. Hettel (eds.) *Wheat breeding at CIMMYT. Commemorating 50 years of research in Mexico for global wheat improvement*. México, D.F., Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo. p.22-28.

- Van Ginkel M., D.S. Calhoun, G. Gebeyehu, A. Miranda, C. Tianyou, R.P. Lara, R. M. Trethowan, K. Sayre, J. Crossa, and S. Rajaram, 1998. Plant traits related to yield of wheat in early, late, or continuous drought conditions. *Euphytica* 100: 109-121.
- Villaseñor M., H.E. 2000. Importancia del trigo. *In*: Villaseñor M., H.E. y E. Espitia R. (eds.) El trigo de temporal en México. Libro Técnico Núm. 1. Chapingo, Estado de México, México, SAGARPA, INIFAP, CIRCE, Campo Experimental Valle de México. 315 p
- Villaseñor M., H.E. y E. Espitia R. 1994 La producción de trigo y la investigación en México. *In*: Bauer, M., I. Chong, E. Moreno, J. Quintanilla y F. Torres. (eds.) “Foro de Consulta Permanente. El Agua y la Energía en la Cadena Alimentaria”. México, D.F., México. Universidad Nacional Autónoma de México. p. 91-104.
- Villaseñor M., H.E. y E. Espitia R. 2000a. Características de las áreas productoras de trigo de temporal: problemática y condiciones de producción. *In*: Villaseñor M., H.E. y E. Espitia R. (eds.) El trigo de temporal en México. Libro Técnico Núm. 1. Chapingo, Estado de México, México, SAGARPA, INIFAP, CIRCE, Campo Experimental Valle de México. p. 53-84.
- Villaseñor M., H.E. y E. Espitia R. 2000b. Variedades de trigo recomendadas para siembras de temporal en México. *In*: Villaseñor M., H.E. y E. Espitia R. (eds.) El trigo de temporal en México. Libro Técnico Núm. 1. Chapingo, Estado de México, México, SAGARPA, INIFAP, CIRCE, Campo Experimental Valle de México. p. 151-176.
- Villaseñor M., H.E. y E. Espitia R. 2000c. Mejoramiento genético de trigo para temporal *In*: Villaseñor M., H.E. y E. Espitia R. (eds.) El trigo de temporal en México. Libro Técnico Núm. 1. Chapingo, Estado de México, México, SAGARPA, INIFAP, CIRCE, Campo Experimental Valle de México. p. 99-122.
- Wilhite D. 1997. Improving Drought Management in the West. (Report to the Western Water Policy Review Advisory Commission). National Drought Mitigation Center, University of Nebraska. p: 1-4.
- Wright G.C., R.C. Nageswara R., and G.D. Farquhar. 1994. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in peanut under water deficit conditions. *Crop Science* 34: 92-97.
- Zavala-García F., P.J. Bramel-Cox, J.D. Eastin, M.D. Witt and D.J. Andrews. 1992. Increasing the efficiency of crop selection for unpredictable environments. *Crop Science* 32:51-57.