



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
GENÉTICA

CARACTERIZACIÓN GENÉTICA Y APROVECHAMIENTO DE LÍNEAS ENDOGÁMICAS PARA LA PRODUCCIÓN DE MAÍZ EN LOS VALLES ALTOS DEL CENTRO DE MÉXICO

FRANCISCO JAVIER SÁNCHEZ RAMÍREZ

T E S I S

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:**

D O C T O R E N C I E N C I A S

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

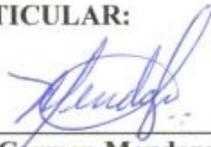
2016

La presente tesis titulada “**CARACTERIZACIÓN GENÉTICA Y APROVECHAMIENTO DE LÍNEAS PARA LA PRODUCCIÓN DE MAÍZ EN LOS VALLES ALTOS DEL CENTRO DE MÉXICO**”, realizada por el alumno: **FRANCISCO JAVIER SÁNCHEZ RAMÍREZ**, 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
ESPECIALISTA EN
RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
GENÉTICA

CONSEJO PARTICULAR:

CONSEJERO



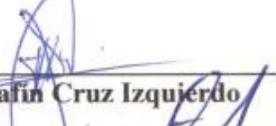
Dra. Ma. del Carmen Mendoza Castillo

ASESOR



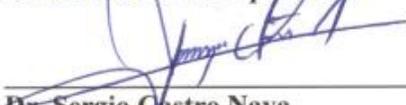
Dr. Fernando Castillo González

ASESOR



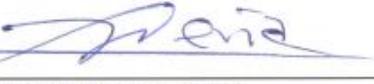
Dr. Serafin Cruz Izquierdo

ASESOR



Dr. Sergio Castro Nava

ASESOR



Dr. Aureliano Peña Lomeli

ASESOR

Dr. José D. Molina Galán †

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Julio de 2016

Prólogo

La presente tesis, relativa al proyecto de investigación doctoral realizado en el Programa de Recursos Genéticos y Productividad-Genética, muestra a través de cinco capítulos la valoración del potencial genético y uso de dos grupos de líneas endogámicas (i: para riego; ii: para riego y temporal) a través de cruzamientos, tanto con probadores para formar mestizos, como entre líneas de aptitud combinatoria alta, es decir, a través de cruza simples, que permitieron determinar algunas de sus componentes genéticas así como la identificación de híbridos con potencial de rendimiento superior o alguna otra característica de interés que permita mejorar la producción de maíz en los Valles Altos del Centro México.

El primer capítulo presenta de manera generalizada la situación actual del maíz, como especie y como cultivo; principalmente se hace referencia a la utilidad y los resultados del sistema de mejoramiento por hibridación; en este mismo apartado se muestran los objetivos e hipótesis que direccionaron el desarrollo de la investigación.

El capítulo dos trata sobre la determinación de la aptitud combinatoria de las líneas mediante la selección integral (diferentes características de importancia para el mejoramiento) realizada mediante el análisis de componentes principales. En esta sección, los dos grupos de líneas endogámicas se tratan dentro de un mismo apartado.

El capítulo tres versa sobre el estudio de la aptitud combinatoria a través del esquema de cruza dialélicas; en este caso, cada grupo de líneas es analizado por separado, aunque, bajo el mismo sistema: la aptitud combinatoria general y efectos maternos de las líneas, y los efectos de aptitud combinatoria específica y los efectos recíprocos de las cruza simples respectivas; se analiza también la estructura genética de las cruza con rendimiento superior e inferior, y se determina el mejor uso las primeras, dependiendo de la predominancia de los efectos aditivos o no aditivos.

El capítulo cuatro busca identificar a través del estudio de la estabilidad fenotípica del rendimiento de grano a aquellas cruza simples con rendimiento superior; en este estudio se emplea una descripción del comportamiento de las líneas y las cruza simples a través del valor medio de cada genotipo y un orden numérico, el cual es contrastado con la estabilidad obtenida mediante los modelos AMMI y GGE.

La discusión general, donde se abordan los principales resultados de la investigación se presenta en el capítulo cinco, seguida de las conclusiones generales.

Este documento puede considerarse una guía básica para futuros estudios sobre hibridación, y un punto de comparación con respecto a los trabajos de mejoramiento en maíz obtenidos por otros autores dentro del área de los Valles Altos del Centro de México.

CARACTERIZACIÓN GENÉTICA Y APROVECHAMIENTO DE LÍNEAS ENDOGÁMICAS PARA LA PRODUCCIÓN DE MAÍZ EN LOS VALLES ALTOS DEL CENTRO DE MÉXICO

Francisco Javier Sánchez Ramírez Dr.

Colegio de Postgraduados, 2016

RESUMEN

La valoración del potencial genético de dos grupos de líneas endogámicas se realizó con el objetivo de desarrollar estrategias de mejoramiento genético y con la finalidad de beneficiar la producción de maíz en los Valles Altos del Centro de México. La discriminación de las líneas se realizó mediante prueba de mestizos con 20 líneas para riego (MtzRgo) y 34 líneas para riego y temporal (MtzRyT). La aptitud combinatoria de las líneas se determinó con el comportamiento de la craza (línea x probador); esta determinación se realizó con el análisis de componentes principales y la dispersión gráfica, que permitió simplificar la selección integral de las líneas. Para estudiar los efectos maternos, determinar los efectos genéticos en las cruzas en la valoración del potencial genético de éstas, se evaluaron las combinaciones simples posibles entre las líneas sobresalientes en la prueba de mestizos de cada grupo. El rendimiento de grano de las líneas fue destacado: 5.6 t ha⁻¹; tres de estas (L5, L6 y L8) presentaron ACG alta. Dos líneas fueron sobresalientes como progenitores de cruzas superiores: L8, la cual participó en siete de las diez mejores cruzas; en seis de ellos como hembra y L10, que formó parte de seis de las diez cruzas superiores; esta línea fue progenitora en la craza de rendimiento superior en cada localidad. Para las líneas de riego y temporal, la varianza del rendimiento estuvo constituida por 50 % de *ACE*, 38 % de *ACG*, 7 % de *ERec* y 5 % de *EMat*. Los efectos maternos fueron no significativos y por lo tanto, el rendimiento estuvo determinado principalmente por herencia nuclear. En la determinación de la ACG de las líneas de este grupo, sólo una mostró ACG alta en las diferentes localidades. La interacción

localidades líneas provocó incertidumbre en la selección y clasificación de la ACG de las líneas, lo cual supone una limitante para el mejoramiento y el avance genético. Diferentes cruzas por localidad expresaron el máximo rendimiento, denotando la presencia de interacción genotipo ambiente. Las cruzas con líneas de ACG alta presentaron expresión superior del rendimiento. Con base en la estructura genética, para ambos grupos (riego y riego y temporal) se encontró que las cruzas superiores sólo pueden ser empleadas como híbridos, dada la predominancia de los efectos no-aditivos. Finalmente, a través de las diferentes pruebas desarrolladas y acorde a los resultados obtenidos, se demostró que las líneas estudiadas y sus cruzas, poseen el potencial genético para incidir en la producción de maíz a corto, mediano y largo plazo en los Valles Altos del Centro de México.

Palabras clave: *Zea mays* L., líneas endogámicas, cruzas simples, caracterización genética, Valles Altos del Centro de México.

GENETIC CHARACTERIZATION AND USE OF INBRED LINES FOR MAIZE PRODUCTION IN THE CENTRAL HIGH VALLEYS OF MEXICO

**Francisco Javier Sánchez Ramírez Dr.
Colegio de Postgraduados, 2016**

ABSTRACT

The genetic characterization of two groups of inbred lines was performed with the objective to develop strategies to seize and improve (by plant breeding) the corn production in the High Valleys of Mexico. First, the inbred lines were selected by topcrosses: 20 inbred lines for optimal water conditions (MtzRgo) and 34 inbred lines for dryland conditions (MtzRyT). The inbred lines general combining ability (GCA) was determined by means of topcrosses (inbred line x tester). Then, by principal components analysis and scatter plot the GCA was evaluated; the analyses allowed to simplify a more comprehensive inbred lines selection. For studying the maternal effects, determine the crosses genic action and identify their genetic potential, the single crosses of the possible combinations among 10 outstanding inbred lines of the topcrosses from each group were tested. The inbred lines phenotypic expression (grain yield) was outstanding: 5.6 t ha⁻¹. Three inbred lines (L5, L6 and L8) had high GCA in all the testing locations. Two inbred lines were outstanding as parents of superior crosses: L8, was parent in seven of the top ten crosses; in six of them as female. The inbred line L10, was a parent in six of the top ten crosses, moreover, it was a parent of single crosses that had the highest yield in each location. For the lines of MtzRyT, the yield variance was constituted by 50 % of SCA, 38 % of GCA, 7 % RecE and 5 % MatE. The maternal effects were not significant thus, the grain yield was determined by nuclear heritability. On the GCA determination of this group of inbred lines, just one showed high GCA in each location. The

location inbred lines interaction caused uncertainty in the selection and classification of the inbred lines GCA; this situation represents a limitation for plant breeding and for the genetic gain. Different crosses in each location had a highest grain yield, indicating the effect of environment genotype interaction. The crosses of high GCA inbred lines had a superior behavior for grain yield. Based on the genetic structure of both inbred lines groups (MtZRgo and MtzRyT) it was found out that only the outstanding crosses might be used as hybrids, since non-additive effects were predominant. Finally, throughout different tests, the results proved that the inbred lines and their crosses have the genetic potential to influence positively the maize production in the High Valleys of Mexico in the short, medium and long term.

Keywords: *Zea mays* L., inbred lines, single crosses, genetic characterization, High Valleys of Mexico.

AGRADECIMIENTOS

A la sociedad mexicana, que con su trabajo diario permite que el **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología** financie la formación académica y profesional de postgraduados, como es mi caso, para contribuir al desarrollo del país.

Al **Colegio de Postgraduados**, por su invaluable apoyo no solo por la obtención del Doctorado, también por mi desarrollo humano.

Al **Programa de Recursos Genéticos y Productividad-Genética**, por permitirme el desarrollo personal y profesional en el área del conocimiento deseada.

A los integrantes del **consejo particular**:

A la **Dra. Ma. del Carmen Mendoza Castillo**, por la dirección, apoyo constante y valiosas enseñanzas, motivación y estímulo durante el desarrollo del presente proyecto.

Al **Dr. Fernando Castillo González**, por el apoyo brindado durante mi estancia en el postgrado, mi formación profesional y humana.

Al **Dr. Serafín Cruz Izquierdo**, por el apoyo y consejos durante mi desarrollo académico y humano.

Al **Dr. Sergio Castro Nava**, por el apoyo incondicional y desinteresado durante mi desarrollo personal y humano.

Al **Dr. Aureliano Peña Lomelí**, por el apoyo y consejos brindados en la revisión del presente documento y la disponibilidad en la colaboración de este proyecto.

Al **Dr. Ignacio Benítez Riquelme**, por los consejos y la disponibilidad a participar en este proyecto.

Finalmente agradezco a todas aquellas personas que con su apoyo de diferentes formas hicieron posible la culminación de este proyecto especialmente mi incondicional compañera ... **Gaby**.

Sinceramente agradecido, Javier.

DEDICATORIA

A los maiceros de México,

A quienes lo cultivan,

A quienes lo mejoran,

A quienes lo protegen,

A quienes lo conservan,

A quienes lo promueven,

A quienes lo han adoptado como forma de vida.

CONTENIDO

	PÁG.
<u>ÍNDICE DE CUADROS</u>	xiii
<u>ÍNDICE DE FIGURAS</u>	xvi
<u>CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL</u>	1
<u>OBJETIVOS</u>	9
<u>HIPÓTESIS</u>	9
<u>LITERATURA CITADA</u>	10
<u>CAPÍTULO II. SELECCIÓN DE LÍNEAS ENDÓGAMICAS DE MAÍZ PARA DIFERENTES CONDICIONES DE PRODUCCIÓN MEDIANTE ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES</u>	13
<u>RESUMEN</u>	13
<u>INTRODUCCIÓN</u>	14
<u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	16
<u>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</u>	20
<u>CONCLUSIONES</u>	34
<u>LITERATURA CITADA</u>	35
<u>CAPÍTULO III. ESTUDIO DE LA APTITUD COMBINATORIA</u>	37
<u>III.1 APTITUD COMBINATORIA DE LÍNEAS DE MAÍZ EVALUADA MEDIANTE CRUZAS DIALÉLICAS EN LOS VALLES ALTOS DEL CENTRO DE MÉXICO-GRUPO RIEGO</u>	37
<u>RESUMEN</u>	37

<u>SUMMARY</u>	38
<u>INTRODUCCIÓN</u>	39
<u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	41
<u>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</u>	44
<u>CONCLUSIONES</u>	55
<u>LITERATURA CITADA</u>	56
<u>III.2</u> APTITUD COMBINATORIA DE LÍNEAS ENDOGÁMICAS MEDIANTE UN DIALÉLICO COMPLETO EN LOS VALLES ALTOS DE MÉXICO- GRUPO RIEGO Y TEMPORAL.....	58
<u>RESUMEN</u>	58
<u>SUMMARY</u>	59
<u>INTRODUCCIÓN</u>	60
<u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	62
<u>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</u>	65
<u>CONCLUSIONES</u>	78
<u>LITERATURA CITADA</u>	79
<u>CAPÍTULO IV.</u> EVALUACIÓN DE LA ESTABILIDAD FENOTÍPICA.....	82
<u>IV.1</u> ESTABILIDAD DE CRUZAS SIMPLES DE MAÍZ PARA LOS VALLES ALTOS DEL CENTRO DE MÉXICO.....	82
<u>RESUMEN</u>	82
<u>SUMMARY</u>	83
<u>INTRODUCCIÓN</u>	84
<u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	86
<u>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</u>	88

<u>CONCLUSIONES</u>	105
<u>LITERATURA CITADA</u>	106
<u>CAPÍTULO V. DISCUSIÓN GENERAL</u>	108
<u>LITERATURA CITADA</u>	129
<u>CAPÍTULO VI. CONCLUSIONES GENERALES</u>	134

ÍNDICE DE CUADROS

II. SELECCIÓN DE LÍNEAS ENDÓGAMICAS DE MAÍZ PARA DIFERENTES CONDICIONES DE PRODUCCIÓN MEDIANTE ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

Cuadro 1. Cuadrados medios del análisis de varianza combinado para los mestizos de riego y de riego-temporal, Montecillo, Edo. Méx. y Mixquiahuala, Hgo. 2012.....21

Cuadro 2. Estructura del análisis de componentes principales para la selección de líneas desarrolladas para diferentes condiciones de producción, a través de mestizos. Montecillo, Edo. de Méx. Mixquiahuala, Hgo. 2012.....23

Cuadro 3. Valores medios de mestizos con líneas para riego, de alto y bajo rendimiento, del probador y de los testigos evaluados. Montecillo, Edo. de Méx. Mixquiahuala, Hgo. 2012.....27

Cuadro 4. Valores medios de mestizos con líneas para riego, de alto y bajo rendimiento, del probador y de los testigos evaluados. Montecillo, Edo. de Méx. Mixquiahuala, Hgo. 2012.....29

III.1 APTITUD COMBINATORIA DE LÍNEAS DE MAÍZ EVALUADA MEDIANTE CRUZAS DIALÉLICAS EN LOS VALLES ALTOS DEL CENTRO DE MÉXICO-GRUPO RIEGO

Cuadro 1. Características de los sitios de evaluación empleados en el estudio de las cruas dialélicas.....41

Cuadro 2. Cuadrados medios del análisis de varianza combinado para el rendimiento de grano y las tres variables de mayor correlación con este en un sistema de cruzas dialélicas completo.....45

Cuadro 3. Rendimiento de grano y efecto de aptitud combinatoria general de las líneas progenitoras en tres localidades de los Valles Altos del Centro de México.....48

Cuadro 4. Rendimiento de grano y efecto de aptitud combinatoria específica en los diez cruzamientos de mayor y los cinco de menor rendimiento de grano en cada localidad de estudio.....52

Cuadro 5. Estructura genética de los cuatro cruzamientos de rendimiento de grano mayor y el de menor para cada localidad estudiada.54

III.2 APTITUD COMBINATORIA DE LÍNEAS ENDOGÁMICAS MEDIANTE UN DIALÉLICO COMPLETO EN LOS VALLES ALTOS DE MÉXICO-GRUPO RIEGO Y TEMPORAL

Cuadro 1. Características climatológicas y del experimento en los sitios de evaluación empleados para el sistema dialélico.62

Cuadro 2. Cuadrados medios del análisis de varianza combinado para el rendimiento de grano y cuatro componentes de éste en un sistema de cruzas dialélicas completo desarrollado con líneas para producción en riego o temporal en los Valles Altos del Centro de México.....66

<u>Cuadro 3.</u> Rendimiento de grano y efectos de aptitud combinatoria general (g_i) de diez líneas en tres localidades de los Valles Altos del Centro de México.....	69
<u>Cuadro 4.</u> Efecto de aptitud combinatoria específica de las diez cruzas de mayor y las cinco de menor rendimiento de grano en tres localidades de los Valles Altos de México.....	72
<u>Cuadro 5.</u> Estructura genética de las cuatro cruzas de rendimiento de grano mayo y la de menor en tres localidades de los Valles Altos de México.....	77

IV.1 ESTABILIDAD DE CRUZAS SIMPLES DE MAÍZ PARA LOS VALLES ALTOS DEL CENTRO DE MÉXICO

<u>Cuadro 1.</u> Rendimiento de grano y orden numérico de las líneas en tres localidades de los Valles Altos del Centro de México.....	89
<u>Cuadro 2.</u> Suma de cuadrados del análisis de varianza AMMI del rendimiento de grano de las líneas y sus cruzas simples evaluadas en tres localidades de los Valles Altos del Centro de México.....	91
<u>Cuadro 3.</u> Rendimiento de grano y orden numérico de 22 cruzas simples y 6 testigos sobresalientes por su estabilidad o adaptabilidad en tres localidades de los Valles Altos del Centro de México.....	98

ÍNDICE DE FIGURAS

II. SELECCIÓN DE LÍNEAS ENDÓGAMICAS DE MAÍZ PARA DIFERENTES CONDICIONES DE PRODUCCIÓN MEDIANTE ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

Figura 1. Dispersión de los mestizos y testigos en el plano determinado por los dos primeros componentes principales y la estructura de la correlación para el grupo de mestizos para condiciones de riego. Montecillo, Edo de Méx. Mixquiahuala, Hgo. 2012.....25

Figura 2. Dispersión de los mestizos y testigos en el plano determinado por los dos primeros componentes principales y la estructura de la correlación para el grupo de mestizos para condiciones de riego y temporal. Montecillo, Edo de Méx. Mixquiahuala, Hgo. 2012.....26

IV.1 ESTABILIDAD DE CRUZAS SIMPLES DE MAÍZ PARA LOS VALLES ALTOS DEL CENTRO DE MÉXICO

Figura 1. A) AMMI1: Representación gráfica del CP1 y el rendimiento de grano ($t\ ha^{-1}$) promedio de diez líneas y tres localidades de los Valles Altos del Centro de México, B) AMMI2: Representación, a través del CP1 y CP2, de la interacción líneas por localidades.....93

Figura 2. Representación gráfica del rendimiento medio ambiental (RMA) y el genotipo ideal (GI) de las líneas en tres localidades de los Valles Altos del Centro de México con base en el modelo GGE.....95

Figura 3. A) AMMI1: Representación gráfica del CP1 y el rendimiento de grano ($t\ ha^{-1}$). B) AMMI2: Representación gráfica del CP1 y CP2 para cruzas + testigos en tres localidades de los Valles Altos del Centro de México.....101

Figura 4. A) Evaluación de la adaptación de las cruzas mediante el modelo GGE. B) Estabilidad fenotípica determinada mediante el rendimiento medio ambiental (RMA) y el genotipo ideal (GI) en tres localidades de los Valles Altos del Centro de México.....103

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

En México, el maíz es el cultivo de mayor importancia; es básico en la alimentación de la sociedad y se cultiva en las muy diversas condiciones agroclimáticas del territorio nacional. La orografía, la ubicación geográfica y la selección que hacen los productores, de acuerdo a sus usos y costumbres, han contribuido al desarrollo de la mayor diversidad genética de este cereal; en la actualidad se reconoce a México como centro de origen, de domesticación y diversificación de este importante grano.

El cultivo de maíz se practica bajo condiciones de riego, de humedad residual y/o temporal (secano), en diversos sistemas de producción que se determinan de acuerdo a las condiciones agroclimáticas, orográficas, económicas, culturales, etc., con que cuente el productor. Este grano se cultiva en cada una de las entidades del país; sin embargo, son sólo siete las que concentran 65 % de la producción nacional. El principal estado productor es Sinaloa con 16.5 % del total nacional, seguido por Jalisco, Michoacán, Edo. de México, Chiapas, Guerrero y Veracruz.

La superficie nacional cultivada con este cereal, principalmente con grano blanco (94 %, SIAP, 2012) oscila alrededor de 7.5 millones de hectáreas que representan 39 % de la superficie agrícola nacional (Luna *et al.*, 2012), de las cuales 6.2 millones de hectáreas se siembran en condiciones de temporal y 1.3 millones bajo riego; en temporal se produce un rendimiento por hectárea promedio de 2.2 toneladas, y aporta 40 % de la producción, rendimiento que contrasta con 7.5 t ha⁻¹ en condiciones de riego. Ambas regiones contabilizan un total aproximado de 21 millones de toneladas de producción nacional. No obstante, dada la superficie sembrada se ha estimado que el potencial de producción nacional es de 52 millones de toneladas, mediante el mejor

aprovechamiento de los potenciales genéticos del maíz y del ambiente; esta producción potencial 50 % es factible de lograr en el corto plazo (3-6 años), sin que se incremente la superficie ni se usen variedades transgénicas (Turrent-Fernández, 2009). Actualmente la producción de maíz es insuficiente para abastecer la demanda nacional, por lo cual las importaciones se han vuelto una constante desde la década de los 1980's, tales importaciones son principalmente de grano amarillo, para la alimentación animal y la industria.

En los países desarrollados, el maíz se cultiva por intereses comerciales y se establece en las mejores condiciones de producción. En México, aunque existen unidades de producción de este tipo, la mayor parte de las áreas de cultivo presentan condiciones restrictivas en al menos un componente del sistema; al respecto, Turrent-Fernández (2009) considera que la adopción de mejores tecnologías es un requisito fundamental para incrementar la producción. Con relación al uso de tecnología, específicamente del germoplasma, Copeland y McDonald (2001) mencionan que uno de los medios para incrementar el rendimiento y la calidad de las cosechas puede lograrse mediante la adopción de semillas mejoradas, cuyo uso actual en México se estima en 30 % del área cultivada con este grano (Luna *et al.*, 2012 y Espinosa *et al.*, 2003).

En la actualidad, el comercio mundial de semillas mejoradas se encuentra controlado por un limitado número de empresas, lo cual les permite determinar los precios, subyugar a la competencia y garantizar su predominio. Tal es el caso de México, cuyas semillas mejoradas son abastecidas hasta en 95 % por empresas transnacionales; no obstante, el mejoramiento genético de maíz en México ha sido realizado por instituciones públicas, como el Colegio de Postgraduados, cuyo objetivo ha sido atender principalmente la agricultura tradicional; estas condiciones son económicamente poco atractivas para las empresas transnacionales y donde aún no se ha

aprovechado el máximo potencial de producción, En esta área se concentra la mayor diversidad genética con poblaciones de alta adaptación específica.

El mejoramiento genético convencional de maíz se basa en dos sistemas básicos: la selección y la hibridación, los cuales aprovechan los efectos génicos aditivos y los no aditivos (dominancia y epistasis). En maíz, los objetivos de la mejora genética han estado predominantemente basados en optimizar el rendimiento de grano, lo cual ha tenido que complementarse con resistencias a factores bióticos y abióticos.

De acuerdo con Márquez (1988), con la hibridación se aprovecha la expresión de la generación F_1 proveniente del cruzamiento de dos progenitores (líneas endogámicas); este método ha permitido elevar la producción en la mayoría de los cultivos, tales como el maíz, con aplicación más generalizada en los países desarrollados.

En un programa de mejoramiento genético por hibridación, el desarrollo de líneas endogámicas a través de varias generaciones de autofecundación representa la primera etapa; lo cual debe estar basado en un esquema de selección y/o identificación de los progenitores que permitan la expresión superior, con respecto a los híbridos ya existentes para el carácter o caracteres de interés.

Para la selección de progenitores se realiza la selección con base en la aptitud combinatoria mediante cruzamientos de prueba. Allard (1960) propuso la prueba de pro genie, en la cual se valora a un genotipo por el comportamiento de su descendencia, enmarcado en un sistema definido de cruzamientos. Jugenheimer (1981) consideró que las líneas podrían valorarse mejor con base al desempeño medio de las cruas en las cuales interviene el mismo progenitor; sin embargo, el gran número de híbridos posibles, formados con relativamente pocas líneas, condujo al desarrollo de metodologías más simples. Jones (1922) fue el primero en reportar resultados sobre el desempeño

relativo de los mestizos; Davis (1927, citado por Jugenheimer, 1981) usó mestizos para estimar la aptitud combinatoria de líneas S_2 . Jenkins y Brunson (1932) reportaron la efectividad del uso de la prueba de mestizos, la cual fue adoptada ampliamente en los programas de mejoramiento, donde Hallauer y Miranda (1981) señalaron la necesidad de determinar al probador que permita la discriminación adecuada entre los genotipos, para los propósitos de la selección. De acuerdo con Jugenheimer (1981) la prueba de mestizos es un método eficiente para la evaluación preliminar de un gran número de líneas, de manera que pueden eliminarse hasta 50 % o más de éstas, lo que evita producir y evaluar un gran número de combinaciones improductivas en etapas posteriores y disminuir costos.

Sprague y Tatum (1942), al determinar la aptitud combinatoria en un esquema de cruzas simples, la dividieron en efectos de aptitud combinatoria general (ACG) y de aptitud combinatoria específica (ACE), definiendo a la primera como el comportamiento promedio de una línea en combinaciones híbridas, determinado principalmente por efectos aditivos; mientras que a la ACE la definen como la capacidad en la que cierta combinación expresa mejor o peor comportamiento, sobre la base de la expresión promedio de las líneas que forman el cruzamiento, la cual se atribuye a los efectos de interacción no-aditiva (dominancia y epistasis).

Un esquema comúnmente empleado en la valoración de progenitores es el de cruzas dialélicas, el cual consiste en realizar las cruzas simples posibles entre un conjunto de líneas; de acuerdo con Martínez (1983) este sistema se puede emplear para estimar las componentes de la variación genética si el modelo es aleatorio, o los efectos si el modelo es fijo. Las cruzas dialélicas constituyen un procedimiento básico de investigación en la genética de plantas (Hallauer y Miranda, 1981). Su interpretación se basa en los conceptos de aptitud combinatoria general y específica.

En 1956, Griffing empleó la expresión “cruzas dialélicas” para describir un procedimiento en el cual a partir de un conjunto de p líneas progenitoras, se realizan las cruzas posibles entre ellas. En este sistema hay un máximo de p^2 cruzas posibles, las cuales pueden dividirse convenientemente en tres grupos: i) p autofecundaciones, ii) el grupo de $p(p-1)/2$ cruzas directas F_1 y, iii) el grupo de las $p(p-1)/2$ cruzas recíprocas F_1 . Este mismo autor distingue cuatro diferentes métodos para realizar las cruzas dialélicas, las cuales varían dependiendo de si se ensayan o no las autofecundaciones o las cruzas recíprocas.

En general, los cruzamientos dialélicos representan una herramienta de gran valor en el estudio de poblaciones biológicas, tanto en la obtención de información necesaria para el entendimiento de la herencia de caracteres cuantitativos de importancia agrícola, como en el establecimiento de esquemas de mejoramiento para la selección de genotipos superiores (Gardner y Eberhart, 1966). Desde el punto de vista práctico, este sistema de cruzamientos también permite identificar el potencial productivo de las cruzas, las combinaciones superiores y la selección de los mejores progenitores (Kempthorne y Curnow, 1961) los cuales, en cruzas simples o híbridos, permiten, a través del aprovechamiento tanto de los efectos aditivos como de la heterosis o vigor híbrido, mejorar el rendimiento de los cultivos.

Con base en lo expuesto, la meta principal de cualquier fitomejorador es identificar al menos un genotipo que pueda ser liberado como un nuevo cultivar; para lograr este objetivo, es necesario llevar a cabo múltiples experimentos para evaluar el potencial de los genotipos propuestos, bajo diferentes condiciones ambientales, durante diferentes temporadas y por varios años (Acquaah, 2012), que permitan seleccionar genotipos estables y de rendimiento superior; es decir, que presenten la habilidad de ser superiores de manera consistente a través de los diferentes ambientes (Balzarini *et al.* 2005) o bien, identificar cultivares de expresión superior en condiciones

específicas. Los caracteres cuantitativos tales como el rendimiento de grano, presentan patrones de variación continua, determinados por el control poligénico y por el efecto de factores ambientales (Gauch y Zobel, 1996); adicionalmente existen los efectos de la interacción genotipo ambiente (I_{GA}), la cual se refiere a la respuesta diferencial de los genotipos a través de diferentes ambientes o localidades; esta condición complica la identificación y selección de los genotipos superiores, puesto que se reduce la correlación entre los valores fenotípicos y los genotípicos, condicionando también el avance genético; para Ceccarelli *et al.* (1996) ésta es una de las principales causas del limitado impacto del mejoramiento genético sobre los productores a pequeña escala y con limitados recursos. Debido a la I_{GA} , las evaluaciones de genotipos mejorados se deben realizar en múltiples localidades, con lo cual se puede valorar al efecto ecológico y se logra obtener una mejor estimación del efecto genotípico, así como la determinación de la estabilidad, o bien la adaptabilidad a condiciones específicas.

La valoración de la estabilidad de un genotipo puede realizarse por diferentes métodos o modelos, dentro de los cuales se encuentra el análisis multivariado, el cual tiene tres propósitos principales: i) eliminar el “ruido” en el conjunto de datos pues discrimina entre variación sistemática y no sistemática, ii) sintetizar la información, y iii) mostrar la estructura o patrón de la información (Crossa, 1990; Kandus *et al.*, 2010). Este análisis se ha llevado a cabo mediante dos modelos: AMMI y GGE.

El modelo de efectos principales aditivos e interacción multiplicativa (AMMI) es uno de los métodos de análisis de la estabilidad fenotípica más usados en la actualidad (Hongyu *et al.*, 2014); para su interpretación se apoya en la representación gráfica usando “biplots” (Gabriel, 1971), los cuales permiten la observación simultánea de los genotipos (puntos) y los ambientes (vectores) así

como la exploración de los patrones de comportamiento atribuidos a los efectos de interacción genotipo por ambiente (Kandus *et al.*, 2010; McDermott y Coe, 2012).

El AMMI (Zobel *et al.*, 1988) es la combinación de una técnica estadística univariada (el análisis de varianza: ANAVA) con una técnica estadística multivariada (el análisis de componentes principales: ACP). Inicialmente, el AMMI ajusta los efectos principales aditivos, de genotipos y ambientes, mediante el ANAVA y posteriormente, describe la parte no aditiva (la interacción genotipo x ambiente = I_{GA}), mediante el ACP (Gauch y Zobel, 1996; Zobel *et al.*, 1988; Crossa, 1990).

Una de sus desventajas se presenta cuando el número de componentes principales retenidos en el modelo es grande (≥ 3), resultando difícil describir el comportamiento de los efectos de I_{GA} debido a la imposibilidad de generar gráficos en más de tres dimensiones y, aunque es posible graficar por pares, cada componente representará sólo una pequeña porción de la variación total de la interacción.

El GGE, contracción de G (genotipo) + GE (interacción genotipo x ambiente), desarrollado por Yan y Kang (2003), es un modelo de análisis de estabilidad que considera que un fenómeno generalizado es que el ambiente sea predominantemente la fuente de variación en los ensayos multilocalidades, y que G y GE sean relativamente pequeños; el efecto de la localidad o ambiental no es relevante en la valoración de los genotipos, sólo los efectos G y GE, por lo cual supone esencial la remoción del efecto ambiental para enfocarse sobre el resto de los efectos (Yan y Kang, 2003).

EL GGE biplot consiste de un grupo de biplots como forma de interpretación, a través de los cuales puede discriminarse la expresión de los genotipos evaluados así como de las localidades consideradas en la evaluación. Estudios de estabilidad fenotípica han demostrado que este modelo

puede emplearse en el análisis de mega-ambientes, en la evaluación de la estabilidad o adaptabilidad de los genotipos y de las localidades, así como en el análisis de patrones heteróticos.

Con la base conceptual de la genética y el mejoramiento genético, así como una breve descripción de la situación del cultivo del maíz y de su mejoramiento genético, en el presente trabajo se plantea la valoración y el aprovechamiento de la diversidad genética y el potencial de líneas endogámicas a través del sistema de hibridación, caracterizar algunas componentes genéticas que controlan la expresión fenotípica e identificar cruzamientos para diferentes condiciones de producción (riego y riego temporal) en los Valles Altos del Centro de México, así como identificar y definir las estrategias de mejoramiento posteriores.

La región de Valles Altos del Centro de México es una área importante para la producción de maíz; integrada por áreas con altitud de 2000 a 2600 msnm en los estados de Puebla, Hidalgo, Tlaxcala, Querétaro, Michoacán, Morelos, Estado de México y Ciudad de México en donde se cultiva este grano en superficies amplias; en esta región agrícola se cultiva maíz en cerca de 1.5 millones de hectáreas, que representan alrededor de 20 % de la superficie nacional establecida con maíz. De esta superficie, cerca de 50 % (700, 000 ha) se ubica en zonas de riego y/o buen temporal (Turrent, 1994). El Estado de México destaca por la superficie cultivada con esta especie, en la cual anualmente se establecen 543 000 ha, 80 % de ellas se cultivan bajo condiciones de temporal y el resto en punta de riego. El rendimiento promedio estatal es de 3.6 t ha^{-1} , de tal manera que en la entidad se produce alrededor de 1.8 millones de toneladas de este grano. A pesar de las condiciones agroclimáticas propicias, así como de la existencia del capital humano disponible en diferentes instituciones de investigación, el potencial productivo de esta región no ha sido aprovechado al máximo; con esta premisa se plantea el aprovechamiento de la diversidad genética a través del

mejoramiento genético para el desarrollo de genotipos superiores que mejoren la producción en esta importante área agrícola.

OBJETIVOS

Objetivo general

Valorar el potencial de uso y aprovechamiento de líneas endogámicas desarrolladas y sus cruzamientos simples posibles, a través de la valoración de las componentes genéticas, así como identificar aquellas sobresalientes para la producción de grano en los Valles Altos del Centro de México.

Objetivos particulares

- Identificar, mediante la selección integral de líneas; es decir, considerando diferentes características importantes para el mejoramiento, las líneas endogámicas de aptitud combinatoria destacada.
- Estimar la aptitud combinatoria de las líneas y sus respectivas cruzas, a través de un esquema de cruzas dialélicas que permita desarrollar la estrategia de mejoramiento que optimice el aprovechamiento de las componentes genéticas.
- Identificar aquellas cruzas con potencial sobresaliente para la producción de grano en los Valles Altos del Centro de México.

HIPÓTESIS

- La diversidad genética existente dentro de los grupos de líneas endogámicas desarrolladas permitirá la identificación de al menos una sobresaliente, con características de interés para el mejoramiento genético y la producción de grano.
- La aptitud combinatoria de las líneas permitirá el desarrollo de cruzas de expresión con rendimiento sobresaliente comparadas con híbridos comerciales actuales.

LITERATURA CITADA

- Allard, R.W. 1960. Principles of Plant Breeding. John Wiley and Sons. N.Y. 498 p.
- Acquaah G. 2012. Principles of Plant Genetics and Breeding. Wiley-Blackwell Ltd. 740 p.
- Ávila P., M. A., J. L. Arellano V., J. Virgen V. y A. J. Gámez V. 2009. H-52 Híbrido de maíz para Valles Altos de la Mesa Central de México. Agricultura Técnica de México 35(2):237-340.
- Balzarini M., C. Bruno y A. Arroyo. 2005. Análisis de ensayos agrícolas multi-ambientales: Ejemplos con Info-Gen. Facultad de Ciencias Agropecuarias. U.N.C. Argentina, 141 p.
- Bruce, A. B. 1910. The Mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. Science 32:627-628.
- Ceccarelli, S., S. Grando and R. H. Booth. 1996. International breeding programmes and resource-poor farmers: crop improvement in difficult environments. *In*: P. Eyzaguire and M. Iwanaga Eds. Proceedings of a Workshop on Participatory Plant Breeding. pp 99-116. Rome, International Plant Genetic Resource Institute (IPGRI).
- Copeland, L. O. and M. B. McDonald. 2001. Principles of Seed Science and Technology. 4th ed. Klumer Academic Publishers. Massachusetts, USA. 467 p.
- Darwin, C. 1876. The effects of cross and self fertilization in vegetable kingdom. London: John Murray. 480 p.
- Espinosa, A., M. Sierra y N. Gómez. 2003. Producción y tecnología de semillas mejoradas de maíz por el INIFAP en el escenario sin la PRONASE. Agronomía Mesoamericana 14:117-121.

- Gardner, C.O. and S. A. Eberhart. 1966. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics* 22(3): 439-452.
- Gauch, H.G. and R. W. Zobel. 1996. AMMI analysis of yield trials In: *Genotype by Environment Interaction*. M.S. Kang and H. G. Gauch (Eds.). CRC Press. Boca Raton Florida. pp 85-122
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Sciences* 9: 463-493.
- Hallauer A. R. and J. B. Miranda. 1981. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. First Edition. The Iowa State University Press. 467p.
- Jenkins, M. T. and A. M. Brunson. 1932. Method of testing inbred lines of maize in crossbred combinations. *Journal of the American Society of Agronomy* 24: 523-530.
- Jones, D. F. 1922. The productiveness of single and double first generation corn hybrids. *Journal of American Society of Agronomy* 14:242-252.
- Jugenheimer, W. R. 1981. *Maíz, Variedades Mejoradas, Métodos de Cultivo y Producción de Semillas*. Ed. Limusa. México. 841 p.
- Kempthorne, O. and R.N. Curnow. 1961. The partial diallel cross. *Biometrics* 17: 229-250.
- Luna M., B. M., A. M. Hinojosa R., O. J. Ayala G., F. Castillo G. y A. Mejía C. 2012. Perspectivas de desarrollo de la industria semillera de maíz en México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 35(1): 1-7.
- Márquez S., F. 1988. *Genotecnia Vegetal II*. ACCG editor S.A. México 663 p.
- Martínez G., A. 1983. *Diseños y Análisis de Experimentos de Cruzas Dialélicas*. Centro de Estadística y Cálculo. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 252 p.

- Reyes L., D., J. Molina G., M. Oropeza R., y E. Moreno P. 2004. Cruzas dialélicas entre líneas autofecundadas de maíz derivadas de la raza Tuxpeño. *Revista Fitotecnia Mexicana* 27:49-56.
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP). 2012. Situación actual y perspectivas del maíz en México 1996-2012.
- Shull, G. H. 1908. The composition of a field of maize. *American Breeders Association Report* 4:296-301.
- Sprague, G. F., and L. A. Tatum. 1942. General vs specific combining ability in single crosses of corn. *Journal of the American Society of Agronomy* 34: 924-932.
- Turrent- Fernández, A. 2009. El potencial productivo de maíz. *Ciencias* 92-93:126-129.
- Turrent F., A. 1994. Plan de Investigación del sistema maíz-tortilla en la región centro. Centro de Investigación Regional del Centro. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. Chapingo, Estado de México. (Publicación Especial Núm. 12.) 45 p.

CAPÍTULO II

SELECCIÓN DE LÍNEAS ENDÓGAMICAS DE MAÍZ PARA DIFERENTES CONDICIONES DE PRODUCCIÓN MEDIANTE ANÁLISIS DE COMPONENTES

PRINCIPALES

RESUMEN

Cincuenta y cuatro mestizos formados con líneas endogámicas S₆-S₈: 20 para riego (MtzRgo) y 34 para riego y temporal (MtzRyT) fueron evaluados. La aptitud combinatoria general (ACG) de las líneas se determinó mediante la expresión de los mestizos; es decir, por el comportamiento de la cruce (línea x probador); las líneas en los mestizos de expresión superior para características de interés fueron consideradas de ACG alta y en posición opuesta, de ACG baja. La evaluación se basó en el análisis de componentes principales y el de dispersión gráfica. Los primeros dos componentes principales (CP1 y CP2) explicaron 58.6 % y 48.3 % de la variación para MtzRgo y MtzRyT, respectivamente. Para MtzRgo la variación del CP1 se determinó por rendimiento (Rto) y peso de la mazorca principal (Pmz1) y del CP2 por peso de la mazorca (Pmz), peso de grano (Pgr), diámetro de mazorca (Dmz), número de hileras (Nhil) e índice de desgrane (Id); para MtzRyT, el CP1 estuvo determinado por Rto, Pmz1, longitud de mazorca (Lmz), días a floración masculina (DFM) y días a floración femenina (DFF), y el CP2 por Pmz, Pgr, Dmz, Id y peso de cien granos (P100g). Los mestizos, con líneas de ACG alta fueron: x4, x13, x15, x16 y x19 en MtzRgo y para MtzRyT fueron y4, y8, y10, y14, y16, y19 y y27. La prueba discriminó 85 % y 75 % de las líneas. El análisis de componentes principales, junto con la dispersión gráfica, permitió sintetizar e impedir omitir información importante en la selección integral de las líneas a través de sus mestizos, la cual dependió de la importancia de cada variable donde se observó la interacción de los caracteres con los genotipos.

Palabras clave: *Zea mays* L., maíz, mestizos, análisis de componentes principales, selección integral

INTRODUCCIÓN

El maíz (*Zea mays* L.) es uno de los tres cultivos de mayor distribución y producción en el mundo; en México, centro de origen, domesticación y diversidad de la especie, se cultiva en 39 % de la superficie agrícola nacional y genera 68 % de la producción de granos (SIAP, 2013); no obstante, ésta es insuficiente para alimentar a la población mexicana en continuo crecimiento.

Ante la problemática actual (insuficiente producción, cambio climático y crecimiento acelerado de la población) se han propuesto e implementado estrategias para incrementar la productividad: mejorar el manejo del cultivo, cambio de uso del suelo (Turrent *et al.*, 2012) y utilización eficaz y eficiente de la diversidad genética de la especie mediante programas de mejoramiento genético.

En México, el mejoramiento genético vegetal se realiza por los dos sistemas clásicos: la selección y la hibridación, los cuales aprovechan los efectos génicos aditivos y los de interacción. En la hibridación, la generación de líneas endogámicas a través de ciclos de autofecundación es la primer fase, procurando obtener un amplio número de líneas; no obstante, la obtención de al menos una combinación híbrida sobresaliente depende de una acertada selección de sus líneas progenitoras, por lo que es necesario identificar a aquéllas con aptitud combinatoria superior, así como con expresión destacada de los caracteres deseados.

La mejor forma de determinar la capacidad de una línea como progenitor es conociendo el comportamiento de sus híbridos (Jugenheimer, 1981). Al respecto, Jenkins y Brunson (1932) indican que la mejor línea es aquélla con el mayor valor promedio, obtenido del cruzamiento con un amplio número de genotipos; más tarde, Sprague y Tatum (1942) definieron a tal característica como aptitud combinatoria general (ACG) la cual expresa el efecto directo proporcional de la

capacidad de la línea para combinarse con otros progenitores y está muy relacionada con su valor genético aditivo. Sin embargo, esto representa una prueba costosa, pues con relativamente pocas líneas se puede generar un gran número de cruzas posibles. Jenkins (1929) fue el primero en proponer una solución: cruzar las líneas con un probador común para seleccionar solo aquellas con la aptitud combinatoria superior.

La eliminación de líneas endogámicas sobre la base de su comportamiento en un cruzamiento de prueba, reduce el trabajo de producir y evaluar un gran número de combinaciones; este procedimiento conocido como prueba de mestizos, proporciona un método eficiente para la evaluación preliminar de las líneas y es útil para determinar la aptitud combinatoria de un gran número de ellas; si bien durante algún tiempo existió polémica sobre el tipo de probador a emplear, actualmente cada programa de mejoramiento genético, dependiendo de sus objetivos, ha desarrollado probadores que permiten la discriminación de sus líneas. Lobato-Ortiz *et al.* (2010) señalan la importancia de disponer de un probador, confiable y eficiente, de la aptitud combinatoria de líneas autofecundadas de maíz.

Yan y Frégeau-Reid (2008) indican que la selección de líneas debe basarse en múltiples caracteres para responder a los objetivos de mejoramiento, lo cual resulta cotidiano para los mejoradores; los mismos autores proponen hacer un análisis gráfico empleando componentes principales, que muestra la expresión global de los genotipos para los caracteres considerados, permitiendo identificar la asociación entre los caracteres, la expresión de los genotipos en condiciones lineales de los atributos. Rincón *et al.* (2010), en el estudio de la diversidad de los maíces nativos de Coahuila, con base en caracteres de la mazorca y grano, emplearon un análisis de componentes principales y de dispersión gráfica; éstos les permitieron discriminar y asociar poblaciones del mismo tipo racial, con base en características de la mazorca y grano de manera satisfactoria.

Con base en lo anterior, se aplicó la prueba de mestizos a dos grupos de líneas endogámicas S₆-S₈ desarrolladas para condiciones de producción en riego (Rgo) y riego y temporal (RyT); para cada conjunto se usó un probador de amplia base genética, con el objetivo de discriminar e identificar aquellas de expresión superior a través de una selección integral que involucrara, además del rendimiento, características de interés agronómico para la producción de grano; para tal propósito se empleó el análisis de componentes principales y la dispersión gráfica que permite asociar la expresión de los mestizos con los caracteres de interés. Las líneas que originaron mestizos (línea x probador) con características superiores e importantes para el mejoramiento genético fueron consideradas de aptitud combinatoria alta, las cuales se espera generen híbridos de comportamiento superior.

MATERIALES Y MÉTODOS

Un grupo de 54 líneas S₆-S₈ fueron clasificadas por su fenología, considerando que las tardías presentan potencial para siembras de riego y las de ciclo intermedio a precoz uso potencial en siembras con riego de auxilio y/o temporal. Las líneas tardías fueron 20 (LR) con días a floración en el intervalo de 80 a 90 y las intermedias-precoces 34 (RyT) entre 75 y 85 días.

Formación de los mestizos

En el ciclo Primavera-Verano (P-V) de 2011, en el Campo Agrícola Experimental Montecillo del Colegio de Postgraduados se formaron los mestizos mediante el uso de dos probadores de amplia base genética. Los probadores fueron variedades sintéticas previamente estudiadas e identificadas *ex profeso*, con rendimiento medio de 7.0 t ha⁻¹, pero que difieren en los días a floración. El sintético P14 de ciclo intermedio con 85 días a floración fue el probador para el grupo de 20 líneas tardías (LR) y el sintético P6 de ciclo semi precoz con 78 días a floración, fue el probador para el grupo de 34 líneas de ciclo intermedio a precoz (RyT)

Los mestizos (línea x probador) se obtuvieron a través de un sistema de polinización controlada por desespigamiento de los progenitores hembra. Las líneas endogámicas se establecieron como hembras y el probador como macho. De cada línea endogámica se sembró un surco de 5 m de longitud y 0.8 m de separación, en proporción de 4 surcos de líneas hembras y un surco del probador, polinizador común. Los dos lotes de desespigamiento estuvieron aislados por espacio y tiempo.

Información experimental

Los mestizos se evaluaron en el ciclo P-V 2012, en dos localidades: (i) en el Campo Experimental del Instituto Tecnológico Superior de Occidente del Estado de Hidalgo (ITSOEH) ubicado en Mixquiahuala, Hidalgo, México y (ii) en el Campo Agrícola Experimental Montecillo del Colegio de Postgraduados, en Texcoco, Estado de México. Un experimento fue realizado por cada grupo de tipo de líneas endogámicas.

En cada localidad, la evaluación se realizó en un diseño experimental de bloques completos al azar con tres repeticiones; la unidad experimental fue de dos surcos de 5 m de longitud y 0.80 m entre surcos; en cada experimento se incluyeron híbridos comerciales como testigos, así como el probador respectivo. En el grupo de mestizos formados con líneas de riego (26 tratamientos MtzRgo) se emplearon cinco testigos, dada la disponibilidad de híbridos para tales condiciones; para los mestizos de líneas RyT (MtzRyT) se emplearon sólo dos híbridos recomendados para las condiciones de producción que corresponde al grupo de líneas, intermedio-precoces (37 tratamientos).

Se registró información de las siguientes variables; i) fenológicas: días a floración masculina (DFM) y femenina (DFF), cuantificados cuando 50 % + 1 de las plantas en la parcela presentaban la mitad de sus anteras y sus estigmas expuestos, respectivamente; la asincronía floral (Asinf),

como la diferencia entre DFM y DFF; ii) morfológicas y componentes del rendimiento; estas variables se tomaron como el valor promedio de cinco mazorcas representativas obtenidas de cada unidad experimental: número de hileras (NHil) y granos por hilera (Ghil); longitud (Lmz), diámetro de mazorca (Dmz) y diámetro del olote (Dolo), en centímetros; el peso promedio de la mazorca (PMz), en gramos. El rendimiento de grano por unidad experimental (R_{tOUE}) fue determinado mediante la ecuación siguiente: $R_{tOUE} = ((PMz1 + PMz2) * Id * ((100 - \% Hum)/100))/0.86$; donde PMz1 y PMz2, fueron el peso de las mazorcas, en kilogramos, obtenido en campo por unidad experimental, de orden primario y secundario, respectivamente; el índice de desgrane (Id), es la proporción de grano en peso de la mazorca; % Hum, la humedad de la muestra en campo, obtenida mediante el método de la estufa, y un factor de corrección de 0.86, para expresar el rendimiento de grano con una humedad de 14 %. Con este resultado y considerando el tamaño de la unidad experimental se estimó el rendimiento de grano (Rto) en $t\ ha^{-1}$.

En campo, se obtuvo el número de mazorcas de orden primario (Mz1) y secundario (Mz2), la altura de planta (Apta) y la altura de mazorca (Amz), en centímetros, y se calculó una relación entre éstas ($Amz/Apta$); el peso promedio de 100 granos (P100g), obtenido de tres repeticiones.

Análisis de los datos

Con la base de datos de cada experimento por tipo de línea (MtzRgo y MtzRyT) que incluyó a los híbridos testigo y su respectivo probador, se efectuó un análisis de varianza (ANAVA) combinado para cada uno de los 20 caracteres, con el modelo $Y_{ijk} = l_i + r_{j(i)} + m_k + (ml)_{ik} + e_{ijk}$ donde Y_{ijk} es la expresión del carácter registrado del tratamiento “k” en la repetición “j” en la localidad “i”; l_i es el efecto de la localidad “i”, $r_{j(i)}$ es el efecto de repetición “j” anidado en la localidad “i”, m_k es el efecto del tratamiento “k”, $(ml)_{ik}$ es el efecto de interacción del tratamiento “i” con localidad “i”, y finalmente e_{ijk} es el término de error.

Para la prueba de significancia por localidad se aplicó el efecto r_{ij} como término de error y para tratamiento y la interacción tratamiento localidad al error experimental. Se hizo la prueba de comparación de medias (SAS, 2004).

Con el valor medio de ambas localidades para cada tratamiento y cada variable se realizó un análisis de componentes principales usando el procedimiento PROC PRINCOMP de SAS (SAS Institute, 2004) y con la correlación entre las variables con cada uno de los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2), que son proporcionales a los vectores característicos, se realizó un análisis gráfico de la dispersión en el cual se emplearon birepresentaciones (“biplot”) para valorar la estructura de las correlaciones entre los caracteres estudiados, así como la asociación de éstas con los mestizos y definir aquéllos con características superiores. El coeficiente de correlación de cada variable con el respectivo CP, se obtuvo del producto de su eigenvector y la raíz cuadrada del eigenvalor correspondiente; el cuadrado de este valor estima al coeficiente de determinación de cada variable con respecto al CP respectivo.

Los biplot del análisis de dispersión gráfico se realizaron mediante el paquete computacional NTSYS (Rohlf, 2009).

En la evaluación, la aptitud combinatoria general (ACG) de las líneas quedó determinada mediante la expresión de los mestizos; es decir, por el comportamiento de la cruce línea x probador; considerando que el probador es el factor común y que éstos (P6 y P14) han sido identificados en estudios previos como aptos para dicha función, las líneas de los mestizos de expresión superior para características de interés fueron consideradas de aptitud combinatoria alta y aquéllas ubicadas en sentido opuesto, de aptitud combinatoria baja.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de varianza combinado

En el Cuadro 1, del análisis de varianza (ANAVA) combinado, se muestran los cuadrados medios de diez variables para cada grupo de mestizos (MtzRgo y MtzRyT); éstas representan el comportamiento en base a los veinte caracteres estudiados y de interés prioritario, tales como el rendimiento y sus componentes, y características morfológicas y fenológicas. Hubo diferencias significativas ($P \leq 0.01$) entre localidades, en todos los caracteres en el caso de MtzRgo y para la mayoría en el de MtzRyT; aunque se esperaban diferencias más altas para algunos caracteres como altura de planta y días a floración; pero se presentaron eventos meteorológicos inesperados en Mixquiahuala, tales como una helada tardía, sequía y una granizada, que pudieron haber restringido de manera diferencial al comportamiento de los materiales genéticos.

Dentro de cada grupo de mestizos se encontró significancia estadística ($P \leq 0.01$) entre mestizos para los caracteres evaluados, salvo para Asinf en MtzRgo y para Apta y Mz1 en MtzRyT; tales diferencias están determinadas por la variación genética entre las líneas; esto indica que dentro de cada grupo existen líneas de diferente valor para el mejoramiento genético por su capacidad para la producción de grano y otros atributos agronómicos. La interacción mestizos localidades fue no significativa ($P \leq 0.01$), lo cual permitió desarrollar el análisis de componentes principales y dispersión gráfica con el valor medio de ambas localidades. Con base en esto se planteó la identificación de los genotipos de manera integral con base en los diferentes caracteres mediante la aplicación de componentes principales, el cual permite reducir la dimensionalidad al considerar la redundancia de la información (Iezzoni y Pritts, 1991; Yan y Frégeau-Reid, 2008; Maji y Shaibu, 2012).

Cuadro 1. Cuadrados medios del análisis de varianza combinado para los mestizos de riego y de riego-temporal, Montecillo, Edo. Méx. y Mixquiahuala, Hgo. 2012.

Mestizos Riego											
FV	Gl	Rto	DFM	AsinF	Apta	Lmz	Pmz	Pgr	P100g	Mz1	Pmz1
Mestizos	19	7.9**	78.8**	4.2ns	0.6**	0.3**	2.2**	2.1**	48.1**	106.9**	8.0**
Rep(Localidades)	4	4.0ns	36.23**	5.6ns	0.1ns	0.04ns	1.0ns	1.0ns	8.9**	140.7**	3.3ns
Localidades	1	76.16**	4332**	182.5**	151.5**	1.6**	20.8**	13.3**	3.4**	320.1**	33.8**
MtzosxLoc	19	1.96ns	138.8ns	2.3ns	245.1*	0.06ns	0.7ns	0.5ns	15.7**	65.9ns	2.6ns
Mtzos-Testigos	1	1.4ns	961**	7.2ns	20.7**	8.17*	4.2*	4.8*	0.49ns	40.8ns	9.3ns
CV (%)		22.7	2.6	51.7	4.8	4.4	13.8	14.4	9.9	17.3	21.5
Mestizos Riego y Temporal											
Mestizos	33	2.8*	25.9**	4.6*	0.25ns	1.8*	1.0*	0.8*	36.3**	98.0ns	2.9*
Rep(Localidades)	4	4.5ns	26.1*	1.9ns	1.1**	2.69ns	1.6ns	1.5*	30.7ns	201.9ns	4.5ns
Localidades	1	247.50**	6802.4**	252.6**	418.8**	97.7**	66.4**	43.6**	5.9ns	384.3ns	172.4**
MtzosxLoc	33	1.6ns	10.17ns	4.15ns	303.6*	0.94ns	0.6ns	0.4ns	13.5ns	80.4ns	2.0ns
Mtzos-Testigos	1	2.08ns	391**	1.81ns	0.6ns	17.4**	5.3*	0.45*	0.003ns	0.45ns	0.71ns
CV (%)		21.1	3.2	40	5.9	6.2	12.7	13.2	11.1	22.1	21.9

FV = Fuente de variación; Gl = Grados de libertad; Rto = Rendimiento de grano; DFM = Días a floración masculina; AsinF = Asincronía floral; Apta = Altura de la planta; Lmz = Longitud de la mazorca; Pmz = Peso de la mazorca; Pgr = Peso del grano; P100s = Peso de cien granos; Mz1 = Número de mazorcas primarias; Pmz1 = Peso de mazorcas primarias; CV = Coeficiente de variación.

Estructura del análisis de componentes principales

En el Cuadro 2 se muestran los coeficientes de correlación entre cada una de las variables estudiadas con cada uno de los dos primeros componentes principales (CP), así como los coeficientes de determinación respectivos. De acuerdo con Rincón *et al.* (2010) los valores en los vectores característicos son proporcionales a los coeficientes de correlación por lo que los valores absolutos más altos indican la importancia de los caracteres en la determinación de cada CP.

Los dos primeros componentes principales explicaron 58.6 % y 48.3 % de la variación global de las veinte variables originales, para los grupos MtzRgo y MtzRyT, respectivamente (Cuadro 2). De acuerdo con Yan y Kang (2003) la estructura de la correlación puede ser útil para analizar la relación entre los caracteres y los mestizos, y con ello, clasificar a los genotipos y discriminar de acuerdo a los objetivos del estudio. Iezzoni y Pritts (1991) mencionan que el porcentaje de variación explicado por los dos primeros CP está asociado con la correlación entre el grupo de caracteres considerados para la valoración del germoplasma; es decir, entre menor sea la correlación entre los caracteres estudiados, mayor será la capacidad para explicar la variación de la información.

Cuadro 2. Estructura del análisis de componentes principales para la selección de líneas desarrolladas para diferentes condiciones de producción, a través de mestizos; Montecillo, Edo. de Méx. Mixquiahuala, Hgo. 2012.

Variable	Mestizos Riego				Mestizos Riego y Temporal			
	Corr(Var _i Prin _j)		CoefDeterm		Corr(Var _i Prin _j)		CoefDeterm	
	CP1	CP2	CP1	CP2	CP1	CP2	CP1	CP2
Rendimiento	0.80	0.32	0.74*	0.03	0.68	0.52	0.61*	0
Mz1	0.31	0.01	0.16	0.05	0.19	0.41	0.15	0.04
Mz2	0.50	-0.45	0.2	0.33	-0.01	0.72	0.14	0.15
Pmz1	0.87	-0.03	0.81*	0.01	0.75	0.30	0.77*	0
Pmz2	0.54	-0.47	0.28	0.34	0.10	0.70	0.23	0.14
PesoMazorca	0.59	0.75	0.35	0.58*	0.94	-0.17	0.18	0.79*
Peso de grano	0.60	0.75	0.32	0.64*	0.93	-0.46	0.16	0.80*
DiámetroMazorca	0.57	0.76	0.37	0.56*	0.75	-0.48	0.03	0.82*
LongitudMazorca	0.62	-0.23	0.25	0.01	0.81	0.08	0.68*	0.02
NúmeroHileras	0.12	0.66	0.02	0.49*	-0.60	-0.57	0.15	0.2
GranosxHilera	0.64	0.14	0.19	0.05	0.68	0.05	0.32	0.03
ÍndiceDesgrane	-0.01	0.78	0.01	0.55*	0.42	0.13	0.01	0.46*
DiámetroOlote	0.54	-0.35	0.21	0.01	0.64	-0.45	0.3	0.1
Peso100granos	0.31	0.52	0.19	0.16	0.70	0.02	0.09	0.47*
DFM	0.63	-0.63	0.34	0.23	0.51	0.32	0.57*	0.18
DFF	0.68	-0.57	0.39	0.2	0.57	0.31	0.58*	0.18
AsincroníaFloral	0.26	0.45	0.05	0.09	-0.05	0.31	0.1	0.06
AlturaPlanta	0.82	-0.35	0.48	0.23	0.58	-0.42	0.33	0.01
AlturaMazorca	0.76	-0.19	0.38	0.13	0.45	-0.21	0.12	0.02
Amz/Apta	0.49	0.01	0.21	0.04	0.07	-0.01	0	0.03
% VarExplicada	31.1	27.5			25.8	22.5		

Corr = Coeficiente de correlación entre la variable y el componente principal; CoefDeterm (Var_iPrin_j) = Coeficiente de determinación; CP1 y CP2 = Componente principal 1 y 2, respectivamente; Mz1 y Mz2 = Número de mazorcas de orden primario y secundario, correspondientemente; Pmz1 y Pmz2 = Peso de las mazorcas de orden primario y secundario, respectivamente; DFM y DFF = Días a floración masculina y femenina, correspondientemente; * = Coeficiente del vector característico del CP de mayor relevancia asociado a las características del correspondiente.

Con base en el Cuadro 2, para MtzRgo la variación de CP1 fue determinada en mayor grado por Rto y Pmz1 y del CP2 por Pmz, Pgr, Dmz, Nhil e Id; para el otro grupo MtzRyT las variables determinantes del CP1 fueron Rto, Pmz1, Lmz, DFM y DFF, y para CP2 fueron las variables Pmz, Pgr, Dmz, Id y P100g; de acuerdo con esto, los dos primeros componentes principales se asociaron principalmente con el rendimiento de grano y sus componentes. Dados los caracteres que determinaron cada componente principal y que son de importancia para el mejoramiento genético, se consideró adecuado discriminar a los mestizos en función de los dos primeros componentes principales en dispersión gráfica conjunta; esto coincide con la caracterización de Maji y Shaibu (2012).

Selección de líneas con base en el comportamiento de sus mestizos

En las Figuras 1 y 2 se muestra el “biplot” de la dispersión de los mestizos con líneas diseñadas para condiciones de riego (MtzRgo) y para riego y temporal (MtzRyT), respectivamente, considerados los veinte caracteres evaluados. Puede observarse la correlación de cada variable con respecto al primer y segundo componentes principales; la distancia entre el origen y la posición de cada una de las variables cuantifica su relevancia con respecto al correspondiente CP, y la posición de cada mestizo respecto al vector de cada carácter indica el comportamiento.

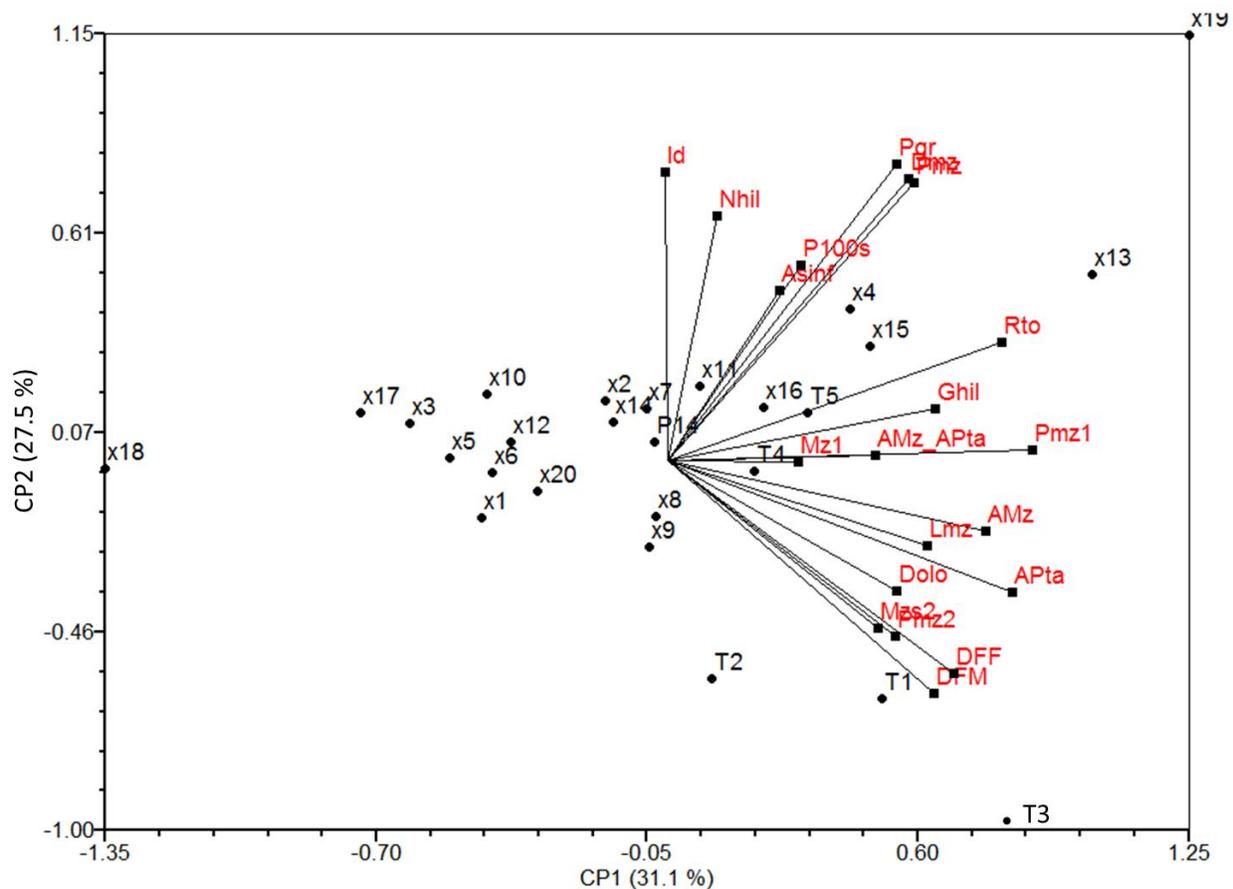


Figura 1. Dispersión de los mestizos y testigos en el plano determinado por los dos primeros componentes principales y la estructura de la correlación para el grupo de mestizos para condiciones de riego. Montecillo, Edo de Méx. Mixquiahuala, Hgo. 2012. DFM y DFF = días a floración masculina y femenina, respectivamente; Asinf = asincronía floral; Nhil = número de hileras; Ghil = granos por hilera; Lmz y Dmz = longitud y diámetro de la mazorca, correspondientemente; Dolo = Diámetro del olote; Pmz = Peso de la mazorca; Rto = rendimiento de grano; PMz1 y PMz2 = peso de las mazorcas de orden primario y secundario, respectivamente; Id = índice de desgrane; Mz1 y Mz2 = número de mazorcas de orden primario y secundario, respectivamente; Apta y Amz = altura de la planta y de la mazorca, correspondientemente; y la relación entre éstas (Amz/Apta); P100g = Peso de 100 granos (P100g); x = mestizo; P14 = Probador; T = Testigo (híbrido comercial).

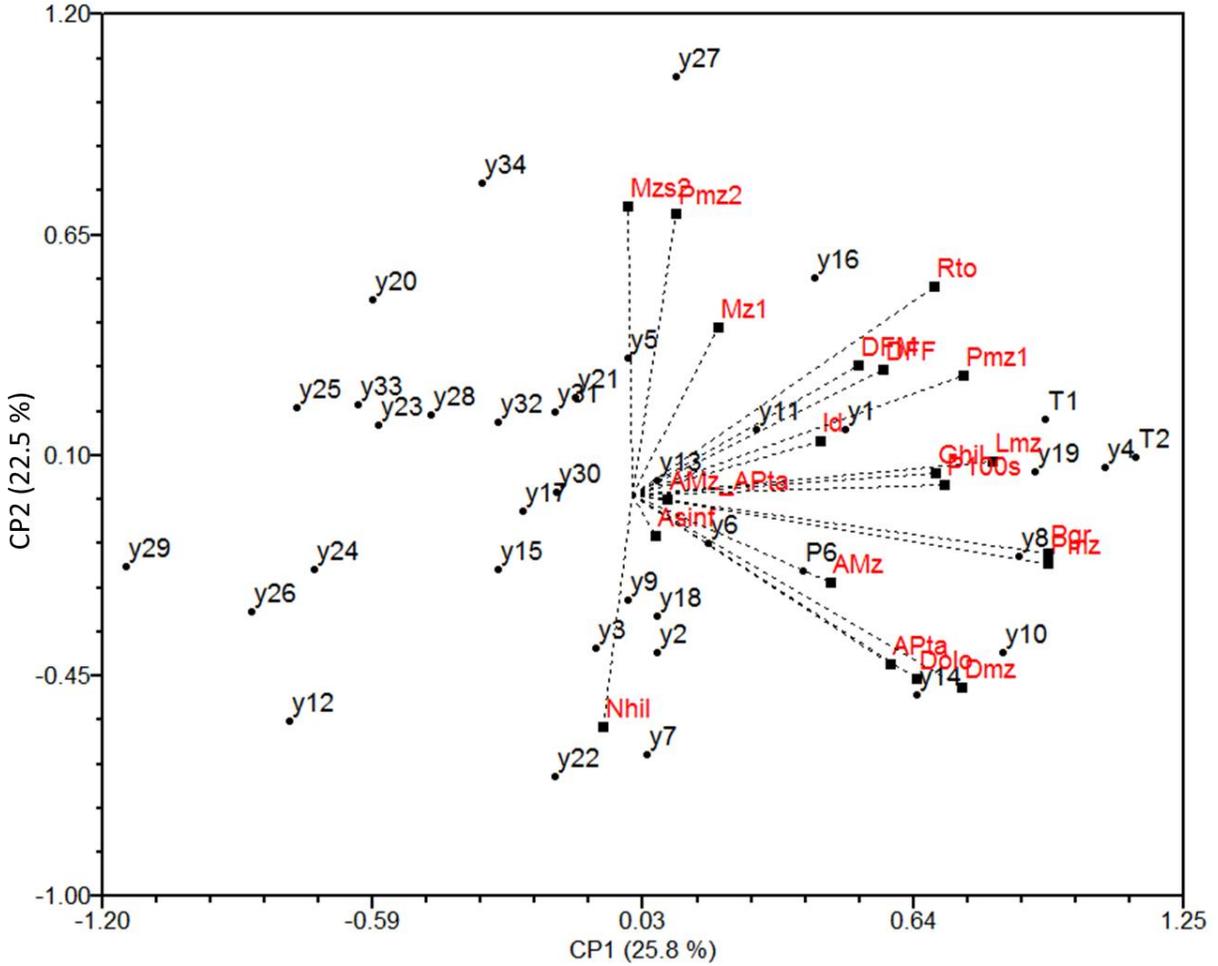


Figura 2. Dispersión de los mestizos y testigos en el plano determinado por los dos primeros componentes principales y la estructura de la correlación para el grupo de mestizos para condiciones de riego y temporal. Montecillo, Edo de Méx. Mixquiahuala, Hgo. 2012. DFM y DFF = días a floración masculina y femenina, respectivamente; Asinf = asincronía floral; Nhil = número de hileras; Ghil = granos por hilera; Lmz y Dmz = longitud y diámetro de la mazorca, correspondientemente; Dolo = Diámetro del olote; Pmz = Peso de la mazorca; Rto = rendimiento de grano; PMz1 y PMz2 = peso de las mazorcas de orden primario y secundario, respectivamente; Id = índice de desgrane; Mz1 y Mz2 = número de mazorcas de orden primario y secundario, respectivamente; Apta y Amz = altura de la planta y de la mazorca, correspondientemente; y la relación (Amz/Apta); P100g = Peso de 100 granos (P100g); y = mestizo; P14 = Probador ; T = Testigo (híbrido comercial).

Cuadro 3. Valores medios de mestizos con líneas para riego, de alto y bajo rendimiento, del probador y de los testigos evaluados. Montecillo, Edo. de Méx. Mixquiahuala, Hgo. 2012.

Genotipo	Rto t ha ⁻¹	Pmz1 kg	Pmz g	Dmz cm	Nhil	Pmz2 kg	Lmz cm	Id	DFE días	Apta cm
x19	10.9	8.9	238.9	5.8	17.4	0.5	15.9	0.91	93.2	224.5
x13	9.9	8.2	215.6	5.6	16.7	0.5	16.3	0.89	93.8	220.0
x4	9.9	8.2	197.7	5.3	17.2	0.4	15.3	0.89	92.7	219.0
x15	8.8	7.7	203.7	5.4	16.3	0.3	15.7	0.86	92.5	215.5
x2	8.6	6.6	181.2	4.9	15.0	0.6	15.4	0.89	83.0	212.0
x7	8.5	6.7	179.9	5.1	15.5	0.5	15.4	0.88	87.0	208.0
x16	8.2	6.4	195.2	5.2	14.5	0.5	15.6	0.89	90.5	217.8
P14	8.0	6.6	181.8	5.0	15.9	0.3	15.7	0.87	88.3	215.5
x5	6.6	6.0	186.1	5.1	15.3	0.3	14.6	0.84	86.3	204.5
x8	6.5	5.6	178.9	4.9	15.3	0.3	16.5	0.85	94.8	220.3
x1	6.4	5.2	155.7	4.9	16.5	0.6	14.8	0.88	82.0	222.2
x20	5.5	4.7	182.0	5.0	15.5	0.1	16.5	0.86	92.2	207.5
x18	5.5	4.6	152.7	4.7	15.3	0.1	14.8	0.88	85.8	183.8
T1	9.8	8.5	175.0	4.9	14.5	1.1	16.2	0.87	96.2	220.8
T2	7.4	6.5	177.7	5.0	14.9	0.7	16.0	0.87	100.5	215.3
T3	7.9	8.3	145.3	4.7	14.1	0.8	16.6	0.81	110.5	245.2
T4	7.6	6.2	193.1	5.1	14.9	0.5	16.5	0.87	91.7	213.2
T5	8.0	6.3	199.5	5.2	14.9	0.4	16.5	0.88	90.0	222.5
DMS	3.3	3.3	55.2	0.5	2.4	0.94	2.3	0.04	6.2	24.1

Rto = Rendimiento de grano; Pmz1 = Peso de las mazorcas primarias por parcela; Pmz = Peso individual de la mazorca; Dmz = Diámetro de la mazorca; Nhil = Número de hileras; Pmz2 = Peso de las mazorcas secundarias por parcela; Lmz = Longitud de la mazorca; Id = índice de desgrane; DFE = Días a floración femenina; Apta = Altura de la planta; DHS = Diferencia Honesta Significativa; x = mestizo; P14 = probador; H = Testigo (híbrido comercial).

El Cuadro 3 muestra la expresión fenotípica de MtzRgo de diez caracteres en siete y cinco mestizos de alto ($> 8 \text{ t ha}^{-1}$) y bajo ($< 6.5 \text{ t ha}^{-1}$) rendimiento, respectivamente, del probador y de los testigos (híbridos) empleados en la evaluación. En el Cuadro 4 se exhibe la expresión fenotípica de MtzRyT de nueve características para diecinueve mestizos con Rto superior ($\geq 7.0 \text{ t ha}^{-1}$) y los cinco de Rto menor ($\leq 6.5 \text{ t ha}^{-1}$), el probador y los testigos.

Grupo de mestizos con líneas de Riego

En la Figura 1, se observa la relación entre las variables, así como aquéllas de mayor importancia en la valoración de los genotipos. De acuerdo con el ángulo entre los vectores, se encontró colinealidad alta entre caracteres como Rto y Pmz1; DFM y DFF; Apta y Amz; Pmz, Pgr y Dmz. Estas colinealidades es a lo que Iezzoni y Pritts (1991) y Maji y Shaibu (2012) señalan como información redundante y recomiendan omitir alguno de ellos; por otro lado, mostraron independencia, DFM y Pmz, mientras que otros expresaron limitada variación: Mz1, Nhil, Asinf. Yan y Frégeau-Reid (2008) mencionan que en el caso de caracteres con vectores cortos en el biplot pudiera darse el caso de ser relevantes para otros CP's. Con base en las características más determinantes para el CP1 (Rto y Pmz1) los mestizos de expresión sobresaliente para ambos caracteres fueron: x4, x13, x15, x16 y x19, con aptitud combinatoria alta para Rto y Pmz1 (Cuadro 3); los mestizos x2 y x7, aunque presentaron Rto mayor a 8.0 t ha^{-1} presentaron tamaño de mazorca moderada pero fueron los más precoces; además, estos mestizos presentan valores deseables para componentes del rendimiento, de acuerdo con su posición respecto al CP2 (Cuadro 3).

Cuadro 4. Valores medios de mestizos con líneas para riego, de alto y bajo rendimiento, del probador y de los testigos evaluados. Montecillo, Edo. de Méx. Mixquiahuala, Hgo. 2012.

Genotipo	Rto t ha ⁻¹	Pmz1 kg	Pmz g	P100g g	Dmz cm	Lmz cm	DFE días	Id	Pmz2 kg
y16	8.5	6.8	171.4	35.2	4.8	16.0	86.7	0.87	0.7
y4	8.4	7.1	199.3	37.3	5.1	16.4	88.0	0.88	0.5
y27	8.3	6.5	176.0	37.4	4.9	15.4	86.8	0.88	0.8
y21	8.1	6.5	165.1	37.6	5.0	14.8	86.2	0.86	0.3
y19	8.1	6.9	198.1	38.8	5.2	15.5	88.8	0.86	0.7
y8	8.0	6.6	205.5	37.6	5.1	16.3	84.0	0.87	0.4
y32	7.8	6.4	163.3	32.6	4.9	14.7	85.2	0.87	0.4
y14	7.8	6.7	190.1	34.5	5.2	15.5	86.7	0.87	0.3
y34	7.7	6.2	168.9	35.2	4.8	14.7	86.3	0.86	0.7
y6	7.5	6.4	179.0	35.3	5.1	15.3	81.7	0.88	0.5
y31	7.4	5.8	174.6	31.8	5.0	15.1	84.5	0.87	0.7
y1	7.4	6.4	181.8	35.1	5.0	15.7	86.3	0.87	0.6
y11	7.4	6.0	179.3	36.3	5.0	14.9	87.2	0.87	0.8
y28	7.3	6.1	171.1	35.2	4.8	15.1	84.8	0.86	0.3
y13	7.2	5.8	178.9	36.3	5.0	14.8	83.5	0.89	0.6
y17	7.1	6.2	167.0	32.6	4.9	15.4	83.7	0.86	0.2
y15	7.0	6.1	168.5	29.9	4.9	14.9	84.8	0.87	0.3
y10	7.0	6.3	196.8	39.4	5.1	16.2	87.5	0.86	0.3
y20	7.0	5.6	160.2	34.3	4.8	14.8	83.8	0.88	0.5
P6	6.8	5.7	183.4	36.4	5.0	15.8	87.8	0.86	0.4
y5	6.2	5.0	174.5	35.7	4.9	15.2	87.7	0.87	1.1
y26	5.8	4.9	158.5	33.8	4.8	14.6	83.7	0.86	0.2
y24	5.5	4.5	163.5	33.5	4.9	14.6	85.5	0.86	0.4
y12	5.3	4.3	164.6	34.9	5.0	14.0	82.5	0.87	0.5
y29	5.3	4.5	153.7	30.8	4.9	14.6	83.0	0.86	0.3
T1	7.6	6.2	193.1	36.6	5.1	16.5	91.7	0.87	0.5
T2	8.0	6.3	199.5	38.2	5.2	16.5	90.0	0.88	0.4
DMS	3.0	3.2	53.9	8.8	0.5	2.2	6.9	0.03	1.0

Rto = Rendimiento de grano; Pmz1 = Peso de las mazorcas primarias por parcela; Pmz = Peso individual de la mazorca; P100g = Peso de 100 granos; Dmz y Lmz = Diámetro y longitud de mazorca, respectivamente; DFE = Días a floración femenina; Id = Índice de desgrane; Pmz2 = Peso de la mazorcas secundarias por parcela.

En contraste, x11, con Rto de 7.0 t ha⁻¹ y Pmz alto, se ubicó en el mismo cuadrante que los mestizos sobresalientes por rendimiento. En cuanto a los testigos, si bien T1 presentó Rto de 9.8 t ha⁻¹, junto con T2 y T3 tuvieron ciclo tardío (96, 100 y 110 DFF, respectivamente), por lo que su ubicación fue opuesta a los mestizos sobresalientes. En posición opuesta respecto a CP1 se encontró que se encontró que x5 y x18 (Cuadro 3), mostraron dos de los cinco valores de rendimiento bajos y junto con x3 y x17 se asociaron con aptitud combinatoria de bajo potencial y para el mejoramiento genético.

Grupo de mestizos de Riego y Temporal (MtzRyT)

De acuerdo con el análisis de componentes principales (Cuadro 2) el CP1 para los mestizos con líneas de riego-temporal (MtzRyT) explicó el 25.8 % de la variación global y fue determinado en mayor grado por la variación de Rto, Pmz1, Lmz, DFM y DFF, y el CP2 por Pmz, Pgr, Dmz, Id y P100g; pero, con base en el biplot (Figura 2), Id y P100g presentaron menor capacidad en la discriminación entre la expresión de los mestizos.

Considerando el análisis del otro grupo de mestizos (MtzRgo), se encontraron similitudes y diferencias; algunas variables coincidieron en la determinación de la variación, como Rto, Pmz1, Pmz y Pgr; otras fueron específicas para cada uno, como DFM, DFF y Apta; y asociaciones entre variables que se mantuvieron para ambos grupos (MtzRgo y MtzRyT) tales como Rto y Pmz1, Pgr y Pmz, Mz2 y Pmz2, mientras que otras difirieron como Id y Nhil. Las similitudes se asociaron con el mismo enfoque de mejoramiento aplicado en la formación de los genotipos bajo estudio, mientras que las diferencias se considera fueron debidas al mayor intervalo de variación entre las líneas. Con base en el CP1 (Figura 2) los mestizos de expresión sobresaliente fueron: y4, y8, y10, y14, y16, y19 y y27; estos mestizos coincidieron con las expresiones de alta aptitud combinatoria para Rto y Pmz1 altos (Cuadro 4); el mestizo y27, además presentó asociación con Pmz2, donde con y5 mostraron expresión destacada del carácter. En el extremo opuesto a los vectores de Rto y

Pmz1 se encontraron los mestizos y12, y24, y26 y y29, éstos coinciden con los valores más bajos para ambas variables (Cuadro 4). En CP2, determinado por los componentes del rendimiento Pmz, Pgr y Dmz, los mestizos y14 y y10 presentaron asociación con estos caracteres, demostrando en ellos valores destacados; en sentido opuesto, los mestizos de expresión limitada para estas características fueron y20, y23, y25, y28, y33 y y34.

Con base en las variables determinantes de cada componente principal, los mestizos con expresiones satisfactorias fueron: y4, y8, y10, y14, y16, y19 y y27. Las líneas que intervinieron en los mestizos mencionados se consideraron de ACG alta, mientras que las de ACG baja fueron las que participaron en los mestizos y12, y20, y23, y24, y25, y26, y28, y29, y33 y y34; el resto se consideró de AC intermedia.

El probador (P6), a diferencia de P14 en el grupo MtzRgo, mostró un vector de mayor longitud; es decir, tuvo mayor diferencia con respecto al “genotipo medio”, lo que demuestra que su comportamiento estuvo por encima de la media. Si bien, ambos probadores tuvieron porcentajes similares de discriminación, su dispersión en el biplot mostró que P6 presentó mayor interacción negativa con un mayor número de líneas que P14, comportamiento que se asoció con la aptitud combinatoria de las líneas.

Los testigos, híbridos comerciales para riego limitado o temporal, (presentaron un rendimiento medio de 7.8 t ha⁻¹ y comportamiento sobresaliente de Pmz (> 190 g); respecto a la expresión de Pmz, y4, y8, y10, y14 y y19 mostraron expresiones similares (Cuadro 4), lo cual evidencia el alto valor, tanto de los mestizos como de las líneas, para el desarrollo de cruzas específicas en la formación de genotipos mejorados.

Selección de líneas

Aun cuando MtzRgo tuvo 34 mestizos y MtzRyT 20 mestizos (Figuras 1 y 2) puede observarse que la variación en la expresión de los genotipos fue mayor en el segundo grupo, lo cual se atribuyó a que presenta mayor diversidad genética. En las mismas figuras se observa el comportamiento de los probadores; mientras P14 se aproximó al origen, considerado por Yan y Fréguae-Reid (2008) como un “genotipo medio”, el probador P6 se encontró más alejado de este punto; sin embargo, ambos interactuaron con las líneas tanto de forma positiva como negativa, denotado por los mestizos ubicados en ambos extremos de los probadores. Aun cuando la interacción indica que el probador pudo enmascarar el comportamiento de algunas líneas, Palacios y Ángeles (1990) consideran importante esta respuesta porque demuestra la compatibilidad de la línea al cruzarse con otras, pues finalmente ésta será utilizada en un sistema de cruzamientos.

Los mestizos sobresalientes de riego, con características de interés para el mejoramiento ($R_{to} > 8.0$ $t\ ha^{-1}$ y $P_{mz1} \geq 6.4$ kg) cuyas líneas tuvieron aptitud combinatoria alta fueron x4, x11, x13, x15, x16 y x19; se consideraron de aptitud combinatoria baja las que en el gráfico se ubicaron en la dirección opuesta (x1, x3, x5, x6, x10, x12, x17, x18 y x20) y sus mestizos presentaron $R_{to} < 7.0$ $t\ ha^{-1}$ y $P_{mz1} < 6.0$ kg; el resto de mestizos, de comportamiento medio y asociados con la expresión del probador (P14) se consideraron de aptitud combinatoria intermedia.

Para el grupo de riego y temporal, de aptitud combinatoria alta fueron: y4, y8, y10, y14, y16, y19 y y27; los mestizos cuyas líneas fueron sobresalientes representaron el 15 % y 25 % de los mestizos de cada grupo, respectivamente, por lo que la prueba permitió discriminar 85 % y 75 % de las líneas, correspondientemente, reduciendo con esto, tiempo y costos en las subsecuentes etapas de mejoramiento, tal como lo menciona Jugenheimer (1981).

Yan y Frégeau-Reid (2008) explican el comportamiento observado a través de un “genotipo medio” representado por el origen; mencionan también que la longitud del vector de un genotipo, representada por la distancia entre el genotipo y el origen, es una medida de cuánto difiere el genotipo en cuestión del genotipo medio; por lo tanto, aquellos genotipos con vectores largos son los que presentan valores extremos, positivos o negativos, para uno o más caracteres. En este caso, los genotipos con vectores de mayor longitud en sentido positivo y en relación a los caracteres, se asociaron con aptitud combinatoria alta y viceversa.

Los mestizos sobresalientes, con base en las características determinantes de cada componente principal, fueron clasificados principalmente en función del rendimiento y sus componentes (Pmz1, Pmz, Pgr) siendo éste el principal objetivo del fitomejorador; además fueron estos caracteres donde se concentraron las diferencias entre los genotipos, aunque se diferenciaron principalmente de los testigos por los días a floración.

Los resultados indican que el análisis de componentes principales con la dispersión gráfica en el biplot y la estructura de la correlación permitieron considerar la información en la selección de las líneas, a través de sus mestizos, definida en función de la importancia de cada variable y la relación de los caracteres con los genotipos; estos resultados coinciden con los de Yan y Rajcan (2002) quienes mencionan que la representación de genotipos y caracteres en un mismo gráfico es una herramienta efectiva para el estudio y exploración de datos de múltiples características, pues permiten observar la asociación entre los caracteres y los genotipos, y la selección de genotipos basada en múltiples caracteres de acuerdo con los objetivos de mejoramiento.

Si bien, la evaluación se hizo con veinte caracteres, el rendimiento, sus componentes y la fenología fueron principalmente los determinantes en la variación de los datos y con los cuales fue posible discriminar la expresión de los genotipos; el resto de las características, aunque importantes en el mejoramiento genético fueron colineales o no mostraron amplia variación, limitando la distinción

entre los genotipos. Estos resultados concuerdan con los de Maji y Shaibu (2012) quienes señalan que regularmente los mejoradores cuantifican un amplio número de variables que no presentan suficiente poder de discriminación en la evaluación, caracterización y manejo del germoplasma, por lo que el análisis de componentes principales permite eliminar redundancias y reducir la dimensionalidad.

Al comparar los mestizos con el comportamiento de los testigos, se demostró el potencial genético de algunas líneas para el desarrollo de cruzas, ya que, en combinación con el probador, el rendimiento de algunos mestizos fue igual e incluso superior a la mejor expresión del rendimiento de los híbridos testigos, pero con mayor precocidad y mejor expresión de los componentes del rendimiento. Con esta prueba fue posible discriminar más de 80 % de las líneas del programa de mejoramiento, tal como lo señala Jugenheimer (1981) lo cual en evaluaciones subsecuentes, será posible la reducción de costos.

CONCLUSIONES

A través del análisis de componentes principales y de dispersión gráfico, de 54 mestizos, formados con 20 líneas para riego (MtzoRgo) y 34 para riego de auxilio-temporal (MtzRyT), y con base en 20 caracteres, se identificaron doce mestizos de expresión superior: x4, x13, x15, x16 y x19 con líneas de riego y con líneas de secano y4, y8, y10, y14, y16, y19 y y27, determinándose que sus líneas tienen aptitud combinatoria alta.

LITERATURA CITADA

- Iezzoni, F. A. and P. M. Pritts. 1991. Application of principal component analysis to horticultural research. *HortScience* 26(4):334-338.
- Jenkins, M. T. and A. M. Brunson. 1932. Methods of testing inbred lines of maize in crossbred combinations. *Journal of American Society of Agronomy* 24:523-530.
- Jenkins, M. T. 1929. Correlation studies with inbred and crossbred strains of maize. *Journal of Agricultural Research* 39: 677-721.
- Jugenheimer, R. H. 1981. Maíz. Variedades Mejoradas, Métodos de Cultivo y Producción de Semillas. Ed. Limusa. 841 p.
- Lobato-Ortiz R., J. D. Molina-Galán, J. J. López-Reynoso, J. A. Mejía-Contreras, D. Reyes-López. 2010. Criterios para elegir el mejor probador de la aptitud combinatoria general para rendimiento de grano de líneas autofecundadas de maíz *Agrociencia* 44:17-30.
- Maji, A. T. and A. A. Shaibu. 2012. Application of principal component analysis for rice germplasm characterization and evaluation. *Journal of Plant Breeding and Crop Science* 46:87-93.
- Palacios, V. O. y H. Ángeles A. 1990. Comparación de probadores para evaluar líneas S1 de maíz (*Zea mays* L.). *Agrociencia, serie Fitociencia* 1:123-141.
- Rincón, S. F., F. Castillo G., N. A. Ruiz T. 2010. Diversidad y Distribución de los Maíces Nativos en Coahuila, México. SOMEFI. Chapingo, México. 116 p.
- Rohlf, F. J. 2009. NTSYSpc: Numerical Taxonomy System. Ver. 2.21h for Windows. Exeter Software. Setauket, New York. 31 p.
- SAS Institute. 2004. SAS/STAT® 9.1 User's Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc. USA. 5121 p.
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP). 2013. Situación Actual y Perspectivas del Maíz en México 1996-2012. SIAP- SAGARPA. 130 p.

- Sprague, G. F. and L. A. Tatum. 1942. General vs specific combining ability in single crosses of corn. *Journal of the American Society of Agronomy* 34:923-932.
- Turrent, F. A., T. A. Wise and E. Garvey. 2012. Achieving Mexico's maize potential. Global Development and Environment Institute. Working paper No.12-03. Tufts University, Medford, USA. 38 p.
- Yan, W. and J. Fréreau-Reid. 2008. Breeding Line Selection Based on Multiple Traits. *Crop Science* 48:417-423.
- Yan, W. and M. S. Kang MS. 2003. GGE Biplot Analysis. A Graphical Tool for Breeders, Geneticists and Agronomists. CRC Press LLC, New York. 271 p.

CAPÍTULO III

ESTUDIO DE LA APTITUD COMBINATORIA

III.1

APTITUD COMBINATORIA DE LÍNEAS DE MAÍZ EVALUADA MEDIANTE CRUZAS DIALÉLICAS EN LOS VALLES ALTOS DEL CENTRO DE MÉXICO- GRUPO RIEGO

RESUMEN

Para caracterizar la aptitud combinatoria, estudiar los efectos maternos, determinar el tipo de acción génica de las cruzas e identificar el potencial genético de éstas, se evaluaron las p^2 combinaciones simples entre 10 líneas S₆-S₈ desarrolladas para la producción de maíz bajo condiciones de riego en los Valles Altos del Centro de México. Se empleó un diseño experimental lártice 10x10; el análisis genético se efectuó con el Modelo I del Método I de Griffing. La expresión fenotípica de las líneas fue sobresaliente, dado su rendimiento de grano: 5.6 t ha⁻¹, valor promedio. Se encontró, que tres líneas (L5, L6 y L8) tuvieron ACG alta en todas las localidades; L10 en Mixquiahuala y Tecámac y L9 en Tecámac. Las diez cruzas de rendimiento mayor mostraron efectos de ACE positivos y en las cinco de rendimiento menor fueron negativos. Dos líneas fueron sobresalientes como progenitores de cruzas superiores: i) L8, en Montecillo, la cual participó en siete de las diez mejores cruzas; en seis de ellos como hembra y ii) L10, en Mixquiahuala y Tecámac, que formó parte de seis de las diez cruzas superiores; esta línea fue progenitora en la cruza de rendimiento mayor en cada localidad. Con las relaciones de ACG y ACE se sugiere que las cuatro cruzas superiores sean empleadas como híbridos dado que los efectos aditivos fueron menores que los no aditivos y porque en generaciones filiales subsecuentes se esperarían efectos de depresión endogámica.

Palabras clave: *Zea mays* L., maíz, líneas endogámicas, rendimiento de grano, aptitud combinatoria, Método I de Griffing.

SUMMARY

Single crosses from 10 inbred lines (S₆-S₈) were evaluated to characterize their combining ability, to study the maternal effects, to determine the crosses' type of genetic action and to identify their genetic potential. The crosses were planned for grain production under irrigation management conditions in the Central High Valleys of Mexico. An experimental 10 x 10 lattice design was used and the genetic analysis was done by Griffing's Method I (Model I). The lines' phenotypic expression was outstanding by their grain yield: 5.6 t ha⁻¹ on average. It was found out that three lines (L5, L6 and L8) had a high general combining ability (GCA) in all locations; line L9 in Tecamac and line L10 in Mixquiahuala and Tecamac. The ten crosses with the highest grain yield showed positive specific combining ability' (SCA) effects while the five crosses with the lowest grain yield showed negative SCA' effects. Two inbred lines were exceptional as progenitors of outstanding crosses: i) L8, in Montecillo, which conformed seven of the ten best crosses; in six of them it acted as the female progenitor and ii) L10, in Mixquiahuala and Tecamac, which was part of six of the ten greater crosses; this inbred line was one of the parents of the cross that produced the highest yield in each location. According to the genetic structure (GCA and SCA) it is suggested that the four crosses with the greater yield would be used as hybrids since the additive effects were lower than the non-additive effects and because it is expected that on future filial generations there would be inbreeding depression.

Keywords: *Zea mays* L., maize, inbred lines, grain yield, combining ability, Griffing's Method I.

INTRODUCCIÓN

Entre los sistemas de apareamiento, los diseños dialélicos, definidos como conjuntos de cruzamientos simples posibles entre grupos de n progenitores, son los más utilizados en maíz. Éstos fueron presentados inicialmente por Schmidt (1919) y se emplean para estimar los componentes genéticos de la variación en el rendimiento y otras características de las propias cruzas, así como su capacidad productiva (Martínez, 1983).

En general, los cruzamientos dialélicos han demostrado ser herramientas de gran valor en el estudio de poblaciones biológicas, tanto en la obtención de información necesaria para el entendimiento de la acción génica en caracteres cuantitativos de importancia agrícola, como en el establecimiento de esquemas de mejoramiento para la selección de genotipos superiores (Ávila *et al.*, 2009; Gardner y Eberhart, 1966).

Los trabajos que más han contribuido al uso frecuente de los diseños dialélicos en investigaciones genéticas, especialmente relacionados con el maíz híbrido, son el de Sprague y Tatum (1942) y el de Griffing (1956). En el primero, los autores dividieron la aptitud combinatoria (AC) en general (ACG) y específica (ACE); donde la AC es la capacidad que poseen los individuos o una población de combinarse con otros, la ACG es el comportamiento medio de una línea en combinaciones híbridas y la ACE se refiere al efecto en donde ciertas combinaciones se expresan mejor o peor de lo esperado, con base en el comportamiento promedio de las líneas involucradas. Con respecto al tipo de acción génica que determina la AC de las líneas, la ACG está predominantemente asociada a la aditividad, en tanto que la ACE incluye a los efectos no aditivos; es decir, la dominancia y epistasis (Rojas y Sprague, 1952). En el segundo trabajo, Griffing (1956) sistematizó el análisis estadístico para la estimación de los componentes de varianza cuando se utiliza un diseño dialélico basado en ACG y ACE.

Los dialélicos completos, de interés particular para este estudio, fueron propuestos formalmente por Griffing (1956); este investigador definió a las cruzas dialélicas como sistemas de apareamiento de un conjunto de p líneas progenitoras en donde se obtiene un máximo de p^2 combinaciones, las cuales se dividen en tres grupos: i) los p progenitores; ii) las $p(p-1)/2$ cruzas F_1 directas; y las $p(p-1)/2$ cruzas F_1 recíprocas. Con los tres grupos mencionados, desarrolló cuatro métodos de análisis dialélicos que incluyen: I) las p^2 combinaciones posibles; II) los progenitores y las cruzas F_1 directas; III) las cruzas F_1 directas y recíprocas; y IV) las cruzas F_1 directas.

De los diseños de Griffing, los más comúnmente empleados son el II y el IV, los cuales excluyen las cruzas recíprocas y a éstas y a los progenitores, respectivamente; sin embargo, cuando por alguna razón el investigador sospecha de la existencia de efectos maternos, resulta indispensable estudiarlas, para lo cual el modelo lineal básico para el análisis de los experimentos dialélicos ($Y_{ijk} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + e_{ijk}$) puede desarrollarse aún más: $Y_{ijk} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + m_i - m_j + r_{ij} + e_{ijk}$; donde Y_{ijk} es el valor fenotípico observado de la craza con los progenitores i y j en el bloque k ; μ es un efecto común en todas las observaciones; g_i y g_j son los efectos de ACG de los progenitores i y j ; s_{ij} es el efecto de ACE de la craza (i, j); m_i y m_j representan los efectos maternos de los progenitores (i, j); r_{ij} es el efecto recíproco de la craza (i, j) y e_{ijk} es el efecto ambiental aleatorio correspondiente a la observación (i, j, k).

Los componentes maternos, ignorados en la mayoría de los estudios dialélicos, fueron de gran importancia para Roach y Wulff (1987) quienes consideran que la variación en el fenotipo de un individuo, puede no sólo estar determinada por el genotipo y el ambiente sino también por su componente materno. En este sentido, la evidencia cuantitativa más directa para identificar la contribución de los progenitores al fenotipo de su descendencia es a través del desarrollo de los cruzamientos recíprocos y aunque diferentes diseños genéticos pueden ser usados, el dialélico completo es el más común.

Bajo este panorama genético, con el objetivo de caracterizar la aptitud combinatoria y estudiar los efectos maternos de un grupo de líneas endogámicas (S₆-S₈) así como determinar el tipo de acción génica que impera en sus cruzamientos e identificar el potencial genético de éstos para la producción de maíz, se evaluaron las p^2 combinaciones posibles entre diez líneas desarrolladas para producir maíz bajo condiciones de riego en los Valles Centrales de México, bajo un diseño dialélico completo, utilizando para su análisis el Diseño I de Griffing (1956).

MATERIALES Y MÉTODOS

Se evaluaron las p^2 combinaciones posibles entre 10 líneas endogámicas S₆-S₈ desarrolladas para la producción de maíz bajo condiciones de riego para los Valles Altos del Centro de México. El estudio se realizó durante el ciclo primavera-verano 2014, en tres localidades, cuyas características se presentan en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Características de los sitios de evaluación empleados en el estudio de las cruza dialélicas.

Localidad	T (°C)	Pp (mm)	Alt (m)	Fs	Ds Ptas/ha	No. Riegos
Montecillo, México	16.4	550.2	2240	10/04/2014		5
Tecámac, México	17.1	443.5	2265	01/06/2014	65,000	2
Mixquiahuala, Hidalgo	18.3	428.3	2009	26/04/2014		3

T = Temperatura; Pp = Precipitación; Alt = Altura sobre el nivel del mar; Fs = Fecha de siembra; Ds = Densidad de siembra.

En el ciclo primavera-verano de 2013, en el Campo Agrícola Experimental del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, se desarrolló el sistema de cruza entre los progenitores

seleccionados a partir de una prueba de mestizos realizada en 2012; con la semilla obtenida (F_1), en 2014 se establecieron los ensayos de evaluación bajo el diseño experimental látice 10x10, con cuatro repeticiones, estableciéndose en las tres localidades mencionadas en el Cuadro 1. La unidad experimental consistió de un surco de 5 m de longitud y 0.80 m entre éstos.

Durante la estación de crecimiento y a la cosecha se obtuvo información de 26 caracteres cuantitativos asociados con características fenológicas, variables morfológicas y de componentes del rendimiento, estimados con el valor promedio de cinco mazorcas representativas de cada unidad experimental. El rendimiento de grano por unidad experimental (R_{to1}) fue determinado mediante la ecuación siguiente: $R_{to1} = ((PMz1 + PMz2) \times Id \times ((100 - \% Hum)/100))/0.86$; donde $PMz1$ y $PMz2$ fue el peso de las mazorcas cosechadas por unidad experimental, primarias y secundarias, respectivamente; Id , el índice de desgrane; $\% Hum$, la humedad de la muestra en campo y un factor de corrección de 0.86. Con este resultado y considerando el tamaño de la unidad experimental se estimó el rendimiento de grano en $t ha^{-1}$ (R_{to}).

En los casos en donde la semilla de algún cruzamiento fue insuficiente (3 % del número total de unidades experimentales) para el establecimiento de las cuatro repeticiones por localidad, el rendimiento de grano de las parcelas faltantes fue predicho mediante el método propuesto por Eckardt (1952).

Con los datos obtenidos se realizó un análisis estadístico para identificar las variables de mayor correlación positiva con el rendimiento de grano y realizar la discriminación de variables, quedando definido que los tres componentes que más correlacionaron con el rendimiento fueron el peso de mazorcas primarias ($Pmz1$), el peso del grano por mazorca (Pgr) y la longitud de la mazorca (Lmz). Con las variables R_{to} , $Pmz1$, Pgr y Lmz se realizó el análisis genético; éste se efectuó con el Modelo I (de efectos fijos) del Método I (dialélico completo) de Griffing (1956), considerando que los progenitores fueron seleccionados con base en su comportamiento en una prueba de mestizos.

El análisis de varianza combinado se realizó con base en el modelo lineal siguiente: $Y_{ijkl} = \mu + \alpha_l + \delta_{k(l)} + v_{ij} + u_{ij} + (\alpha v)_{ijl} + (\alpha u)_{ijl} + e_{ijkl}$ donde: Y_{ijkl} es el valor fenotípico observado de la craza (i, j) dentro de la repetición k en la localidad l ; μ es la media general; α_l es el efecto de la localidad l ; $\delta_{k(l)}$ es el efecto del bloque o de la repetición k en la localidad l ; v_{ij} es el efecto de la craza $= g_i + g_j + s_{ij}$, donde: g_i y g_j son los efectos de la ACG de los progenitores i y j , respectivamente; s_{ij} es el efecto de ACE de la craza (i, j); $u_{ij} = m_i - m_j + r_{ij}$, donde: m_i y m_j son los efectos maternos de los progenitores i y j , correspondientemente y r_{ij} es el efecto recíproco de la craza (i, j); $(\alpha v)_{ijl} = (\alpha g)_{il} + (\alpha g)_{jl} + (\alpha s)_{ijl}$, donde: $(\alpha v)_{ijl}$ es el efecto de interacción entre las cruza y el ambiente, $(\alpha g)_{il}$ y $(\alpha g)_{jl}$ es el efecto de interacción entre el efecto de g_i y g_j y el ambiente, respectivamente, $(\alpha s)_{ijl}$ es el efecto de interacción entre el efecto s_{ij} y el ambiente; $(\alpha u)_{ijl} = (\alpha m)_{ijl} + (\alpha r)_{ijl}$; donde $(\alpha u)_{ijl}$ es el efecto de interacción entre u_{ij} y el ambiente, $(\alpha m)_{ijl}$ es el efecto de interacción entre m_{ij} y el ambiente, $(\alpha r)_{ijl}$ es la interacción entre el efecto r_{ij} y el ambiente y, e_{ijkl} es el efecto aleatorio del error correspondiente a la observación (i, j, k, l).

El análisis dialélico se realizó con el programa SAS versión 9.3. La prueba de significancia de los efectos principales (ACG, ACE, EMat, ERec) e interacciones (*ACGxLoc*, *ACExLoc*, *EMatxLoc* y *ERecxLoc*) se realizaron mediante las pruebas de F propuestas por Martínez (1983) para el Diseño I de Griffing.

Dada la interacción significativa entre localidades y la aptitud combinatoria, se hicieron análisis específicos por localidad. Por cuestiones de espacio, el análisis de ACG, ACE y de estructura genética se presenta sólo para la variable rendimiento de grano y con dos grupos de cruza, de mayor y menor rendimiento.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de varianza

En el Cuadro 2 se presentan los cuadrados medios del análisis de varianza (ANAVA) combinado mediante el cual se encontraron diferencias altamente significativas ($p \leq 0.01$) entre cruzas y localidades, para rendimiento de grano (Rto) y las tres variables de mayor correlación con éste (Pmz1, Pgr y Lmz). Las diferencias estadísticas entre cruzas se atribuyeron a la expresión de la variabilidad genética entre éstas, asociada con los tipos de acción génica que en cada una se expresaron y la heterosis, producto de la interacción de las líneas participantes. La expresión contrastante de las variables entre las localidades se atribuyeron al efecto ambiental sobre los genotipos; es decir, a la incapacidad para amortiguar el efecto ambiental diferencial asociado con las condiciones hídricas, térmicas, fitopatológicas y edáficas; esto se manifestó en la interacción significativa de cruzas y localidades (*CruzasxLoc*). Al respecto, Hallauer *et al.* (2010) señalan que las cruzas simples, comparadas con las cruzas trilineales y dobles, generalmente presentan mayor interacción con el ambiente, dada su homogeneidad.

Dadas las diferencias significativas entre las cruzas, la suma de cuadrados fue fraccionada entre *ACG* y *EMat* de los progenitores y *ACE* y *ERec* de los cruzamientos (Cuadro 2). Para *ACG* y *ACE* se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas ($p \leq 0.01$) en las diferentes variables, indicando contrastes debidos a efectos aditivos y no aditivos, respectivamente.

Los *EMat* no fueron significativos ($p \leq 0.05$); es decir, los caracteres evaluados (Rto, Pmz1, Pgr y Lmz) expresaron sólo herencia nuclear y no mostraron efectos de la información genética extra nuclear. Los *ERec* presentaron diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0.05$) para Rto y Pmz1, las cuales se atribuyen a los efectos de interacción entre el ADN nuclear y el citoplásmico, éstos fueron denominados por Cockerham (1963) como efectos no maternos.

Cuadro 2. Cuadrados medios del análisis de varianza combinado para el rendimiento de grano y las tres variables de mayor correlación con este en un sistema de cruzas dialélicas completo.

FV	GL	Rto	Pmz1	Pgr	LMz
Localidades	2	580.9 **	86.93**	164786.15**	77.63**
Rep(Loc)	9	8.42 **	1.95**	805.96**	1.48**
Cruzas	99	9.97 **	2.22**	1334.36**	4.22**
ACG	9	37.94 **	10.11**	3022.08**	29.56**
ACE	45	11.92 **	2.32**	2063.08**	2.01**
EMat	9	2.61 ns	0.55ns	748.52ns	5.48ns
ERec	36	2.40 *	0.45*	148.0ns	0.34ns
CruzasxLoc	198	2.83 **	0.53**	320.95**	0.87**
ACGxLoc	18	8.87 **	1.40**	924.72**	1.26**
ACExLoc	90	2.34 **	0.42**	261.28ns	0.89**
EMatxLoc	18	3.22 ns	0.69ns	319.65ns	7.47ns
ERecxLoc	72	1.83ns	0.17ns	244.92ns	0.00ns
Error	876	1.50	2.50	185.63	5.50
CV (%)		17.64	17.46	10.33	5.62

FV = Factor de variación; GL = Grados de libertad; Rto = Rendimiento de grano; Pmz1 = Peso de mazorcas primarias; Pgr = Peso de grano por mazorca; Lmz = Longitud de mazorca; ACG = Aptitud Combinatoria General; ACE = Aptitud Combinatoria Específica; EMat = Efectos Maternos; ERec = Efectos Recíprocos; Loc = Localidad; CV = Coeficiente de variación. Los asteriscos indican significancia = ** ($p \leq 0.01$) y * ($p \leq 0.05$).

La interacción significativa *CruzasxLoc* condicionó a que se hiciera el fraccionamiento de los efectos de interacción: *ACGxLoc*, *ACExLoc* y *ERecxLoc* (Cuadro 2). Las interacciones *ACGxLoc* y *ACExLoc* fueron altamente significativas ($p \leq 0.01$), excepto para la variable Pgr; *ERecxLoc* no fue significativa. Las interacciones mostraron que los efectos de ACG y ACE fueron específicos para los ambientes de evaluación y, por lo tanto, fue necesario realizar el análisis en cada localidad. Los valores de suma de cuadrados del ANAVA del Cuadro 2 (datos no mostrados) indican que la contribución a la varianza del rendimiento de grano, atribuible a las cruzas, estuvo explicada por 54 % de ACE, 34 % de ACG, 8.7 % de *ERec* y 2.3 % de *EMat*; es decir, para Rto los efectos no aditivos fueron más importantes que los aditivos; esta misma tendencia se observó para Pgr. De acuerdo con Ávila *et al.* (2009) la superioridad de los efectos no aditivos puede deberse a la heterosis resultante de las combinaciones híbridas entre los progenitores. Para Pmz1 los efectos de ACG y ACE fueron similares, mientras que para Lmz el efecto de ACG fue mayor que el de ACE; la contribución a la varianza de *ERec* fue pequeña ($< 6\%$). De la Rosa *et al.* (2006); Srdic *et al.* (2007); Ávila *et al.* (2009) y Pérez-López *et al.* (2014), en estudios similares a éste, también encontraron que el Rto está principalmente controlado por efectos no aditivos.

Con estos resultados se determinó que los efectos de ACG, ACE y *ERec* difieren con respecto a la variable considerada y al genotipo estudiado. Con base en los nulos efectos maternos (*EMat*) encontrados, se considera que el aprovechamiento de las cruzas sobresalientes puede realizarse en ambos sentidos (directo y recíproco) sin que haya diferencias significativas. Estos resultados son apoyados por Cockerham (1963) quien señala que en plantas los efectos maternos son mínimos y que generalmente no es necesaria su contemplación; sin embargo, no evaluarlos hubiese podido conducir a interpretaciones erróneas e incertidumbre de los resultados obtenidos, tal como lo menciona Mahgoub (2011).

Expresión fenotípica y ACG de las líneas

La expresión fenotípica de las líneas fue sobresaliente, ya que aun cuando son altamente homocigóticas (S₆-S₈) mostraron rendimiento superior al mínimo necesario (5.6 t ha⁻¹, valor promedio general, Cuadro 3) de acuerdo con Espinosa *et al.* (2002) quienes consideran que para la rentabilidad económica de la producción de semilla, las líneas utilizadas como progenitores femeninos de híbridos de cruce simple, deben expresar una producción mínima necesaria de 3.0 t ha⁻¹.

Las líneas presentaron mayor potencial en Mixquiahuala, Hidalgo (6.3 t ha⁻¹, valor promedio) y menor en Tecámac, Estado de México (4.8 t ha⁻¹, valor promedio); este comportamiento estuvo asociado con particularidades de las localidades: en Mixquiahuala, aunque con condiciones hídricas menores a las comunes pero suministradas en los momentos oportunos, se tuvo la mejor expresión de los genotipos (líneas y cruces); en Montecillo, un problema fitopatológico en el lote experimental causó reducciones significativas en el rendimiento; en Tecámac la restricción hídrica provocó Rto bajo con respecto a las otras localidades; no obstante, con base en lo esperado, Montecillo presentó un comportamiento atípico ya que el rendimiento debió ser igual o mayor que en Mixquiahuala, dado el manejo óptimo del cultivo.

En Mixquiahuala, Hidalgo, las líneas mostraron una variación del Rto de 9.7 (L6) a 3.9 (L2) t ha⁻¹ (Cuadro 3); en Montecillo, el intervalo fue de 9.1 (L6) a 4.2 (L2) t ha⁻¹ y en Tecámac de 6.3 (L7) a 3.8 t ha⁻¹(L9). Se observó que el Rto alto de la línea L6 se mantuvo entre las localidades y, en el sentido opuesto, L2 expresó menor potencial. Cabe mencionar, como se observa en el valor inferior de Rto, que aún entre localidades las líneas mostraron Rto superior a 3.0 t ha⁻¹, considerado básico para la rentabilidad de la producción de semilla (Espinosa *et al.*, 2002); así, aunque es posible discriminar la expresión de las líneas e identificar las superiores, todas presentaron Rto superior al mínimo necesario.

Cuadro 3. Rendimiento de grano y efecto de aptitud combinatoria general de las líneas progenitoras en tres localidades de los Valles Altos del Centro de México.

Línea	Montecillo		Mixquiahuala		Tecámac	
	Rto	g_i	Rto	g_i	Rto	g_i
	$t\ ha^{-1}$		$t\ ha^{-1}$		$t\ ha^{-1}$	
L1	6.7**	-0.22 ⁽⁸⁾	5.7	-0.66 ⁽¹⁰⁾	5.3**	-0.29 ⁽⁸⁾
L2	4.2	-0.38 ⁽⁹⁾	3.9	-0.49 ⁽⁶⁾	4.6	-0.32 ⁽⁹⁾
L3	4.4	-0.03 ⁽⁵⁾	4.2	-0.62 ⁽⁹⁾	3.7	-0.18 ⁽⁷⁾
L4	4.8	-0.01 ⁽⁴⁾	4.7	-0.55 ⁽⁸⁾	3.0	-0.52 ⁽¹⁰⁾
L5	7.0**	0.19 ⁽³⁾	8.0**	0.17 ⁽⁵⁾	6.0**	0.40 ⁽¹⁾
L6	9.1**	0.60 ⁽²⁾	9.7**	0.92 ⁽²⁾	6.2**	0.18 ⁽⁴⁾
L7	6.7**	-0.63 ⁽¹⁰⁾	7.2**	-0.54 ⁽⁷⁾	6.3**	-0.03 ⁽⁶⁾
L8	5.7	0.76 ⁽¹⁾	7.2**	0.25 ⁽⁴⁾	4.6	0.25 ⁽³⁾
L9	4.3	-0.14 ⁽⁶⁾	4.0	0.31 ⁽³⁾	3.0	0.15 ⁽⁵⁾
L10	4.4	-0.14 ⁽⁷⁾	8.4**	1.05 ⁽¹⁾	4.8**	0.37 ⁽²⁾
DHS	2.86	0.67	2.95	0.98	1.58	0.56

Rto = Rendimiento de grano; g_i = Efecto de ACG; DHS = Diferencia Honesta Significativa, ** = Diferencias estadísticas altamente significativas ($p \leq 0.01$). El valor en paréntesis muestra el orden de las líneas respecto al efecto de su ACG (1= mayor y 10 = menor).

Dada la interacción de ACG x localidades, se analizó el comportamiento dentro de cada sitio. En Montecillo (Cuadro 3) cuatro líneas: L6, L5, L1 y L7 mostraron Rto mayor (9.1, 7.0, 6.7 y 6.7 $t\ ha^{-1}$, respectivamente) y, con base en la clasificación numérica del efecto de la ACG (1= ACG mayor

y 10= ACG menor) quedaron ordenadas de la siguiente manera: 2, 3, 8 y 10; no obstante, L8 con Rto bajo (5.7 t ha^{-1}) presentó el valor de ACG mayor (0.76). Se consideró que sólo las líneas L5, L6 y L8 fueron de ACG alta y se determinó que la ACG de éstas no estuvo estrictamente asociada al Rto mayor; esto quedó ejemplificado con la expresión de las líneas L1 y L7 (Rto alto y g_i negativo) y L8 (Rto bajo y g_i positivo).

En Mixquiahuala, se tuvieron cinco líneas con Rto mayor: L6, L10, L5, L7 y L8 con 9.7, 8.4, 8.0, 7.2 y 7.2 t ha^{-1} , correspondientemente; entre éstas, sólo cuatro (L5, L6, L8 y L10) se consideraron de ACG alta, por presentar coeficientes positivos. Considerando la expresión de Rto y los efectos de ACG, se determinó que para esta localidad, las líneas de ACG alta fueron L5, L6, L8, L9 y L10, mientras que, se etiquetaron como de ACG baja aquéllas con coeficientes negativos (L1, L2, L3, L4 y L7), entre las cuales destacó L7 con Rto alto.

En Tecámac, de Rto mayor fueron: L7, L6, L5, L1 y L10 con 6.3, 6.2, 6.0, 5.3 y 4.8 t ha^{-1} , respectivamente; pero sólo tres (L5, L6 y L10) presentaron coeficientes positivos, a las cuales se adhirieron L8 y L9 como líneas de ACG alta, pero de rendimiento menor. El resto de las líneas, se consideraron de ACG baja.

En general, se encontró, que tres líneas (L5, L6 y L8) tuvieron ACG alta en todas las localidades y L10 en Mixquiahuala y Tecámac y L9 en Tecámac. Se considera que las líneas con ACG alta presentan mayor probabilidad de producir cruzamientos con Rto mayor, dada la probabilidad superior de interaccionar positivamente entre ellas. En sentido contrario, las líneas L1, L2, L3, L4 y L7 mostraron ACG baja en las tres localidades y se esperarían que apareadas entre sí den origen a cruzamientos no sobresalientes (Pérez-López, 2014; Escorcia-Gutiérrez, 2010).

Entre Rto y ACG, el análisis mostró que no hubo una relación directa; es decir, las líneas de Rto mayor no fueron necesariamente aquéllas con los efectos de ACG mayores o viceversa; estos resultados contrastan parcialmente con los de Reyes *et al.* (2004) que encontraron que las líneas

endogámicas de Rto mayor fueron las de ACG alta, aunque, coinciden con los de Pérez-López (2014); estos resultados se asociaron con la selección integral fenotípica de las líneas, donde junto con el criterio de Rto superior, se seleccionaron genotipos con características complementarias importantes para el fitomejoramiento, como precocidad, altura de la planta, vigor, posición de mazorca, número de hileras, entre otros, lo cual pudo conducir a las discrepancias entre Rto y ACG.

Aptitud combinatoria específica

Dada la significancia estadística en la interacción *ACE* \times *Loc*, el análisis de los resultados se realizó dentro de cada sitio de evaluación. En el Cuadro 4 se muestran, de 90 posibles, los diez cruzamientos de mayor y los cinco de menor Rto en cada localidad. El Rto promedio de las cruzas fue mayor en Mixquiahuala (8.5 t ha⁻¹) seguido de Montecillo (6.8 t ha⁻¹) y Tecámac (6.0 t ha⁻¹); comportamiento similar al de las líneas y que obedece a las mismas condiciones ambientales previamente mencionadas.

En Montecillo, la variación de Rto entre las 90 cruzas fue de 9.2 (L10 \times L8) a 4.6 (L9 \times L7) t ha⁻¹ y el efecto de la ACE fue de 1.86 a 0.36, respectivamente (Cuadro 4). Se encontró que los efectos de ACE estadísticamente mayores (1.86, 1.84, 1.41 y 1.34) fueron de los cruzamientos L10 \times L8, L3 \times L10, L4 \times L8 y L3 \times L9, los cuales presentaron el primero, segundo, quinto y décimo mejor rendimiento; es decir, los efectos s_{ij} no guardaron estricta relación con el Rto. De acuerdo con la clasificación de ACG de las líneas, en sólo dos de los diez cruzamientos de rendimiento mayor (L6 \times L8 y L5 \times L8) los dos progenitores participantes tuvieron ACG alta y en otros seis, sólo tuvieron un progenitor de ACG alta (la línea L8), la cual destaca ampliamente en ocho de las diez cruzas superiores; en dos cruzas más (L3 \times L10 y L3 \times L9) participaron líneas de ACG baja que dieron resultados S_{ij} altos, destacando en ambas la línea L3.

Los valores s_{ij} de los cruzamientos con rendimiento superior fueron positivos, salvo para L6xL10, y negativos para las cruzas de Rto menor. La cruza L3xL10 presentó el mayor efecto de s_{ij} (2.76) y el quinto mejor Rto; este resultado coincidió con el encontrado en Montecillo, donde los valores de ACE mayores no necesariamente correspondieron con los rendimientos mayores. En Mixquiahuala, en cuatro cruzas (L10xL6, L10xL5, L8xL10 y L6xL10) ambos progenitores fueron líneas de ACG alta (L5, L6, L8 y L10); en otras cinco participó al menos una y en L9xL4, ambas fueron de ACG baja, pero con s_{ij} alto. Destacó la línea L10 al participar en seis cruzas de rendimiento superior, también fue la línea con ACG mayor en esta localidad, aunque no la de mejor Rto. En el sentido opuesto, se identificó la expresión de dos líneas de ACG baja y de Rto bajo en sus versiones directa y recíproca (L1xL7 y L7xL1); este par de líneas, además de demostrar la ausencia de efectos maternos, también son ejemplo de un patrón antagónico de rendimiento.

En Tecámac la variación del Rto fue de 7.5 (L10xL7) a 4.3 (L1xL7) t ha⁻¹ y el efecto de ACE de 1.33 a -1.23, coincidiendo el Rto mayor con el s_{ij} mayor y viceversa. Los s_{ij} más altos (1.33, 1.16, 1.12 y 0.99) los mostraron las cuatro cruzas de Rto mayor (L10xL7, L9xL8, L9xL10 y L10xL3); se observó que en la cruza de mayor rendimiento participó la segunda línea de mayor ACG (L10) y una línea de ACG baja (L7). En siete de los diez mejores cruzamientos participaron ambas líneas de ACG superior (L10 y L9) y en el resto, al menos una. Las cinco cruzas de menor rendimiento presentaron menos de 5 t ha⁻¹, con efectos de ACE negativos. En éstas sobresalió la participación de dos líneas de ACG baja, L1 y L7, quienes formaron la cruza directa (L1xL7) de menor rendimiento; respuesta similar la tuvo en Mixquiahuala.

Cuadro 4. Rendimiento de grano y efecto de aptitud combinatoria específica en los diez cruzamientos de mayor y los cinco de menor rendimiento de grano en cada localidad de estudio.

Montecillo			Mixquiahuala			Tecámac		
Cruza	Rto <i>t ha⁻¹</i>	S _{ij}	Cruza	Rto <i>t ha⁻¹</i>	S _{ij}	Cruza	Rto <i>t ha⁻¹</i>	S _{ij}
L10xL8	9.2	1.86 ⁽¹⁾	L9xL10	11.5	1.84 ⁽²⁾	L10xL7	7.5	1.33 ⁽¹⁾
L4xL8	8.9	1.41 ⁽³⁾	L10xL6	11.2	0.94	L9xL8	7.4	1.16 ⁽²⁾
L9xL8	8.6	1.30	L10xL5	11.1	1.65	L9xL10	7.4	0.99 ⁽⁴⁾
L6xL8	8.4	0.36	L9xL6	11.0	1.50	L10xL3	7.2	1.12 ⁽³⁾
L3xL10	8.4	1.84 ⁽²⁾	L9xL4	10.8	2.76 ⁽¹⁾	L5xL9	7.2	0.76
L5xL8	8.3	0.65	L2xL6	10.5	1.81 ⁽³⁾	L10xL8	7.1	0.68
L9xL6	8.3	1.08	L8xL10	10.2	0.67	L10xL9	7.1	0.76
L1xL8	8.2	0.95	L6xL10	10.2	-0.04	L5xL6	7.1	0.65
L8xL10	8.0	0.64	L10xL1	10.0	1.38	L5xL7	7.0	0.81
L3xL9	7.9	1.34 ⁽⁴⁾	L5xL9	9.9	1.15	L10xL5	7.0	0.40
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
L7xL10	5.3	-0.64	L3xL5	6.5	-1.33	L2xL1	4.9	-0.33
L1xL7	5.3	-0.57	L2xL1	6.2	-0.92	L3xL7	4.9	-0.74
L2xL1	5.0	-1.09	L7xL1	6.0	-1.09	L9xL1	4.8	-0.93
L10xL1	4.9	-1.42	L3xL7	5.9	-1.19	L2xL7	4.7	-0.79
L9xL7	4.6	-1.33	L1xL7	4.9	-2.12	L1xL7	4.3	-1.23
DHS	3.3		DHS	4.9		DHS	2.7	

Rto: Rendimiento de grano; s_{ij}: efecto de ACE; DHS: Diferencia Honesta Significativa. Los números entre paréntesis indican el orden de las cruzas con base en su ACE (1= S_{ij} mayor).

En Mixquiahuala, el intervalo del rendimiento de grano fluctuó entre 11.5 (L9xL10) y 4.9 (L1xL7) t ha⁻¹, y la ACE entre 2.76 y -2.12 (Cuadro 4). En esta localidad, de los diez cruzamientos con más rendimiento sólo uno produjo menos de 10 t ha⁻¹, demostrando con ello el alto potencial de rendimiento de las cruzas; así como la mejor localidad de adaptación de estas cruzas.

Con base en el análisis general, se encontró que los diez cruzamientos de Rto mayor mostraron efectos de ACE positivos mientras que los cinco de Rto menor fueron negativos; es decir, que el Rto se expresó de acuerdo a la interacción de las líneas. Se detectó la expresión sobresaliente de dos líneas progenitoras de cruzamientos superiores: i) la línea L8, en Montecillo, la cual participó en siete de los diez mejores cruzamientos; en seis de ellos como hembra y ii) la línea L10, en Mixquiahuala y Tecámac, que formó parte de seis de los diez cruzamientos sobresalientes; dicha línea actuó indistintamente como hembra o macho; también, es conveniente señalar que esta línea fue progenitora del cruzamiento de mayor Rto en cada localidad, combinando de manera sobresaliente tanto con una línea de ACG alta (Montecillo y Mixquiahuala) como con una de ACG baja (Tecámac).

Finalmente, con base en los resultados obtenidos fue posible determinar la ACG de las líneas y la ACE de las cruzas, y discriminar su potencial con base en éstos; sin embargo, también se encontró una interacción de los genotipos con las localidades y por lo tanto, fue necesaria la evaluación de éstos en cada sitio, lo que a su vez, hace necesario el estudio de su estabilidad.

Estructura genética de las cruzas

En el análisis de la estructura genética sólo se presentaron las cuatro cruzas de Rto mayor y una de Rto menor, de las 90 posibles, dentro de cada sitio de evaluación (Cuadro 5). En este análisis no se consideraron los efectos maternos y recíprocos, dada su baja aportación a la variación del rendimiento.

Entre localidades, con base en los valores de los efectos, la estructura genética del rendimiento en los cruzamientos presentó comportamientos contrastantes. Para las cruzas de Rto mayor el efecto de ACE fue positivo mientras que para los de Rto menor fue negativo.

Cuadro 5. Estructura genética de los cuatro cruzamientos de rendimiento de grano mayor y el de menor para cada localidad estudiada.

Cruza	Localidad	Rto t ha ⁻¹	μ t ha ⁻¹	g_i	g_j	g_i+g_j	s_{ij}
L9xL10	Mixquiahuala	11.5		0.31	1.05	1.36	1.84
L10xL6		11.2		1.05	0.92	1.97	0.94
L10xL5		11.1	8.3	1.05	0.17	1.22	1.65
L9xL6		11.0		0.31	0.92	1.23	1.50
L1xL7		6.5		-0.66	-0.54	-1.20	-2.12
L10xL8	Montecillo	9.2		-0.14	0.76	0.62	1.86
L4xL8		8.9		-0.01	0.76	0.75	1.41
L9xL8		8.6	6.7	-0.14	0.76	0.62	1.30
L3xL10		8.4		-0.03	-0.14	-0.17	0.36
L9xL7		5.3		-0.14	-0.63	-0.77	-1.33
L10xL7	Tecámac	7.5		0.37	-0.03	0.34	1.33
L9xL8		7.4		0.15	0.25	0.40	1.16
L9xL10		7.4	5.9	0.15	0.37	0.52	0.99
L10xL3		7.2		0.37	-0.18	0.19	1.12
L1xL7		4.3		-0.29	-0.03	-0.32	-1.23

Rto = Rendimiento de grano (t ha⁻¹); g_i y g_j = efectos de ACG; s_{ij} = Efectos de ACE.

Con base en las relaciones de ACG y ACE, denotadas por sus efectos, se encontró que las cuatro cruzas identificadas como sobresalientes en las diferentes localidades deben ser usadas sólo como híbridos dado que $g_i + g_j < s_{ij}$; es decir, los efectos aditivos fueron menores que los no aditivos, por lo tanto, se esperarían efectos de depresión endogámica en las siguientes generaciones filiales; solo una crusa (L10xL6) en Mixquiahuala mostró $g_i + g_j > s_{ij}$, en donde los efectos aditivos fueron mayores que los de dominancia; por lo tanto, esta combinación genética podría ser usada como variedad de polinización libre, sin detrimentos del rendimiento en generaciones avanzadas.

CONCLUSIONES

Los efectos maternos del grupo de líneas evaluados a través sus p^2 cruzas no fueron significativos, por lo que la expresión de sus caracteres estuvo biológicamente determinada por herencia exclusivamente nuclear y que en forma práctica, permiten el desarrollo y aprovechamiento de las cruzas en ambos sentidos: directo y recíproco, según convenga, de acuerdo a las características fenotípicas de los progenitores.

El análisis de la aptitud combinatoria permitió determinar y clasificar la ACG de las líneas y ACE de los cruzamientos. Las variables estudiadas estuvieron determinadas principalmente por efectos no aditivos (dominancia y epistasis). Las líneas de ACG alta dieron origen a cruzas de rendimiento alto, con efectos de ACE positivos. En las cruzas superiores intervinieron ambas, o al menos una, de las líneas de ACG alta pero con ACE positiva.

En cuanto a la productividad de las líneas, éstas expresaron potencial suficiente para ser utilizadas en la producción de semilla; también, los cruzamientos sobresalientes mostraron potencial genético para incidir positivamente en la producción de maíz en los Valles Altos del Centro de México, tanto en el corto como mediano y largo plazo.

LITERATURA CITADA

- Ávila P., M., S. A. Rodríguez H., M. E. Vázquez B., F. Borrego E., A. J. Lozano R. y A. López B. 2009. Aptitud combinatoria y efectos recíprocos en líneas endogámicas de maíz de Valles Altos del Centro de México. *Agricultura Técnica en México* 35(3): 285-293.
- Cockerham, C. C. 1963. Estimation of genetics variances. *In: Statistical Genetics and Plant Breeding a symposium and workshop sponsored by the Committee on Plant Breeding and Genetics of the Agricultural Board at the North Carolina State College, Raleigh, N.C., March 20-29, 1961.* Ed. W. D. Hanson, H. F. Robinson. (Eds.). National Academy of Sciences-National Research Council. No. 982. 623 p.
- De la Rosa, L. A., C. de León H., F. Rincón S., G. Martínez Z. 2006. Efectos genéticos, heterosis y diversidad genética entre híbridos comerciales de maíz adaptados a el Bajío Mexicano. *Revista Fitotecnia Mexicana* 29(3): 247-254.
- Eckardt, R. C. 1952. Predicting yields of missing single crosses of corn. *Agronomy Journal*. 44:215-216.
- Escorcia-Gutiérrez, N., J. D. Molina-Galán, F. Castillo-González., y J. Mejía-Contreras. 2010. Rendimiento, heterosis y depresión endogámica de cruza simples de maíz. *Revista Fitotecnia Mexicana* 33(3): 271-279.
- Espinosa C., A., M. Sierra M., y N. Gómez M. 2002. Producción y tecnología de semillas mejoradas de maíz por el INIFAP en el escenario sin la PRONASE. *Agronomía Mesoamericana* 14: 117-121.
- Gardner, C. O. and S. A. Eberhart 1966. Analysis and interpretation of variety cross diallel and related population. *Biometrics* 22: 439-452.
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Sciences* 9: 463-493.

- Hallauer, A. R., M. Carena and J. B. Miranda. 2010. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Springer-Verlag. New York Inc. 664 p.
- Mahgoub M. G. 2011. Partitioning of general and specific combining ability effects for estimating maternal and reciprocal effects. *Journal of Agricultural Science* 3(2): 213-222.
- Martínez G. A. 1983. *Diseño y Análisis de Experimentos de Cruzas Dialélicas*. Centro de Estadística y Cálculo. Colegio de Postgraduados. 252 p.
- Pérez-López, F. J., R. Lobato-Ortiz, J. J. García-Zavala, J. D. Molina-Galán., J. J. López-Reynoso, T. Cervantes-Santana. 2014. Líneas homocigóticas de maíz de alto rendimiento como progenitoras de híbridos de cruce simple. *Agrociencia* 48: 425-437.
- Reyes L., J. D. Molina G., M. Oropeza R., y E. Moreno P. 2004. Cruzas dialélicas entre líneas autofecundadas de maíz derivadas de la raza Tuxpeño. *Revista Fitotecnia Mexicana* 27: 49-56.
- Roach, D. A. and R. Wulff D. 1987. Maternal effects in plants. *Annual Review and Systematics* 18: 209-235.
- Rojas, B. A. and G. F. Sprague. 1952. Comparison of variance components in corn yield trials: III. General hybrids of maize. *Indian Journal of Genetics* 62: 312-315.
- Srdic, J., S. Pajic, and S. Drinic-Mladenovic. 2007. Inheritance of maize grain yield components. *Maydica* 52:261-264.
- Sprague, G. F. and L. A. Tatum. 1942. General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *Journal of American Society of Agronomy* 34: 923-32.

III.2

APTITUD COMBINATORIA DE LÍNEAS ENDOGÁMICAS MEDIANTE UN DIALÉLICO COMPLETO EN LOS VALLES ALTOS DE MÉXICO-GRUPO RIEGO Y TEMPORAL

RESUMEN

Con el objetivo de caracterizar la aptitud combinatoria, el tipo de acción génica e identificar el potencial genético se evaluó el rendimiento de grano de las p^2 combinaciones posibles entre diez líneas S₆-S₈ desarrolladas para la producción de maíz bajo condiciones de riego y temporal para los Valles Altos del Centro de México. La varianza del rendimiento estuvo constituida por 50 % de *ACE*, 38 % de *ACG*, 7 % de *ERec* y 5 % de *EMat*. Los efectos maternos fueron no significativos y por lo tanto, el carácter estuvo determinado sólo por herencia nuclear. La expresión fenotípica de las líneas fue sobresaliente y permite la rentabilidad de la producción de semilla. En la determinación de la *ACG* de las líneas, sólo una mostró *ACG* alta en las diferentes localidades y cinco en dos. La interacción significativa entre las localidades y las líneas, provocó incertidumbre en la selección y clasificación de la *ACG* de las líneas, lo cual supone una limitante para el mejoramiento y el avance genético. Diferentes cruzas por localidad expresaron el máximo rendimiento denotando la presencia de interacción genotipo-ambiente. Los diez cruzamientos de rendimiento mayor en cada localidad mostraron s_{ij} positivos, mientras que los de rendimiento menor presentaron efectos negativos. Las cruzas con líneas de *ACG* alta presentaron expresión superior del rendimiento. Con base en la estructura genética se encontraron cruzas que sólo pueden ser empleadas como tales y otras que pueden ser usadas como variedades o formar parte de un programa de mejoramiento genético. Los resultados obtenidos demostraron que las líneas y sus cruzas poseen el potencial genético para incidir en la producción de maíz a corto, mediano y largo plazo en los Valles Altos del Centro de México.

Palabras Clave: maíz, aptitud combinatoria, acción génica, rendimiento de grano, Valles Altos del Centro de México

SUMMARY

With the objective to characterize the combining ability, the type of genetic action and to identify the genetic potential, the grain yield of p^2 possible combinations between 10 inbred lines (S₆-S₈) developed for the grain production under irrigation or seasonal rainfall for the Central High Valleys of Mexico was evaluated. The yield variance was constituted by 50% of specific combining ability (SCA), 38% by general combining ability (GCA), 7% by reciprocal effects (*ERec*) and 5% by maternal effects (*Emat*). The *Emat* were not significant, and therefore the trait was determined just by nuclear inheritance. The phenotypic expression of the inbred lines was outstanding and thus it is considered that it allows the profitableness of seed production. About the GCA of the lines, just one showed high GCA on the three locations evaluated and five lines in two locations. The significant interaction between locations and inbred lines caused uncertainty on the selection and classification of the lines' GCA, which represents a limitation for the breeding process and the genetic gain. Different crosses by location expressed the highest yield, pointing at genotype-environment interaction. The ten crosses with the higher grain yield in each location showed positive s_{ij} , while the ones with lower yield showed negative effects. The crosses with high GCA had a higher performance of the yield. Based on their genetic structure, it was figured out that some crosses could be used as single crosses and some other could be used as cultivars (free pollination populations) or could be included in a maize breeding program. The results demonstrated that the inbred lines and its crosses possess the genetic potential to influence the maize production in the Central High Valleys of Mexico in a short, medium and long term.

Keywords: maize, combining ability, genetic action, grain yield, Central High Valleys of Mexico.

INTRODUCCIÓN

Los diseños dialélicos, definidos como el conjunto de cruzamientos simples posibles entre un grupo de n progenitores son, según Hallauer *et al.* (2010) de los sistemas de apareamiento, los más extensamente usados en maíz y en cualquier otra especie. Griffing (1956) describió los modelos estadísticos para analizar cuatro diferentes diseños dialélicos, los cuales se han popularizado en la determinación del efecto de aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE) (Fan *et al.* 2013), conceptos definidos por Sprague y Tatum (1942) y que se refieren a la capacidad de los individuos o de una población para combinarse con otros; siendo la ACG el comportamiento medio de una línea en combinaciones híbridas y la ACE el efecto en donde ciertas combinaciones se expresan mejor o peor de lo esperado, con base en el comportamiento promedio de las líneas involucradas.

Los cruzamientos recíprocos incluidos en el Método 1 y 3 de Griffing (1956), permiten la estimación de los efectos recíprocos y maternos (Zhang *et al.* 2005), útiles para determinar la existencia de factores maternos o extra-nucleares involucrados en la expresión de un determinado carácter; Fan *et al.* (2013), los consideran importantes para cultivos como el maíz, donde el rendimiento de grano está determinado ampliamente por el endospermo, aunque Jumbo y Carena (2008) los resaltan en el estudio del grano y la calidad de éste. Yao *et al.* (2013) reportó que la inclusión de los efectos recíprocos provoca modificaciones en la estimación del efecto de la ACE, tal que éste difiere, cuando la línea es empleada como hembra, de aquél cuando es usado como macho. Además, los efectos recíprocos mostraron efectos significativos sobre la determinación del rendimiento (Yao *et al.* 2013).

Para el análisis genético, la forma en la que se realice la selección de los progenitores determinará el modelo apropiado a usar: de efectos fijos (I) o de efectos aleatorios (II), los cuales dan origen a diferentes esperanzas de cuadrados medios en el análisis de varianza. Si los progenitores fueron

seleccionados con base en su comportamiento, el Modelo I es el más conveniente y con el cual es posible comparar la aptitud combinatoria de los progenitores e identificar las combinaciones híbridas superiores. Si los padres fueron seleccionados como una muestra aleatoria, a partir de una población en equilibrio de ligamiento, entonces el Modelo II será el adecuado; con éste, es posible estimar los componentes de varianza y realizar inferencias acerca de la población de la cual los progenitores fueron obtenidos (Sughroue, 1997).

Con respecto al Modelo I, Sprague y Tatum (1942) indicaron que los estimadores de ACG y ACE pueden ser interpretados en términos de genes y de la acción de éstos; así, la ACG es una indicación de los efectos aditivos principalmente, mientras que la ACE es una estimación de la dominancia o epistasis. En este sentido, Mahgoub (2011) considera que el efecto materno es principalmente aditivo y que la ACE provee una estimación del efecto de dominancia, mientras que las diferencias entre una craza y su recíproca expresan la interacción entre los genes del núcleo y los citoplásmicos. Con base en lo anterior, para el análisis del experimento dialélico completo, el modelo lineal básico ($Y_{ijk} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + e_{ijk}$) puede desarrollarse aún más: $Y_{ijk} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + m_i - m_j + r_{ij} + e_{ijk}$; donde Y_{ijk} es el valor fenotípico observado de la craza con los progenitores i y j , en el bloque k ; μ es el efecto común a todas las observaciones; g_i y g_j representan el efecto de ACG del progenitor i y j ; s_{ij} es el efecto de ACE de la craza (i, j); m_i y m_j representan los efectos maternos; r_{ij} es el efecto recíproco de la craza (i, j); y e_{ijk} es el efecto ambiental aleatorio correspondiente a la observación (i, j, k).

Bajo este panorama genético, con el objetivo de caracterizar la aptitud combinatoria de un grupo de líneas endogámicas (S_6 - S_8) e identificar el tipo de acción génica que impera en sus cruzamientos así como identificar el potencial de éstos para la producción de maíz en los Valles Altos de México, se realizó un sistema de cruzas dialélico completo que fue evaluado en tres localidades del área ecológica señalada. Dos hipótesis condujeron la investigación: la existencia de efectos maternos

permite diferenciar a los progenitores cuando son empleados como macho o como hembra y las cruza simples de rendimiento mayor estarán constituidas por líneas con efectos de ACG positivos y altos o con al menos, una línea con esta característica pero con efecto de ACE alto y positivo y viceversa, con respecto a las cruza de rendimiento menor.

MATERIALES Y METODOS

Se evaluaron las p^2 combinaciones posibles entre las diez líneas S₆-S₈ desarrolladas para la producción de maíz bajo condiciones de riego o temporal para los Valles Altos del Centro de México. El estudio se realizó durante el ciclo primavera-verano 2014, en tres localidades del área ecológica mencionada, cuyas características se presentan en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Características climatológicas y del experimento en los sitios de evaluación empleados para el sistema dialélico.

Localidad	T (°C)	Pp (mm)	Alt (msnm)	Fs	Ds Ptas/ha	No. Riegos
Montecillo, México	16.4	550.2	2240	10/04/2014		5
Mixquiahuala, Hidalgo	18.3	428.3	2009	26/04/2014	65,000	3
Tecámac, México	17.1	443.5	2265	01/06/2014		2

T = Temperatura; Pp = Precipitación; Alt = Altura sobre el nivel del mar; Fs = Fecha de siembra;

Ds = Densidad de siembra, en plantas por hectárea.

Mediante prueba de mestizos se identificó un grupo de diez líneas sobresalientes por su ACG; en el ciclo primavera-verano de 2013, en el Campo Agrícola Experimental del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, se realizó un sistema de cruza dialélico completo; con la semilla obtenida (F₁), en 2014 se realizó la evaluación bajo un diseño experimental látice 10x10.

La unidad experimental consistió de un surco de 5 m de longitud y 0.80 m entre éstos, con cuatro repeticiones.

Durante la estación de crecimiento y en la cosecha se obtuvo información de 26 caracteres cuantitativos asociados con características fenológicas, morfológicas y componentes del rendimiento, definidas como el valor promedio de cinco mazorcas representativas, obtenidas de cada unidad experimental. El rendimiento de grano por unidad experimental (Rto) fue determinado mediante la ecuación siguiente: $Rto1 = ((PMz1 + PMz2) \times Id \times ((100 - \% Hum)/100))/0.86$; donde PMz1 y PMz2, fueron el peso de las mazorcas en campo por unidad experimental, de orden primario y secundario, respectivamente; Id, el índice de desgrane; % Hum, la humedad de la muestra en campo y un factor de corrección de 0.86. Con este resultado y considerando el tamaño de la parcela se estimó el rendimiento de grano potencial en $t ha^{-1}$ (Rto).

En casos donde la semilla de algún cruzamiento fue insuficiente para el establecimiento de las cuatro repeticiones por localidad (2 %), las parcelas faltantes fueron establecidas con un mestizo; pero el rendimiento de grano para el análisis genético fue predicho mediante el método propuesto por Eckhardt (1951).

Con el total de variables obtenidas se realizó un análisis de correlación para identificar las correlacionadas positivamente con el rendimiento de grano y realizar una discriminación de variables, quedando definida por cuatro componentes del rendimiento: Peso en campo de las mazorcas primarias (Pmz1), longitud de la mazorca (Lmz), granos por hilera (Ghil) y peso del grano por mazorca, obtenido como el valor medio de cinco mazorcas representativas en cada repetición. Con el Rto, Pmz1, Lmz, Ghil y Pgr, se realizó el análisis genético; éste se efectuó con el Modelo I y el Método I de Griffing (1956), considerando que los progenitores fueron obtenidos con base en el comportamiento de una prueba de mestizos y que éstos presentan efectos maternos significativos.

El análisis de varianza combinado se realizó con base en el modelo lineal siguiente: $Y_{ijkl} = \mu + \alpha_l + \delta_{k(l)} + v_{ij} + u_{ij} + (\alpha v)_{ijl} + (\alpha u)_{ijl} + e_{ijkl}$ donde: Y_{ijkl} es el valor fenotípico observado de la craza (i, j) dentro de la repetición k en la localidad l ; μ es la media general; α_l es el efecto de la localidad l ; $\delta_{k(l)}$ es el efecto del bloque o de la repetición k en la localidad l ; v_{ij} es el efecto de la craza $= g_i + g_j + s_{ij}$, donde: g_i y g_j son el efecto de la ACG del progenitor i y j , respectivamente; s_{ij} es el efecto de ACE de la craza (i, j); $u_{ij} = m_i - m_j + r_{ij}$, donde: m_i y m_j , es el efecto materno del progenitor i y j , correspondientemente y r_{ij} es el efecto recíproco de la craza (i, j); $(\alpha v)_{ijl} = (\alpha g)_{il} + (\alpha g)_{jl} + (\alpha s)_{ijl}$, donde: $(\alpha v)_{ijl}$ es el efecto de interacción entre el ambiente y las cruza, $(\alpha g)_{il}$ y $(\alpha g)_{jl}$ es el efecto de interacción entre el efecto de g_i, g_j y el ambiente, respectivamente, $(\alpha s)_{ijl}$ es el efecto de interacción entre el efecto s_{ij} y el ambiente; $(\alpha u)_{ijl} = (\alpha m)_{ijl} + (\alpha r)_{ijl}$; donde $(\alpha u)_{ijl}$ es el efecto de interacción entre u_{ij} y el ambiente, $(\alpha m)_{ijl}$ es el efecto de interacción entre m_{ij} y el ambiente, $(\alpha r)_{ijl}$ es la interacción entre el efecto r_{ij} y el ambiente, y e_{ijkl} es el efecto aleatorio del error correspondiente a la observación (i, j, k, l)

El análisis dialéctico se realizó con el programa SAS versión 9.3 para microcomputadora. La prueba de significancia de los efectos principales (ACG, ACE, EMat, ERec) e interacciones (*LocxACG*, *LocxACE*, *LocxEMat* y *LocxERec*) se realizaron mediante las pruebas de F propuestas por Martínez (1983) para el diseño I de Griffing.

Dada la interacción significativa entre localidades y la aptitud combinatoria (ACG y ACE), se hicieron análisis específicos por localidad. Por cuestiones de espacio, el análisis de ACG, ACE y estructura genética se presentó sólo con el rendimiento de grano y con sólo una muestra de las cruza totales.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de Varianza

En el Cuadro 2 se muestran los cuadrados medios del análisis de varianza (ANAVA) combinado; en éste se encontraron diferencias altamente significativas ($p \leq 0.01$) entre localidades y entre cruzas en las diferentes variables estudiadas, las cuales incluyeron al rendimiento de grano (Rto) y cuatro variables de mayor correlación con éste (Pmz1, Lmz, Ghil y Pgr). La interacción localidades x cruzas fue también estadísticamente significativa ($p \leq 0.01$) para los diferentes caracteres.

Las diferencias estadísticas entre cruzas se atribuyeron a la expresión de la variación genética entre éstas, asociada con los tipos de acción génica que en cada una se expresan, tales como aditividad y dominancia, así como al producto de la interacción de las líneas progenitoras. Las diferencias en la expresión entre localidades demostraron la adaptación de las cruzas ante las contrastantes condiciones climatológicas, edáficas y de cultivo. Estos contrastes se manifestaron en la interacción significativa *LocxCruzas*, la cual, Hallauer *et al.* (2010) atribuyen a la estrecha variación de las cruzas simples en comparación con aquéllas de más de dos progenitores.

Dadas las diferencias significativas entre las cruzas, la suma de cuadrados fue particionada en la ACG y los efectos maternos de los progenitores, y en la ACE y efectos recíprocos de los cruzamientos (Cuadro 2). La ACG y ACE mostraron diferencias estadísticas altamente significativas ($p \leq 0.01$) en las variables estudiadas, indicando contrastes genéticos debidos a efectos aditivos y no aditivos, respectivamente.

Los efectos maternos (*EMat*) no fueron significativos ($p \leq 0.01$); es decir, las características evaluadas (Rto, Pmz1, Lmz, Ghil y Pgr) estuvieron determinadas estadísticamente por genes nucleares; esto significa que las cruzas pueden realizarse y utilizarse en ambos sentidos (directo y recíproco) sin que existan diferencias en la expresión de las características consideradas. El resultado coincidió con Cockerham (1963), quien menciona que los efectos maternos en plantas

son mínimos y que generalmente no es necesaria su consideración dentro de los análisis genéticos; sin embargo, no realizar y evaluar las cruzas recíprocas hubiese podido provocar incertidumbre sobre la expresión de las cruzas sobresalientes, tal como lo menciona Mahgoub (2011).

Cuadro 2. Cuadrados medios del análisis de varianza combinado para el rendimiento de grano y cuatro componentes de éste en un sistema de cruzas dialélicas completo, desarrollado con líneas para producción en riego y temporal en los Valles Altos del Centro de México.

FV	G1	Rto	Pmz1	Lmz	Ghil	Pgr
<i>Localidad</i>	2	1353**	237804.2**	111.75**	1055**	267402**
<i>Cruzas</i>	99	14.77**	2545.9**	3.74**	54.3**	2026**
<i>ACG</i>	9	69.83**	3027.4**	15.5**	114.42**	6996**
<i>ACE</i>	45	18.54**	3753.2**	5.13**	42.9**	3059**
<i>EMat</i>	9	10.01ns	2088.5ns	1.77ns	5.62ns	987ns
<i>ERec</i>	36	3.21**	685.5**	0.96ns	6.86ns	379.1ns
<i>LocxCruzas</i>	198	3.89**	637.4**	1.03**	7.13**	533.6**
<i>LocxACG</i>	18	18.71**	302.7**	3.02**	21.13**	2361.0**
<i>LocxACE</i>	90	2.68**	434.8**	0.81ns	6.19**	430.6**
<i>Error</i>	890	1.33	266.1	0.719	4.71	230.147
<i>C.V. (%)</i>		15.5	15.69	5.71	7.25	10.42

FV = Factor de variación; G1 = Grados de libertad; Rto = Rendimiento de grano; Pmz1 = Peso de las mazorcas primarias; Lmz = Longitud de la mazorca; Ghil = Granos por hilera; Pgr = Peso del grano; ACG = Aptitud Combinatoria General; ACE = Aptitud Combinatoria Específica; EMat = Efectos Maternos; ERec = Efectos Recíprocos; Loc = Localidad; C.V. = Coeficiente de variación; Significancia estadística ** y * = $p \leq 0.01$ y $p \leq 0.05$, respectivamente.

Los efectos recíprocos (*ERec*) presentaron diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0.01$) para Rto y Pmz1; éstas se atribuyeron a los efectos de interacción entre el ADN nuclear y el citoplasmático (Sánchez-Hernández *et al.*, 2011), los cuales habían sido denominados por Cockerham (1963) como efectos no maternos.

La interacción significativa *LocxCruzas*, condicionó la división de los efectos de interacción de *LocxACG* y *LocxACE* (Cuadro 2), las cuales también fueron estadísticamente significativas ($p \leq 0.01$), excepto para la variable Lmz. La significancia de las interacciones entre localidades y la ACG y ACE condicionó el análisis por localidad para estos efectos.

De acuerdo con la suma de cuadrados del ANAVA (datos no mostrados), la contribución a la varianza del Rto en las cruzas estuvo constituida por 50 % de *ACE*, 38 % de *ACG*, 7 % de *ERec* y 5 % de *EMat*; es decir, para Rto los efectos no aditivos (dominancia y epistasis) fueron relativamente más importantes que los aditivos, aunque ambas características (aditividad y no-aditividad) explican parte importante de la variación genética de las cruzas. Los efectos maternos y recíprocos fueron menores e insignificantes. La misma tendencia se observó en el resto de las variables (Pmz1, Lmz, Ghil y Pgr), en donde los efectos no aditivos fueron de 50 hasta 69 %. Resultados similares fueron encontrados por Pérez-López *et al.* (2014), Ávila *et al.* (2009), Srdic *et al.* (2007) y De la Rosa *et al.* (2006), quienes asociaron tal respuesta a efectos heteróticos; otros estudios (Fan *et al.*, 2008 y Legesse *et al.*, 2009) mostraron resultados contrastantes, donde los efectos aditivos fueron más importantes; estos resultados permiten determinar que el tipo de acción genética preponderante depende del genotipo y de la característica estudiada.

Expresión fenotípica y efecto de ACG de las líneas

La expresión de las líneas entre localidades mostró contrastes y provocó la significancia de la interacción; este comportamiento se atribuyó a la incapacidad de las líneas para amortiguar los contrastes ambientales, dado el estado homocigótico de las mismas y su estrecha adaptabilidad.

El rendimiento potencial de las líneas (Cuadro 3) fue mayor en Mixquiahuala (7.1 t ha⁻¹, valor promedio) y similar en Montecillo y Tecámac (5.3 y 5.0 t ha⁻¹), respectivamente; no obstante, dadas las condiciones proporcionadas al cultivo, se esperaba Rto mayor en la segunda localidad, el cual fue afectado significativamente por problemas fitopatológicos acaecidos en el lote experimental.

En Mixquiahuala, a pesar de las condiciones hídricas restrictivas (3 riegos) en comparación con las que comúnmente se desarrolla el cultivo (6 riegos), se obtuvo la mejor expresión del rendimiento.

En Tecámac, donde las condiciones de humedad fueron un problema constante y con una fecha de siembra tardía, la producción de grano y el desarrollo general del cultivo fue limitado.

Con base en el análisis por localidad (Cuadro 3), se encontró que el intervalo de variación de Rto fue mayor en Montecillo y Mixquiahuala, aunque con mayor Rto para la segunda, de 2.5 (L16) a 7.7 (L20) t ha⁻¹ y de 4.8 (L11) a 9.9 (L14) t ha⁻¹, respectivamente; Tecámac mostró Rto e intervalo de variación menor, de 3.9 (L19) a 5.8 (L18) t ha⁻¹. El intervalo de variación indicó que las localidades con mayor capacidad para identificar o diferenciar la expresión de las líneas fueron Montecillo y Mixquiahuala.

De acuerdo con el estudio de Espinosa *et al.* (2002), las líneas evaluadas, salvo L16 en Montecillo, mostraron el Rto potencial necesario (> 3.0 t ha⁻¹) que permite la rentabilidad de la producción de semilla al emplearlas como progenitores femeninos, y en algunos casos, superaron las expectativas con más de 9.0 t ha⁻¹ (L14 y L20, en Mixquiahuala), mismas que pudieran considerarse como tales para la producción de grano, aunque con adaptabilidad limitada; no obstante, a pesar del alto

rendimiento, las líneas, en general, presentaron rendimiento similar con las líneas estudiadas por Pérez-López *et al.* (2014), lo cual supone que los programas de mejoramiento han avanzado positivamente en el desarrollo de líneas endogámicas superiores y cumplen con las expectativas actuales de la formación de genotipos mejorados.

Cuadro 3. Rendimiento de grano y efectos de aptitud combinatoria general (g_i) de diez líneas en tres localidades de los Valles Altos del Centro de México.

Línea	Montecillo		Mixquiahuala		Tecámac	
	Rto t ha ⁻¹	g_i	Rto t ha ⁻¹	g_i	Rto t ha ⁻¹	g_i
L11	3.9	-0.07	4.8	-0.46	4.2	-0.11
L12	5.6	0.16 ⁽⁵⁾	7.3	-0.17	5.5	0.25 ⁽³⁾
L13	4.2	-0.28	7.7	0.87 ⁽²⁾	5.2	0.19 ⁽⁴⁾
L14	6.3	1.1 ⁽²⁾	9.9	1.0 ⁽¹⁾	5.5	0.15 ⁽⁵⁾
L15	5.3	-0.65	7.8	-0.15	5.6	-0.54
L16	2.5	-2.00	5.3	-0.77	4.0	-0.41
L17	6.6	1.2 ⁽¹⁾	7.8	-0.09	4.8	0.44 ⁽¹⁾
L18	6.3	0.66 ⁽³⁾	6.7	-0.11	5.8	0.42 ⁽²⁾
L19	4.5	-0.49	5.1	-0.36	3.9	-0.37
L20	7.7	0.35 ⁽⁴⁾	9.2	0.14 ⁽³⁾	5.5	-0.02
DHS	2.7	0.17	5.2	0.20	1.8	0.11

Rto = Rendimiento de grano; g_i = Efecto de Aptitud Combinatoria General; DHS = Diferencia Honesta Significativa. Los números entre paréntesis como superíndices indican el orden de las cruzas en función de su g_i .

De acuerdo con los efectos de ACG (g_i) encontrados, los cuales no se consideran altos: de 1.2 a -2.0, tal como sucedió con Pérez-López (2014) y que se asocia con la selección de las líneas de manera *per se* y no mediante prueba temprana de ACG, se estableció clasificar a las líneas como de ACG alta, cuando sus efectos fueron positivos y de ACG baja, cuando fueron negativos.

En Montecillo (Cuadro 3), seis líneas presentaron Rto mayor (L12, L14, L15, L17, L18 y L20; $> 5.0 \text{ t ha}^{-1}$), mismas que, salvo L15, presentaron valores positivos de g_i ; se encontró que la expresión de Rto no estuvo directamente asociada con g_i ; por ejemplo, mientras el mayor valor de Rto lo mostró L20 (7.7 t ha^{-1}), el g_i más alto lo presentó L17 (1.2). De acuerdo con g_i , las líneas L12, L14, L17, L18 y L20 fueron de ACG alta y L11, L13, L15, L16 y L19 de ACG baja, para esta localidad. En Mixquiahuala (Cuadro 3), a pesar de Rto sobresaliente de algunas líneas (L14 y L20), no se encontraron diferencias estadísticas significativas entre éstas. Tres líneas mostraron g_i positivos (L13, L14 y L20), entre las cuales, las dos últimas fueron las de mejor rendimiento. En sentido contrario, el resto de las líneas mostraron g_i negativos. Dado el sistema de clasificación, sólo las tres líneas con g_i positivos fueron de ACG alta; no obstante, salvo para L14 y L20, los g_i contrastaron entre Montecillo y Mixquiahuala. En Tecámac (Cuadro 3), solo la línea L19 presentó Rto menor y cinco presentaron g_i positivos (L12, L13, L14, L17 y L18), las cuales se consideraron de ACG alta, en concordancia con la clasificación establecida.

Con base en los resultados, se determinó que no existe relación directa entre el rendimiento y el g_i , dado el sistema de selección de las líneas, también tal contraste puede atribuirse a que éstas fueron seleccionadas, además del rendimiento, por características complementarias e importantes para la formación de arquetipos superiores, tales como los días a floración, altura de la planta, peso de la mazorca, etc.

En la clasificación de la ACG de las líneas se encontró (Cuadro 3), que sólo una línea (L14) mostró ACG alta en las diferentes localidades; otras tuvieron ACG alta en al menos dos localidades: L12,

L17 y L18 en Montecillo y Tecámac, L20 en Montecillo y Mixquiahuala y L13 en Mixquiahuala y Tecámac. Con base en estos resultados, se consideró que las líneas con ACG alta en al menos una localidad, pueden ser progenitores sobresalientes de cruzas simples, dados sus efectos de ACG y buen comportamiento *per se*; tal como ocurrió en los estudios de Pérez-López *et al.* (2014), Escorcia-Gutiérrez *et al.* (2010) y Reyes *et al.* (2004). En sentido contrario, cuatro líneas mostraron ACG baja en las tres localidades de evaluación: L11, L15, L16 y L19; se espera que estas líneas originen cruzas con Rto bajo.

Un aspecto importante que cabe señalar es la interacción significativa entre las localidades y las líneas, dadas las condiciones ambientales contrastantes entre los sitios de evaluación, la cual provoca incertidumbre en la selección y clasificación de la ACG de las líneas, y supone una limitante para el mejoramiento y el avance genético.

Expresión fenotípica y aptitud combinatoria específica de las cruzas

En el Cuadro 4 se muestran las diez cruzas de mayor y las cinco de menor rendimiento, así como el efecto de la ACE (s_{ij}) en cada localidad, dada la interacción significativa entre este efecto y las localidades.

De acuerdo con el valor promedio de Rto de las cruzas por localidad (Cuadro 4), éste fue mayor en Mixquiahuala (9.8 t ha^{-1}), seguido de Tecámac (6.7 t ha^{-1}) y Montecillo (6.3 t ha^{-1}). Se esperaba que las cruzas expresaran mayor potencial en la tercera localidad, dadas las mejores condiciones de cultivo y el origen de las líneas; no obstante, los mismos problemas explicados para la expresión de las líneas afectaron a las cruzas.

Cuadro 4. Efecto de aptitud combinatoria específica de las diez cruzas de mayor y las cinco de menor rendimiento de grano en tres localidades de los Valles Altos de México.

Montecillo			Mixquiahuala			Tecámac		
Rto			Rto			Rto		
Cruza	t ha ⁻¹	s _{ij}	Cruza	t ha ⁻¹	s _{ij}	Cruza	t ha ⁻¹	s _{ij}
L14XL17	10.6	2.06 ⁽³⁾	L20XL14	12.2	1.44 ⁽⁵⁾	L13XL17	8.6	1.45 ⁽¹⁾
L12XL14	9.6	2.13 ⁽²⁾	L13XL15	12.2	1.94 ⁽⁴⁾	L18XL13	8.4	1.24 ⁽⁴⁾
L18XL17	8.9	0.76	L14XL17	11.9	1.36	L14XL17	8.4	1.23 ⁽⁵⁾
L13XL17	8.8	1.61 ⁽⁴⁾	L17XL19	11.8	2.70 ⁽¹⁾	L18XL17	8.0	0.62
L17XL12	8.6	0.98	L13XL17	11.7	1.30	L14XL18	8.0	0.88
L18XL14	8.5	0.55	L18XL15	11.6	2.27 ⁽²⁾	L17XL12	7.9	0.63
L20XL17	8.5	0.62	L14XL11	11.5	1.33	L12XL17	7.9	0.63
L17XL18	8.4	0.25	L13XL14	11.5	-0.05	L18XL14	7.9	0.73
L11XL14	8.3	1.01 ⁽⁵⁾	L17XL13	11.2	0.82	L20XL11	7.8	1.40 ⁽³⁾
L15XL20	8.1	2.13 ⁽¹⁾	L11XL19	10.9	2.13 ⁽³⁾	L19XL20	7.6	1.42 ⁽²⁾
L16XL20	3.4	-1.16	L20XL19	8.2	-1.16	L15XL16	5.5	-0.06
L16XL12	3.3	-1.14	L16XL20	7.8	-1.11	L20XL12	5.5	-1.31
L19XL16	3.0	-0.78	L19XL16	7.4	-1.05	L19XL13	5.4	-0.99
L15XL16	2.6	-1.03	L16XL17	6.8	-1.90	L15XL14	5.0	-1.15
L16XL15	2.5	-1.10	L16XL15	6.8	-1.90	L16XL15	4.6	-1.04
DHS	3.5			4.0				2.25

Rto = Rendimiento de grano; s_{ij} = Efecto de Aptitud Combinatoria Específica; DHS = Diferencia Honesta Significativa. Los números entre paréntesis como superíndices indican el orden de las cruzas en función de su s_{ij}.

Diferentes cruzas por localidad expresaron el máximo Rto (Cuadro 4): en Montecillo, L14xL17 (10.6 t ha⁻¹); en Mixquiahuala, L20xL14 (12.2 t ha⁻¹) y en Tecámac, L13xL17 (8.6 t ha⁻¹); éstas estuvieron formadas con ambas líneas de ACG alta, lo que coincide con lo postulado por Pérez-López *et al.* (2014), Escorcia-Gutiérrez *et al.* (2010) y Reyes *et al.* (2004). Además, las cruzas L14xL17 y L13xL17 se mantuvieron dentro del grupo de mayor Rto en cada ambiente y pudieran considerarse estables, al menos para las localidades evaluadas; en éstas destacó un progenitor común de ACG alta en Montecillo y Tecámac (L17).

De manera general se encontró que los diez cruzamientos de Rto mayor en cada localidad mostraron efectos de ACE (s_{ij}) positivos, salvo para L13xL14 en Mixquiahuala, mientras que los cinco de Rto menor presentaron efectos negativos. Pudo observarse que la expresión de Rto mayor no estuvo necesariamente asociada con s_{ij} altos, tal como puede corroborarse con L15xL20, L11xL19 y L19xL20, la décima mejor cruza en cada localidad.

En cuanto a Rto menor, se expresó la misma cruza L16xL15 en las diferentes localidades, lo cual se relacionó con la interacción negativa entre los progenitores, los que pudieran ser líneas emparentadas que producen un efecto detrimental sobre el rendimiento o bien que pertenecen al mismo grupo heterótico; además, esta cruza se formó con ambos progenitores de ACG baja, lo cual también coincide con los resultados de Pérez-López *et al.* (2014), Escorcia-Gutiérrez *et al.* (2010) y Reyes *et al.* (2004), al asociar el bajo rendimiento con la ACG baja.

En Montecillo (Cuadro 4), no se encontraron diferencias estadísticas significativas entre las diez cruzas de Rto mayor, cuyo intervalo de variación fue de 8.1 (L15xL20) a 10.6 t ha⁻¹ (L14xL17). Entre las diez cruzas superiores, siete se formaron con ambas líneas de ACG alta y las dos superiores (L14xL17 y L12xL14) además, presentaron s_{ij} altos, lo cual coincide con Reyes *et al.* (2004) quien menciona que en la hibridación el rendimiento alto está asegurado cuando las dos

líneas involucradas en una cruce simple son de ACG alta y éste aumentará si el híbrido presenta un s_{ij} positivo y alto.

En Montecillo destacan los progenitores L14 y L17, mismos que participan individual y conjuntamente en nueve cruces superiores, tanto como progenitor masculino o femenino; con esto quedó confirmada la clasificación de su ACG para esta localidad. Cabe mencionar también la existencia de un par de cruces, directa (L18xL17) y recíproca (L17xL18) dentro de las diez superiores, lo cual es indicativo de la ausencia de efectos maternos, permitiendo usar tales progenitores en ambos sentidos, según convenga.

En respuesta opuesta (Cuadro 4), la línea de menor ACG para Montecillo (L16), participó en cada una de las cinco cruces de Rto menor, tanto como progenitor masculino como femenino; así mismo se encontró que esta línea en cruzamientos con L15 (L15xL16 y L16xL15) mostró efectos detrimentales, ya que ambas combinaciones (directa y recíproca) mostraron los dos rendimientos más bajos para esta localidad. Estos resultados también coincidieron con los de Reyes *et al.* (2004) y Escorcia-Gutiérrez *et al.* (2010), quienes determinaron que las cruces de Rto bajo expresan efectos de ACE negativos, pero que además, participa en ella, al menos, una líneas de ACG baja.

En Mixquiahuala (Cuadro 4), las diez cruces de mayor rendimiento mostraron un intervalo de variación de 10.9 (L11xL19) a 12.2 t ha⁻¹ (L20xL14) entre las cuales no hubo diferencias significativas; los valores de s_{ij} fueron principalmente positivos, salvo para L13xL14. Las cruces superiores para esta localidad no mostraron la misma tendencia que en Montecillo; en dos de ellas (L20xL14 y L13xL14) ambos progenitores fueron de ACG alta; en cinco participó sólo un progenitor de ACG alta y en tres, ambas líneas fueron de ACG baja en esta localidad, aunque participó al menos una de ACG alta, en alguna otra localidad. En la diversidad de expresiones genéticas de las cruces superiores para esta localidad se encontraron patrones de comportamiento que explicaron el Rto alto: pudieron participar ambas líneas de ACG alta, o al menos una pero con

efectos de ACE positivos y altos, o bien, pudieron formar parte ambas líneas de ACG baja pero con efectos de ACE positivos y altos; estas explicaciones para Rto alto coinciden con los resultados de Reyes *et al.* (2004). En las cruzas de Rto menor los s_{ij} fueron todos negativos. La línea L16 participó en cuatro de los cinco cruzamientos de Rto menor y junto con L15, mostraron el Rto menor en esta localidad.

En Tecámac (Cuadro 4) las diez cruzas de Rto mayor presentaron un intervalo de variación de 7.6 (L19xL20) a 8.6 t ha⁻¹ (L13xL17), entre las cuales no hubo diferencias estadísticas. Los efectos de ACE fueron todos positivos, al igual que en el resto de las localidades. En esta localidad, en las ocho primeras cruzas de Rto mayor, participaron líneas de ACG alta, mientras que en las dos últimas (L20xL11 y L19xL20) participaron líneas de ACG baja, aunque su rendimiento se explicó por los valores de s_{ij} positivos y altos. Destacaron las líneas L12 y L17 y L14 y L18, dando origen a las cruzas, directa y recíproca, de Rto alto y muy similar, lo cual, como se comentó anteriormente, sostiene la ausencia de efectos maternos. En el sentido opuesto, las cinco cruzas de Rto menor, mostraron efectos de ACE negativos, y aunque L16xL15 fue nuevamente inferior, destacó la participación de líneas de ACG alta (L20 y L12) en cruzamientos de Rto menor; este resultado contrastó con los obtenidos en el resto de las localidades así como con estudios similares (Escorcia-Gutiérrez *et al.*, 2010; Reyes *et al.*, 2004), no obstante, pudo atribuirse a la interacción negativa entre las líneas, o dado el caso aislado, a un error experimental.

De manera general, se encontró que líneas de ACG alta permiten la expresión superior de Rto; sin embargo, también se encontró la posibilidad de desarrollar cruzamientos de alto rendimiento en donde participe al menos una línea de ACG baja, pero con efectos de ACE altos; o bien, aunque menos frecuente, cruzas de Rto alto formadas con líneas de ACG baja pero con efectos de ACE positivos y altos; también pueden existir casos de líneas cuya interacción pueda ser antagónica, limitando la expresión *per se* de las mismas.

Estructura genética de las cruzas

La estructura genética de una craza permite conocer los tipos de acción génica que en ella operan. Dada la significancia de los efectos génicos (Cuadro 2), en el Cuadro 5 se muestran los cuatro cruzamientos de mayor y el menor rendimiento en cada localidad.

La estructura genética en los cruzamientos de Rto mayor entre localidades presentó comportamientos contrastantes. En Montecillo y Tecámec los efectos de ACG fueron todos positivos, tanto g_i como g_j . En Mixquiahuala, los g_i fueron positivos y los g_j fueron principalmente negativos. Para la craza de menor rendimiento el comportamiento fue generalizado, estas cruzas estuvieron formadas por líneas cuyos efectos, tanto g_i como g_j , fueron negativos.

De acuerdo con los efectos de ACG ($g_i + g_j$) y ACE (s_{ij}), se encontró que las cruzas de Rto mayor en Montecillo, mostraron comportamientos contrastantes. La craza L14xL17 mostró que ($g_i + g_j$) fue similar que s_{ij} , y que por lo tanto, se considera que los efectos aditivos y no aditivos fueron semejantes, por lo que ésta puede ser utilizada como tal, como variedad o bien como una población base para selección recurrente. La craza L12xL14 mostró que los efectos no aditivos fueron de mayor importancia que los aditivos y por lo tanto, sólo puede usarse como híbrido, ya que se espera depresión endogámica en generaciones filiales posteriores. La craza L18xL17 mostró que los efectos aditivos fueron mayores que los no aditivos y por lo tanto, la craza puede emplearse como una variedad de polinización libre, sin detrimentos importantes en Rto en generaciones avanzadas. En Mixquiahuala se encontraron dos efectos: i) ($g_i + g_j$) similar a s_{ij} , en las cruzas P20xP14 y P14xP17, y ii) $s_{ij} > g_i + g_j$ (P13xP15). En Tecámec, la expresión de las cruzas sobresalientes fue generalizada ($s_{ij} > g_i + g_j$).

Cuadro 5. Estructura genética de las cuatro cruzas de rendimiento de grano mayor y la de menor en tres localidades de los Valles Altos de México.

Cruza	Localidad	Y_{ij}	μ	g_i	g_j	g_i+g_j	s_{ij}
L14XL17	Montecillo	10.6	6.2	1.06	1.24	2.30	2.01
L12XL14		9.6	6.2	0.16	1.06	1.23	2.12
L18XL17		8.9	6.2	0.67	1.24	1.90	0.76
L16XL15		2.5	6.2	-2.00	-0.65	-2.65	-1.10
L20XL14	Mixquiahuala	12.2	9.6	0.14	1.09	1.23	1.44
L13XL15		12.2	9.6	0.87	-0.15	0.72	1.94
L14XL17		11.9	9.6	1.09	-0.09	1.00	1.36
L16XL15		6.8	9.6	-0.77	-0.15	-0.92	-1.90
L13XL17	Tecámac	8.6	6.6	0.19	0.44	0.64	1.45
L18XL13		8.4	6.6	0.42	0.19	0.61	1.24
L14XL17		8.4	6.6	0.15	0.44	0.59	1.23
L16XL15		4.6	6.6	-0.41	-0.54	-0.96	-1.04

Y_{ij} = valor fenotípico observado de la craza (i, j); μ = media general; g_i y g_j = efecto de la ACG del progenitor i y j , respectivamente; s_{ij} = efecto de ACE de la craza (i, j).

Con base en los resultados de la estructura genética, se pudo determinar que existe potencial genético para incidir en la producción de maíz a corto, mediano y largo plazo en las localidades estudiadas, tanto con híbridos, como con variedades sintéticas, así como el establecimiento de un programa de mejoramiento por selección recurrente.

CONCLUSIONES

El grupo de líneas evaluado no presentó efectos maternos y por lo tanto, las características evaluadas estuvieron determinadas por herencia nuclear. Esto permite el desarrollo y aprovechamiento de las cruzas simples en ambos sentidos, según convenga: directas o recíprocas.

El análisis de la aptitud combinatoria permitió establecer que la variación de las características estudiadas estuvo determinada principalmente por efectos no aditivos (dominancia y epistasia).

Asimismo, permitió determinar y clasificar la ACG de las líneas y las cruzas también pudieron diferenciarse con respecto a su ACE.

Se encontraron cruzas que pueden usarse sólo como híbridos y otras que pueden funcionar como variedades o incluirse en un programa de mejoramiento genético de selección recurrente.

En la productividad, las líneas demostraron potencial de rendimiento suficiente para producción de semilla y en cuanto a las cruzas, se encontró potencial genético para incidir positivamente en la producción de maíz en los Valles Altos de México en el corto, mediano y largo plazo, así como para la derivación de un programa de mejora genética para el desarrollo de genotipos superiores.

LITERATURA CITADA

- Ávila P., M., S. A. Rodríguez H., M. E. Vázquez B., F. Borrego E., A. J. Lozano R. y A. López B. 2009. Aptitud combinatoria y efectos recíprocos en líneas endogámicas de maíz de Valles Altos del Centro de México. *Agricultura Técnica en México* 35(3): 285-293.
- Cockerham, C. C. 1963. Estimation of genetics variances. *In: Statistical Genetics and Plant Breeding*. Ed. W. D. Hanson, H. F. Robinson, pp. 53-93. *NAS-NRC Publication No. 982*.
- De la Rosa, L. A., H. De León C., F. Rincón S., G. Martínez Z. 2006. Efectos genéticos, heterosis y diversidad genética entre híbridos comerciales de maíz adaptados a el Bajío Mexicano. *Revista Fitotecnia Mexicana* 29(3): 247-254.
- Eckhardt C. R. 1952. Predicting yields of missing single crosses of corn. *Agronomy Journal* 44: 215-216.
- Escorcia-Gutiérrez, N., J. D. Molina-Galán, F. Castillo-González., y J. Mejía-Contreras. 2010. Rendimiento, heterosis y depresión endogámica de cruzas simples de maíz. *Revista Fitotecnia Mexicana* 33: 271-279.
- Espinosa C., A., M. Sierra M., y N. Gómez M. 2002. Producción y tecnología de semillas mejoradas de maíz por el INIFAP en el escenario sin la PRONASE. *Agronomía Mesoamericana* 14: 117-121.
- Fan, X. M., Y. D. Zhang, W. H. Yao, Y. Q. Bi, L. Liu, H. M. Chen, and M.S. Kang. 2013. Reciprocal diallel crosses impact combining ability, variance estimation and heterotic group classification. *Crop Science* 54: 89-97.
- Fan, X. M., H. M. Chen, J. Tan, C. X. Xu, Y. D. Zhang, L. M. Luo, Y. X. Huang, M. S. Kang. 2008. Combining abilities for yield and yield components in maize. *Maydica* 53:39-46.
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Sciences* 9: 463-493.

- Hallauer, A., R. M. Carena and J. B. Miranda. 2010. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Springer-Verlag. New York Inc. 664 p.
- Jumbo, M. B. and M. J. Carena. 2008. Combining ability, maternal, and reciprocal effects of elite early-maturing maize population hybrids. *Euphytica* 162: 325-333.
- Legesse, B. W., K. V. Pixley and A. M. Botha. 2009. Combining ability and heterotic grouping of highland transition maize inbred lines. *Maydica* 54:1-9.
- Mahgoub, M. G. 2011. Partitioning of general and specific combining ability effects for estimating maternal and reciprocal effects. *Journal of Agricultural Science* 3(2): 213-222.
- Martínez G. A. 1983. *Diseño y Análisis de Experimentos de Cruzas Dialélicas*. Centro de Estadística y Cálculo. Colegio de Postgraduados. 252 p.
- Sánchez-Hernández C., C. Villanueva-Verduzco, J. Sahagún-Castellanos, J. Martínez-Solís, J. P. Legaria-Solano, M. A. Sánchez-Hernández. 2011. Efectos de aptitud combinatoria en híbridos de calabacita tipo Grey Zucchini. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 17(2): 89-103.
- Pérez-López, F. J., R. Lobato-Ortiz, J. J. García-Zavala, J. D. Molina-Galán., J. J. López-Reinoso, T. Cervantes-Santana. 2014. Líneas homocigóticas de maíz de alto rendimiento como progenitoras de híbridos de cruce simple. *Agrociencia* 48: 425-437.
- Reyes L., D., J. Molina G., M. Oropeza R., y E. Moreno P. 2004. Cruzas dialélicas entre líneas autofecundadas de maíz derivadas de la raza Tuxpeño. *Revista Fitotecnia Mexicana* 27: 49-56.
- Srdic, J., S. Pajíc and S. Drinic-Mladenovic. 2007. Inheritance of maize grain yield components, *Maydica* 52: 261-264.
- Sprague, G. F. and L. A. Tatum. 1942. General vs specific combining ability in single crosses of corn. *Journal of American Society of Agronomy* 34: 923-32.

Sughroue, J. R., A. R. Hallauer. 1997. Analysis of the diallel mating design for maize inbred line.
Crop Science 37: 400-405

Yao, W. H., Y. D. Zhang, M. S. Kang, H. M. Chen, L. Liu, L. J. Yu and X. M. Fan. 2013. Diallel
analysis models: A comparison of certain genetic statistics. Crop Science 53: 1481-1490.

Zhang, Y., M. S. Kang and K. R. Lamkey. 2005. DIALLEL-SAS05: A comprehensive program of
Griffing's and Gardner-Eberhart analyses. Agronomy Journal 97: 1097-1106.

CAPÍTULO IV

EVALUACIÓN DE LA ESTABILIDAD FENOTÍPICA

IV.1

ESTABILIDAD DE CRUZAS SIMPLES DE MAÍZ PARA LOS VALLES ALTOS DEL CENTRO DE MÉXICO

RESUMEN

La diversidad ecológica en la cual se cultiva el maíz (*Zea mays* L.) y el fenómeno generalizado de la interacción genotipo por ambiente exigen la evaluación e identificación de genotipos estables y de rendimiento superior en diferentes localidades aun en una misma área ecológica; con base en esto se evaluó la estabilidad fenotípica de un grupo de líneas (S₆-S₈) y sus cruzas simples mediante el modelo de efectos principales aditivos e interacción multiplicativa (AMMI) y el modelo genotipo + interacción genotipo por ambiente (GGE). El efecto de las localidades provoco diferencias en el rendimiento donde Mixquiahuala > Montecillo > Tecámac, reflejando el potencial productivo de cada localidad. Las líneas mostraron rendimiento sobresaliente permitiendo la rentabilidad de la producción de semillas. Mediante el ordenamiento numérico, a través de medias aritméticas, y el modelo GGE, se encontraron tres líneas estables y de rendimiento sobresaliente: L5, L6 y L7; L6 fue la más próxima al genotipo ideal, según el GGE. AMMI permitió la categorización de las líneas, siendo superiores aquellas estables y medianamente estables, pero con de rendimiento sobresaliente: L5, L6, L7 y L8. En las cruzas no se encontró alguna entre las diez superiores en las tres localidades, pero si seis (66, 70, 76, 86, 88 y 89) que fueron sobresalientes en dos localidades y que se consideraron estables. AMMI permitió identificar a los genotipos superiores como de estabilidad media pero de alto rendimiento (> 8.0 t ha⁻¹): 70, 76, 78, 87, 88, 89 y un testigo (95). El GGE, con base en el rendimiento medio ambiental y el genotipo ideal consideró superiores a los

genotipos: 76, 87 y 95. AMMI y GGE permitieron identificar los genotipos sobresalientes en base a su estabilidad dinámica pero ambos mostraron dificultad en la clasificación de la expresión de los genotipos en la localidad o ambiente contrastante.

Palabras clave: *Zea mays* L., estabilidad fenotípica, AMMI, GGE, líneas endogámicas, cruza simples.

SUMMARY

The ecological diversity under which maize (*Zea mays* L.) is grown, besides the general phenomenon of the genotype environment interaction, demand the evaluation and identification of stable genotypes and also genotypes of outstanding yield on different locations (even they are part of the same ecological region); based on this, the phenotypic stability of a group of inbred lines (S₆-S₈) and its single crosses were evaluated by the additive main effect and multiplicative interaction (AMMI) and the genotype + genotype environment (GGE) models. The effect of locations caused differences on the yield were Mixquiahuala > Montecillo > Tecamac, this reflected the productive potential of each location. The inbred lines showed outstanding yields enabling the profitability of seed production. Using the numerical ordering, arithmetic averages and GGE model, three inbred lines were found to be stable and outstanding in yield: L5, L6 and L7; according to GGE the inbred line L6 was the closest to an ideal genotype. AMMI model allowed the categorization of the lines, considering as superior those that were stable or with middle stability and with an outstanding yield: L5, L6, L7 and L8. In regard to the crosses, none of them were part of the top ten crosses in the three locations evaluated, but in two locations six outstanding crosses were identified (66,70,76,86,88 and 89), as well, they were stable. Also, this model permitted the identification of superior genotypes with middle stability but with high yield (< 8.0 t ha⁻¹): 70, 76, 78, 87, 88, 89 and control: 95). The GGE model based on the average environmental yield and the ideal genotype, considered as superior the genotypes: 76, 87 and 95. Both models

(AMMI and GGE) allowed to identify the outstanding genotypes based on their dynamic stability; nevertheless, both showed hardness to classify the expression of the genotypes on the location or contrasting environment.

Keywords: *Zea mays* L., phenotypic stability, AMMI, GGE, inbred lines, single crosses.

INTRODUCCIÓN

Dada la diversidad ambiental en la que se establece el cultivo de maíz, en México y alrededor del mundo, uno de los principales objetivos del fitomejoramiento es desarrollar genotipos estables de rendimiento superior, es decir, con la habilidad de ser consistentes a través de diferentes ambientes (Balzarini *et al.*, 2005). No obstante, el rendimiento de grano es un carácter de herencia cuantitativa y altamente influenciado por el ambiente (Gauch y Zobel, 1996), debido a esta condición, las evaluaciones de genotipos mejorados se realizan en múltiples localidades, con lo cual puede reducirse el efecto ecológico y lograr obtener una mejor estimación del efecto genotípico, así como la determinación de la estabilidad o bien la adaptabilidad a condiciones específicas.

Un fenómeno generalizado en los experimentos multilocalidades es la expresión diferencial de los genotipos, especialmente en localidades donde el factor ambiental cambia frecuentemente; este comportamiento se conoce como interacción genotipo por ambiente (I_{GA}), se expresa en la mayoría de los caracteres cuantitativos (Fan *et al.*, 2007) y complica la identificación de genotipos superiores, en consecuencia el proceso de mejoramiento y el avance genético (Gauch, 2006); esto justifica que el estudio de la estabilidad fenotípica sea de gran interés e importancia para el fitomejorador.

El análisis de estabilidad se ha abordado mediante diferentes métodos estadísticos; no obstante, dos de los más frecuentemente usados han sido el modelo de efectos principales aditivos e

interacción multiplicativa (AMMI) y recientemente, el modelo de genotipo + interacción genotipo por ambiente (GGE), los cuales son análisis estadísticos basados en la descomposición de valores simples (Gauch, 2006) apoyados visualmente en su interpretación por representaciones “biplot” (Gabriel, 1971), las cuales se han popularizado como una herramienta visual de estudio.

El modelo AMMI (Gauch y Zobel, 1996) es la combinación del análisis de varianza para los efectos principales (genotipos y ambientes), más el análisis de componentes principales (ACP) de la interacción genotipo por ambiente (Zobel *et al.*, 1988). Los gráficos (biplot) de este modelo permiten identificar el comportamiento del genotipo, la estabilidad fenotípica y las localidades en las cuales su expresión es óptima (Miranda *et al.*, 2009). Los biplot comúnmente usados son el AMMI1, que presenta los efectos principales para su abscisa y el CP1 para su ordenada, y el AMMI2, con el CP1 en su abscisa y el CP2 para su ordenada (Gauch y Zobel, 1996).

El GGE (Yan *et al.*, 2000) es un modelo lineal-bilineal que remueve el efecto de localidad y expresa la respuesta solo como función del efecto del genotipo (G) y la interacción genotipo por ambiente (IGA) (Yan y Kang, 2003; Nzuve *et al.*, 2013); este modelo se recomienda cuando las localidades son la principal fuente de variación en relación a la contribución del genotipo y la interacción con respecto a la varianza total (Balzarini *et al.*, 2005).

De acuerdo con Yan *et al.* (2007), Gauch *et al.* (2008) y McDermott y Coe (2012), ambos modelos, permiten estudiar dos aspectos básicos de los datos originados a través de ensayos de campo en múltiples localidades: i) la caracterización de las localidades del estudio y ii) la evaluación de los genotipos.

Con base en lo anterior y con los cruzamientos de un dialélico completo, desarrollado a partir de líneas endogámicas, evaluado en tres localidades de los Valles Altos del Centro de México, se evaluó la estabilidad del rendimiento mediante los modelos AMMI y GGE, bajo el concepto

dinámico o agronómico propuesto por Becker (1981) y Becker y León (1988). El objetivo fue identificar y determinar la estabilidad del rendimiento de las cruza simples, principalmente de aquellas de rendimiento superior, así como la de sus progenitores (líneas); también definir el mejor modelo de análisis de estabilidad en función de la precisión y facilidad en la clasificación de los genotipos de acuerdo a su expresión fenotípica. Las hipótesis planteadas proponen: i) la existencia de al menos una cruza simple estable agronómicamente a través de las localidades evaluadas con rendimiento superior y que ii) ambos métodos de análisis de estabilidad coinciden en la identificación y clasificación de los genotipos sobresalientes.

MATERIALES Y METODOS

Material biológico

Del programa de mejoramiento de maíz para la producción de grano en condiciones de riego para los Valles Altos del Centro de México del Dr. Moisés Mendoza Rodríguez[†], se evaluaron las noventa cruza simples posibles (1-90) desarrolladas a partir de un grupo de líneas S₆-S₈ (L1-L10) formadas a partir de un dialélico completo, más diez testigos (91-100). La evaluación se realizó en 2014 en tres localidades del área ecológica mencionada: Montecillo y Tecámac, Estado de México y Mixquiahuala, Estado de Hidalgo, bajo un diseño experimental latice y cuatro repeticiones; la unidad experimental consistió de un surco de 5.0 m y 0.80 m entre estos.

Determinación de la estabilidad del rendimiento

La determinación de la estabilidad se realizó con el rendimiento de grano en t ha⁻¹ obtenido mediante el rendimiento de la unidad experimental: $R_{tOUE} = ((PMz1 + PMz2) * Id * ((100 - \% Hum)/100))/0.86$; donde PMz1 y PMz2, fueron el peso de las mazorcas en campo por unidad experimental, de orden primario y secundario, respectivamente; Id, el índice de desgrane; % Hum,

la humedad de la muestra en campo y un factor de estandarización del rendimiento a 14 % de humedad (0.86); posteriormente considerando el tamaño de la parcela se estimó el rendimiento de grano en t ha⁻¹.

Expresión fenotípica

La expresión fenotípica se describió a través del uso de un orden numérico establecido en cada localidad, es decir, se catalogó con el número 1 al genotipo (línea o cruza simple) de rendimiento mayor y como 10 (línea) ó 100 (cruza simple o testigo) al de rendimiento menor. Con el valor medio del orden numérico entre las diferentes localidades se definió el estatus del genotipo.

Análisis de la estabilidad del rendimiento mediante los modelos AMMI y GGE

Con base en los resultados de un análisis de varianza (ANAVA, datos no mostrados) combinado, donde se encontraron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.01$) en la expresión del rendimiento entre líneas, cruza simple, localidades y la significancia de las interacciones respectivas (*LineasxLoc* y *CruzasxLoc*), se recomendó y justificó realizar el análisis de estabilidad, el cual se llevó a cabo mediante los modelos AMMI y GGE.

El modelo AMMI se definió de la siguiente manera: $Y_{ij} = \mu + g_i + e_j + \sum_{k=1}^n \lambda_k \alpha_{ik} \gamma_{jk} + E_{ij}$, donde: Y_{ij} : rendimiento de i -ésimo genotipo en el j -ésimo ambiente; μ = media general; g_i = efecto del i -ésimo genotipo; e_j = efecto del j -ésimo ambiente; λ_k = raíz cuadrada del vector característico del k -ésimo eje del ACP; α_{ik} = calificación del ACP para el k -ésimo eje del i -ésimo genotipo; γ_{jk} = calificación del ACP para el k -ésimo eje del j -ésimo ambiente; E_{ij} = valor del error.

El modelo GGE simplificado considerando dos componentes principales fue: $Y_{ij} - \bar{Y}_i = \lambda_1 \xi_{i1} \eta_{j1} + \lambda_2 \xi_{i2} \eta_{j2} + e_{ij}$, donde: Y_{ij} = es el rendimiento medio observado del genotipo i en el ambiente j ; \bar{Y}_i = es la media de los genotipos en el ambiente j ; λ_1 = valor propio del componente principal 1; λ_2 =

valor propio del componente principal 2; ξ_{i1} = valor del genotipo i sobre el $CP1$; ξ_{i2} = valor propio del genotipo j sobre el $CP2$; η_{i1} = valor del ambiente i sobre el $CP1$; η_{j2} = valor del ambiente j sobre el $CP2$; e_{ij} = residual.

El ANAVA se realizó mediante SAS (9.1) mientras que los gráficos “biplot” para AMMI y GGE se realizaron con el programa GEA-R 1.2 (Pacheco *et al.* 2015).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Líneas progenitoras

Expresión fenotípica

El rendimiento de grano, entre localidades (Cuadro 1), mostró que Mixquiahuala (6.3 t ha^{-1}) = Montecillo (5.7 t ha^{-1}) > Tecámac (4.8 t ha^{-1}), resultado acorde a lo esperado pues si bien las localidades pertenecen a la misma área ecológica, Tecámac fue un ambiente más restrictivo para la producción con respecto al resto. En cuanto a las líneas, el rendimiento mínimo fue de 2.9 t ha^{-1} (L9 en Tecámac) y el máximo de 9.7 t ha^{-1} (L6 en Mixquiahuala), y si bien existieron diferencias significativas entre aquellas de menor y mayor rendimiento, la productividad de las líneas se consideró adecuada y suficiente para emplearse como progenitores en cruza simples, tal como lo sugieren Espinosa *et al.* (2002).

El ordenamiento numérico mostró que tres progenitores fueron sobresalientes: L5, L6 y L7, con una expresión $\geq 6.0 \text{ t ha}^{-1}$ (Cuadro1); entre estos el rendimiento presentó la misma tendencia en cada localidad (Mixquiahuala > Montecillo > Tecámac), la cual difirió con respecto al resto de las líneas donde hubo interacciones cruzadas y que ocasionaron la significancia estadística de la interacción líneas por localidades.

Las líneas L5, L6 y L7 (Cuadro 1) fueron consideradas estables, de acuerdo al concepto dinámico o agronómico definido por Becker (1981) y Becker y León (1988) ya que fueron consistentes a través de las localidades, es decir, que presentaron rendimiento alto ($> 7.0 \text{ t ha}^{-1}$) en la localidad con mejores condiciones ambientales para la producción de grano (Mixquiahuala) y menor (6.0 t ha^{-1}) en aquella con las condiciones restrictivas (Tecámac).

Cuadro 1. Rendimiento de grano y orden numérico de las líneas en tres localidades de los Vales

Altos del Centro de México.

Loc	Línea	Rto t ha ⁻¹	Orden	Loc	Rto t ha ⁻¹	Orden	Loc	Rto t ha ⁻¹	Orden	Rto Prom	Orden Prom
<i>Montecillo</i>	L1	6.7 ^{ab}	4	<i>Mixquiahuala</i>	5.7 ^{bcd}	6	<i>Tecámac</i>	5.4 ^{abc}	4	5.9 ^b	4.7
	L2	4.2 ^c	10		3.9 ^d	10		4.6 ^{bcd}	6	4.2 ^c	8.7
	L3	4.4 ^{bc}	8		4.2 ^{cd}	8		3.7 ^{dec}	8	4.1 ^c	8.0
	L4	4.8 ^{bc}	6		4.7 ^{cd}	7		3.0 ^{de}	9	4.2 ^c	7.3
	L5	7.0 ^{ab}	2		8.0 ^{ab}	3		6.0 ^{ab}	3	7.0 ^{ab}	2.7
	L6	9.1 ^a	1		9.7 ^a	1		6.2 ^{ab}	2	8.3 ^a	1.3
	L7	6.7 ^{ab}	3		7.2 ^{abc}	5		6.3 ^a	1	6.7 ^b	3.0
	L8	5.7 ^{bc}	5		7.2 ^{abc}	4		4.6 ^{bcd}	7	5.8 ^b	5.3
	L9	4.3 ^{bc}	9		4.0 ^d	9		2.9 ^e	10	3.7 ^c	9.3
	L10	4.4 ^{bc}	7		8.4 ^{ab}	2		4.9 ^{abcd}	5	5.9 ^b	4.7
Valor medio	5.7 ^A		6.3 ^A		4.8 ^B						

Loc = Localidad; Rto = Rendimiento de grano; Prom = Valor medio. Letras como superíndices minúsculas, muestran diferencias significativas entre las líneas en la correspondiente localidad; las mayúsculas, muestran las diferencias entre localidades.

En cuanto a la expresión sobresaliente en condiciones específicas, tres líneas: L1, L2 y L10, mostraron adaptabilidad al presentar su mejor rendimiento o bien una tendencia diferente al resto, en Montecillo, Tecámac y Mixquiahuala, respectivamente; es decir, las líneas mencionadas anteriormente aprovecharon ventajosamente los estímulos ambientales de una determinada localidad.

Análisis varianza (AMMI)

El ANAVA del modelo AMMI, mostró diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.01$) para el rendimiento de grano de las líneas y sus respectivas cruzas simples + testigos (Cuadro 2). La significancia estadística ($p \leq 0.01$) de las interacciones *LíneasxLoc* y *CruzasxLoc*, indico cambios en la expresión del rendimiento de los genotipos entre las localidades evaluadas y la posibilidad de seleccionar cruzas específicas para cada localidad, así como identificar genotipos estables.

Las líneas, con base en la suma de cuadrados total, representaron el 53.3 % de la variación, las localidades el 10.5 % y la interacción el 13.3 %; en las cruzas, éstas representaron el 13.6 %, las localidades 35.2 % y la interacción 15.8 %, de la variación de los datos, respectivamente (Cuadro 2). El porcentaje de la suma de cuadrados de las líneas indicó que éstas presentaron amplia variabilidad genética; Misra *et al.* (2009) y Fentie *et al.* (2013), mostraron resultados similares, aunque contrastantes dado que el comportamiento generalizado en una evaluación multilocalidades empleando diferentes genotipos, de acuerdo con Gauch y Zobel (1996) y Gauch (2006), es que la variación se concentre en las localidades tal como ocurrió con las cruzas, donde las localidades presentaron amplias diferencias ambientales causando variación en el rendimiento de los genotipos, siendo esta variación la que justifica la selección de los modelos empleados para el análisis de estabilidad.

Cuadro 2. Suma de cuadrados del análisis de varianza AMMI del rendimiento de grano de las líneas y sus cruzas simples evaluadas en tres localidades de los Valles Altos del Centro de México.

FV	GL	SC	%SC	FV	GL	SC	%SC
Localidades	2	46.86 [†]	10.5	Localidades	2	1554.92 [†]	35.2
Líneas	9	237.57 [†]	53.3	Cruzas	99	601.77 [†]	13.6
<i>LíneasxLocs</i>	18	59.22 [†]	13.3	<i>CruzasxLocs</i>	198	701.47 [†]	15.8
CP1	10	41.01 [†]	69.4	CP1	100	549.91 [†]	76.1
CP2	8	18.2 [†]	30.7	CP2	98	170.21	23.5
				CP3	96	2.65	0.36
Error	81	90.99	20.4	Error	878	1456.15	32.9
Media	5.6			Media	7.12		
CV	19			CV	18.1		

[†] $p \leq 0.01$ y [‡] $p \leq 0.05$. FV = Fuente de variación; GL = Grados de libertad; SC = Suma de Cuadrados; % SC = Porcentaje de la suma de cuadrados.

En las interacciones *LíneasxLoc* y *CruzasxLoc* ambos grupos mostraron porcentajes de variación similares ($\pm 15\%$, Cuadro 2), resultados que coinciden con los estudios de Palemón-Alberto *et al.* (2012) y Nzuve *et al.* (2013); para las líneas, dos componentes principales (CP) explicaron la variación de la interacción (CP1: 69.25 % y CP2: 30.75 %) y tres CP en el caso de cruzas (CP1: 76.1 %, CP2: 23.5 % y CP3: 0.36 %); de acuerdo con Gauch y Zobel (1996), dado el número de CPs, el modelo fue adecuado en la predicción del comportamiento de las líneas y las cruzas; sin

embargo, la precisión se debió al número de localidades involucradas, no obstante, esta disminuye conforme se incrementa el número de localidades.

Modelo AMMI

De acuerdo con la interpretación usual para el AMMI, basado en McDermott y Coe (2012), se determinó que la variación del rendimiento promedio entre localidades fue > 4.5 y < 6.5 t ha⁻¹ con la siguiente tendencia: Mixquiahuala $>$ Montecillo $>$ Tecámec (Figura 1A). Mixquiahuala con un valor del CP1 = 1.0 y por lo tanto con el vector de mayor longitud respecto al resto, fue la localidad que mostro mayor interacción genotipo por localidad (IGL), lo cual indico amplia variación en el comportamiento de los genotipos, aunque mayor capacidad para discriminar la expresión de las líneas.

Los vectores de Montecillo y Tecámec fueron de menor longitud, con respecto a Mixquiahuala, lo cual demostró menor IGL, pero limitada capacidad para discriminar el potencial y el comportamiento de las líneas; este efecto o condición se asoció con factores ambientales adversos severos que afectaron la expresión de los genotipos: problemas de *Fusarium spp.* en Montecillo y condiciones de sequía en Tecámec; además, el modelo mostró a través del ángulo entre los vectores que no existe correlación entre las localidades, lo cual indicó que las líneas pueden ser clasificadas de diferente manera en cada localidad (Figura 1B).

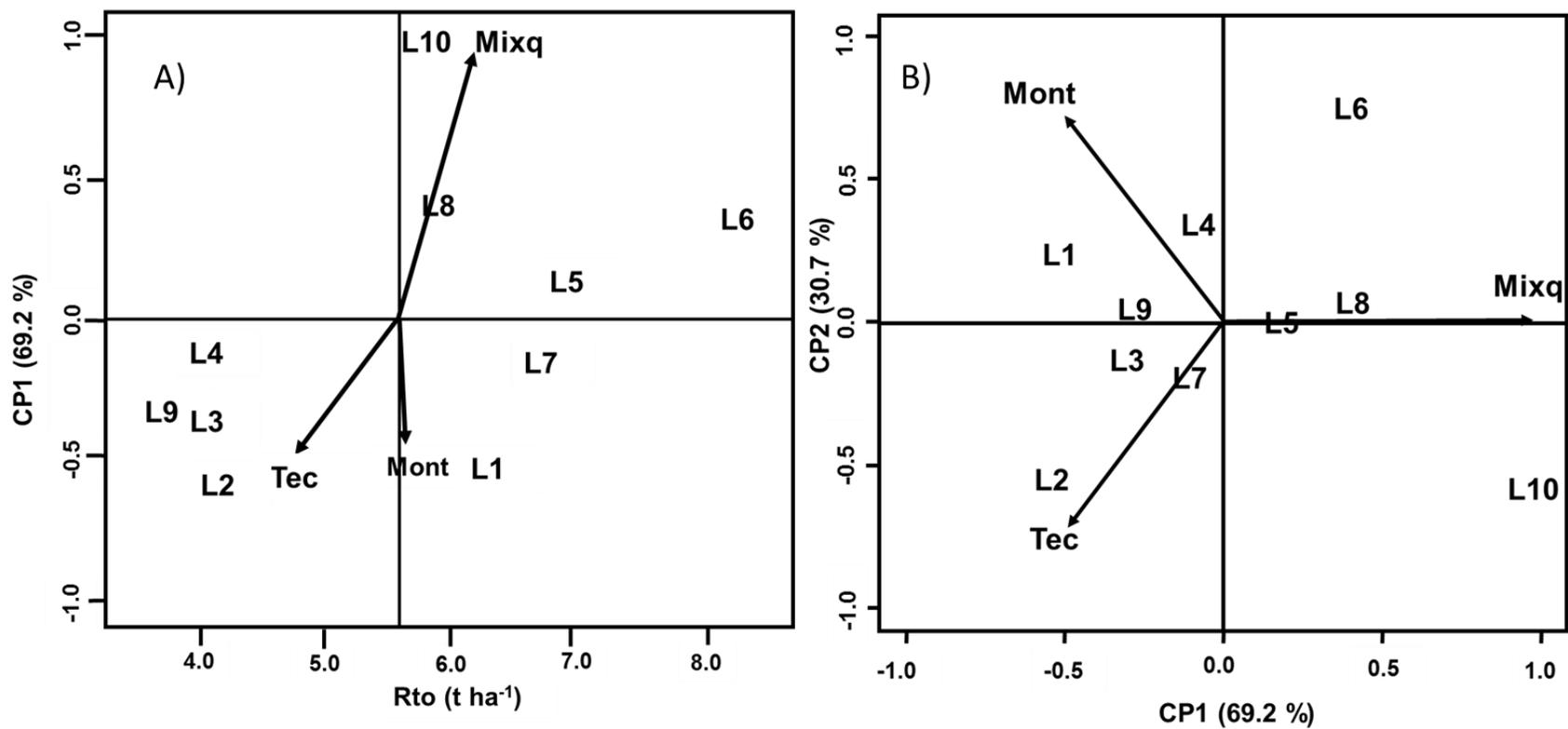


Figura 1. A) AMMI1: Representación gráfica del CP1 y el rendimiento de grano ($t\ ha^{-1}$) promedio de diez líneas y tres localidades de los Valles Altos del Centro de México, B) AMMI2: Representación, a través del CP1 y CP2, de la interacción líneas por localidades

La expresión de las líneas mostró un intervalo de rendimiento de >3.5 a < 9.0 t ha⁻¹, siendo L9 y L6 los puntos extremos, respectivamente (Cuadro 1 y Figura 1). De acuerdo con Zobel *et al.* (1988) y Crossa *et al.* (1990), en el AMMI1 (Figura 1) aquellas líneas que mostraron valores absolutos superiores en el CP1 fueron las de IGL mayor, tal como las líneas L10, L1 y L2 (CP1=1.0, -0.55 y -0.51, respectivamente) mientras que las de IGL menor, con coeficientes de CP1 menores, tales como L4 (-0.08), L5 (0.14) y L7 (-0.12) fueron aquellas estables; entre estas, L4 presentó rendimiento por debajo de la media (5.6 t ha⁻¹) pero L5 y L7 fueron sobresalientes (± 7.0 t ha⁻¹). Las líneas superiores (Figura 1) se clasificaron de la siguiente manera, con base en el desplazamiento en el eje de las abscisas (rendimiento) y en el desplazamiento con respecto al de las ordenadas (estabilidad): i) estables de rendimiento satisfactorio: L5 y L7; ii) estable de rendimiento medio: L4; iii) estabilidad media de rendimiento satisfactorio: L6 y L8; y iv) estabilidad media y rendimiento medio: L3 y L9.

Las líneas con adaptación específica también se pudieron determinar mediante este modelo (Figura 1B): L1, L2 y L10 mostraron asociación con Montecillo, Tecámac y Mixquiahuala, respectivamente, es decir, presentaron mayor rendimiento en la localidad mencionada (Cuadro 1), y que previamente fueron denominadas de mayor IGL; esto permitió inferir que aquellas de mayor interacción fueron las que presentaron adaptabilidad a una determinada localidad.

De acuerdo con el modelo, éste ofrece la posibilidad de discriminar las expresiones fenotípicas tanto del rendimiento como de la estabilidad o adaptabilidad y clasificar a los genotipos con base en una u otra o ambas características dependiendo del interés. Se encontró, que los genotipos sobresalientes (L5, L6 y L7) coinciden con aquellos identificados con base en el valor medio y el orden numérico (Cuadro 1); no obstante, la línea L4, identificada como sobresaliente por el modelo

y clasificada como estable de rendimiento medio, discrepo con base en la expresión fenotípica y de acuerdo al concepto de estabilidad dinámica.

Modelo GGE

Con base en el modelo y con la longitud de los vectores, la tendencia fue la misma que con AMMI1 (Figura 2): Mixquiahuala mostró mayor habilidad para discriminar el comportamiento de las líneas; no obstante, contrastantemente, GGE mostró correlación entre las localidades, dado el ángulo entre estas: Tecámac-Montecillo > Tecámac-Mixquiahuala > Montecillo-Mixquiahuala; esto se menciona ya que las localidades correlacionadas clasifican de manera similar la expresión de las líneas y viceversa, de acuerdo con McDermott y Coe (2012).

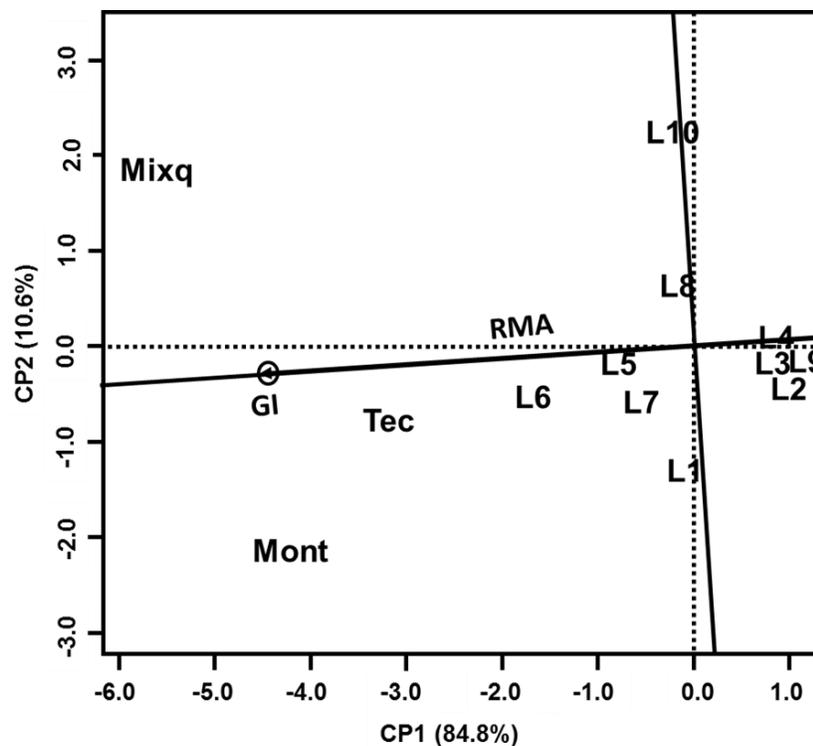


Figura 2. Representación gráfica del rendimiento medio ambiental (RMA) y el genotipo ideal (GI) de las líneas en tres localidades de los Valles Altos del Centro de México con base en el modelo GGE.

Con base en el genotipo ideal (GI) y el rendimiento medio ambiental (RMA) (Yan, 2001 y Yan y Kang, 2003), donde sobre la recta del RMA aparecen las proyecciones de los marcadores de las cruzas, las cuales aproximan los rendimientos de cada una ordenados a lo largo del eje apuntando hacia el mayor rendimiento y la perpendicular aproxima la IGL asociada a cada genotipo (Mcdermott y Coe, 2012), las líneas de mayor rendimiento entre localidades (Figura 2B), fueron L5, L6 y L7, las de menor fueron L2, L3, L4 y L9 y el resto (L1, L8 y L10) presento rendimiento similar al valor medio; los resultados coincidieron con la caracterización fenotípica.

Con base en el RMA (Yan, 2001 y Yan, 2002) y por la limitada perpendicular con respecto a este, las líneas de mayor estabilidad, fueron L4 y L5 (Figura 2), la primera con rendimiento inferior al valor medio y la otra por encima de este; en seguida, con estabilidad media y rendimiento superior a la media, estuvieron L6 y L7, y por debajo de la media L2, L3 y L9; en sentido opuesto, las líneas de mayor IGL y por lo tanto de menor estabilidad fueron L1, L8 y L10.

De acuerdo con la clasificación de los genotipos realizada por el modelo, las líneas en orden de importancia (estabilidad y rendimiento) fueron: L5, L6 y L7, considerando a la línea L6 como aquella más cercana al GI, la cual definieron Yan y Kang (2003) como el genotipo con expresión mayor (en este caso rendimiento) y absolutamente estable, siendo un genotipo más deseable cuanto más cercano este al GI.

Los resultados del modelo GGE fueron similares que los del AMMI en cuanto a la identificación de genotipos superiores; ambos modelos clasificaron como estables las líneas L4 y L5 y en cuanto a las sobresalientes (líneas L5, L6 y L7) mostraron que el rendimiento fue determinante en la clasificación de las líneas; no obstante, se observó un contraste entre ambos métodos con respecto a la caracterización fenotípica: la clasificación de la línea L4; AMMI y GGE la clasificaron como estable aunque de rendimiento menor a la media, pero aunque fue consistente a través de las

localidades, ya que aunque mostró rendimientos similares entre las localidades no presento expresiones acorde a las esperadas; su clasificación de acuerdo a los modelos coincidió con el concepto de estabilidad estática propuesto por Becker y León (1988), pero no con la estabilidad dinámica, que es acorde a los objetivos del estudio, por lo que se consideró que este línea fue erróneamente clasificada por los modelos empleados.

Con base en los resultados de ambos modelos en el análisis de las líneas se pudo observar que si bien ambos modelos muestran la misma precisión y capacidad de discriminación e identificación, GGE mediante el RMA y el GI mostro ventajas visuales dentro del biplot en la clasificación de los genotipos; sin embargo, GGE no permite conocer el valor fenotípico (rendimiento), lo cual es posible mediante el modelo AMMI1.

Cruzas + testigos (híbridos)

Expresión fenotípica

El rendimiento de grano mostro diferencias estadísticas ($p \leq 0.01$) entre localidades (Cuadro 3); estas se asociaron a las condiciones ambientales prevalecientes en cada una, las cuales fueron previamente mencionadas en la expresión de las líneas. La expresión del rendimiento de las cruzas mostro la misma tendencia que en las líneas: Mixquiahuala > Montecillo > Tecámac, confirmando el potencial productivo de cada localidad.

La expresión fenotípica mostro, de acuerdo al valor promedio del rendimiento entre localidades, ocho cruzas superiores ($> 8.0 \text{ t ha}^{-1}$): 67, 70, 73, 76, 78, 87, 88, 89 y tres testigos: 95, 97 y 99 (Cuadro 3); entre estos la tendencia predominante fue Mixquiahuala > Montecillo > Tecámac; no obstante, el rendimiento de la cruz 88 mostro que Mixquiahuala = Montecillo; así como Montecillo = Tecámac en el caso de las cruzas 67, 70 y 78. A estos comportamientos se atribuyó la significancia de la interacción genotipos por localidades.

Cuadro 3. Rendimiento de grano y orden numérico de 22 cruza simples y 6 testigos sobresalientes por su estabilidad o adaptabilidad en tres localidades de los Valles Altos del Centro de México.

Loc	Cruza	Rto t ha ⁻¹	Orden	Loc	Rto t ha ⁻¹	Orden	Loc	Rto t ha ⁻¹	Orden	Orden Prom	RtoProm t ha ⁻¹
	13	8.2	8		7.5	80		6.3	35	41	7.3
	25	6.5	64		10.5	12		5.7	62	46	7.6
	45	7.9	10		9.3	30		6.8	15	18	8
	46	6.5	63		8.7	51		6.5	21	37	7.2
	47	8.4	5		8.9	38		5.0	91	45	7.4
	48	6.4	72		8.6	55		7.2	4	44	7.4
	55	8.9	2		8.2	65		5.5	73	47	7.5
	58	5.5	85		10.8	9		6.1	42	45	7.5
	63	7.1	33		9.7	21		7	10	21	7.9
	66	7.5	20		9.6	22		7	12	18	8
	67	7.2	32		9.9	17		7.2	5	18	8.1
	68	6.8	53		9.1	36		6.6	18	36	7.5
<i>Montecillo</i>	70	7.1	36	<i>Mixquiahuala</i>	11.1	6	<i>Tecamac</i>	7	11	18	8.4
	73	8.4	4		9.5	24		6.4	28	19	8.1
	76	8.3	7		11	7		6.8	16	10	8.7
	78	7	42		11.2	4		6.9	14	20	8.4
	82	4.6	100		8.62	53		6.3	31	61	6.5
	84	5.5	86		9.4	26		7.53	1	38	7.5
	86	8.6	3		7.6	78		7.4	2	28	7.9
	87	8	9		10.2	13		6.6	19	14	8.3
	88	9.2	1		9.1	33		7.1	6	13	8.5
	89	6.9	49		11.5	3		7.4	3	18	8.6
95	7.5	19	10	16	7.1	8	14	8.2			
96	5.8	84	10.9	8	6.5	24	39	7.7			
97	7.2	26	12.3	2	5.4	79	36	8.3			
98	4.7	99	12.9	1	5.2	87	62	7.6			
99	7.1	40	11.1	5	6.2	40	28	8.1			
100	6	83	10.8	10	5	92	62	7.3			
Media	6.7B		8.6A		5.9C						
DMS	3.4		5.3		2.7						2.3

Rto = Rendimiento de grano; DMS = Diferencia mínima significativa. Las letras mayúsculas como superíndices muestran las diferencias estadísticas entre localidades. 95-100 = Testigos (híbridos).

Por medio del orden numérico promedio se encontró que los once genotipos consistentes a través de las localidades, es decir, con rendimiento alto acorde a las condiciones ambientales, fueron (Cuadro 3): 45, 66, 67, 70, 73, 76, 78, 87, 88, 89 y 95; entre estos, las cruzas 45 y 66 presentaron rendimiento igual a 8.0 t ha^{-1} , el resto se expresó por encima de este valor; los testigos 97 y 99 fueron clasificados fuera de los once genotipos de expresión consistente debido a que aunque presentaron un rendimiento superior en Mixquiahuala este fue muy bajo en el resto de las localidades.

Considerando las diez mejores expresiones de rendimiento dentro en cada localidad (Cuadro 3), no se encontró una cruz a en las tres localidades, pero si seis (66, 70, 76, 86, 88 y 89) que fueron sobresalientes en dos localidades y que se consideraron estables: la 76 en Mixquiahuala y Montecillo, 70 y 89 en Mixquiahuala y Tecámac y 88, 86 y 66 en Montecillo y Tecámac, destacando las tres últimas por su expresión en las localidades que presentaron alguna limitante para la producción de grano. Destacó también por su rendimiento y estabilidad un híbrido experimental (95) de este programa de mejoramiento.

Modelo AMMI

El rendimiento de grano, entre localidades, mostró un intervalo de > 5.5 y $< 9.0 \text{ t ha}^{-1}$ (Figura 3A); el de las cruzas fue de > 4.5 (11) a $< 9.0 \text{ t ha}^{-1}$ (76), nueve de estas (66, 67, 70, 73, 76, 78, 87, 88 y 89) + tres testigos (95, 97 y 99) mostraron los valores máximos de rendimiento ($\geq 8.0 \text{ t ha}^{-1}$); en sentido contrario cinco cruzas (2, 11, 12, 37 y 41) + un testigo (92) presentaron $\leq 6.0 \text{ t ha}^{-1}$.

En cuanto a la estabilidad, estimada en función del desplazamiento vertical (positivo o negativo) sobre el eje de las ordenadas (Figura 3A), que muestra la medida de la IGL en una dimensión, se encontró que los genotipos de mayor estabilidad fueron: 45, 46, 48, 63, 66 y 68. Asociando la estabilidad y el rendimiento, AMMI1 permitió la clasificación de los genotipos superiores en dos

grupos, i) cruzas estables y de rendimiento medio ($< 8.0 \text{ t ha}^{-1}$): 46, 48, 63, 66 y 68; y ii) cruzas de estabilidad media y de rendimiento alto ($> 8.0 \text{ t ha}^{-1}$): 70, 76, 78, 87, 88, 89 y un testigo (95).

El AMMI2 (Figura 3B) muestra el efecto de la interacción genotipo por localidad a través del CP1 y CP2; en ésta, se observó el contraste de las localidades evaluadas, es decir, dados los ángulos entre los vectores de las localidades, cada una puede discriminar de manera diferente la expresión de las cruzas, lo cual obedece a las condiciones ambientales contrastantes. También se encontró que las cruzas interaccionaron positiva y negativamente con las localidades.

Las cruzas 25, 58, 70, 76 y 78 y los testigos del 96-100 mostraron una interacción positiva con Mixquiahuala, es decir, estos presentaron excelentes resultados bajo condiciones óptimas de producción, pero muy limitados donde existió algún factor limitante para el cultivo, como en Montecillo y Tecámac. Las cruzas de interacción positiva en Montecillo fueron 13, 47, 55, 73, 86 y 88; en Tecámac, aparentemente existió un amplio número de cruzas asociadas a la localidad, sin embargo solo 48 y 67 (Cuadro 2), fueron de rendimiento sobresaliente; estos resultados indicaron que el modelo presentó sensibilidad en localidades contrastantes, es decir, menor precisión, esto se corroboró con el biplot y la caracterización fenotípica.

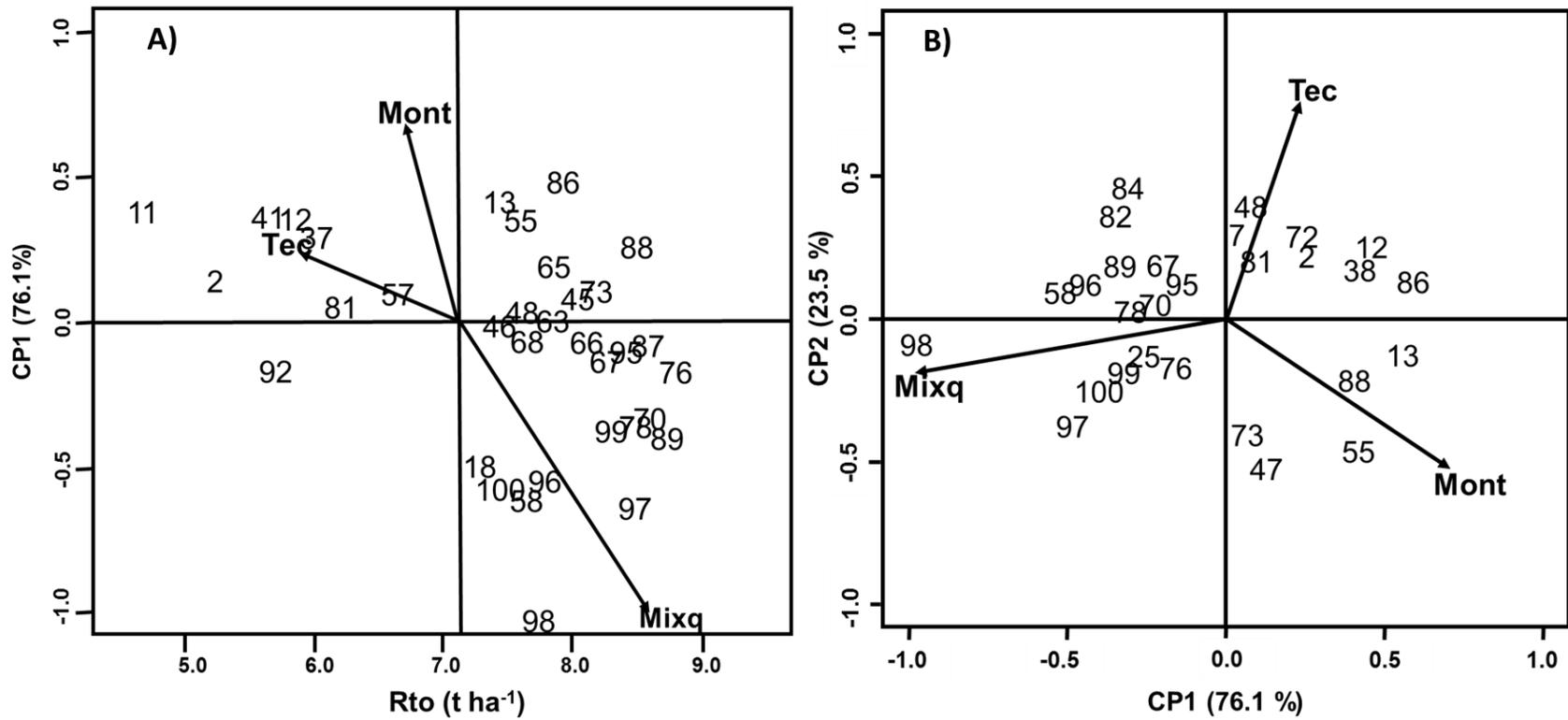


Figura 3. A) AMMI1: Representación gráfica del CP1 y el rendimiento de grano (t ha⁻¹). B) AMMI2: Representación gráfica del CP1 y CP2 para cruizas + testigos en tres localidades de los Valles Altos del Centro de México

De acuerdo con McDermott y Coe (2012), el AMMI2 resulta de importancia cuando la IGL sea el principal objetivo de estudio, o bien cuando se desea determinar cuáles podrían ser los mejores genotipos para una determinada localidad, como en este caso que permite identificar las mejores cruzas para cada localidad.

Modelo GGE

De acuerdo con los vectores de las localidades, la relación mostró que (Figura 4) Mixquiahuala y Montecillo catalogan diferente la expresión de las cruzas, pero Montecillo y Tecámac, los ambientes más restrictivos para la expresión del rendimiento mostraron correlación, también Mixquiahuala y Tecámac presentaron correlación; no obstante, Mixquiahuala, dada la longitud de su vector, presenta mayor poder de discriminación y clasificación entre las localidades.

Con base en el biplot y de acuerdo con McDermott y Coe (2012), algunas cruzas se adaptaron mejor a ciertas localidades: 18, 25, 58, 70, 78, 89, 96, 97, 98, 99 y 100 a Mixquiahuala, destacando 89, 97 y 98, con rendimientos satisfactorios; las cruzas 13, 47, 55, 73, 76, 86 y 88 fueron sobresalientes en Montecillo y 45, 66, 67, 73, 76, 87 y 95 en Tecámac; si bien algunas presentaron una mejor expresión en Mixquiahuala (Cuadro 2), fueron sobresalientes con respecto al resto dentro de la localidad especificada.

En la Figura 4B, se pueden observar los ejes del rendimiento medio ambiental (RMA) y la ubicación del genotipo ideal (GI); en él se observa que Tecámac fue la localidad más cercana a este, y por lo tanto fue la localidad con menos variación en la expresión de las cruzas, mientras que Mixquiahuala y Montecillo aparecen equidistantes en polos opuestos.

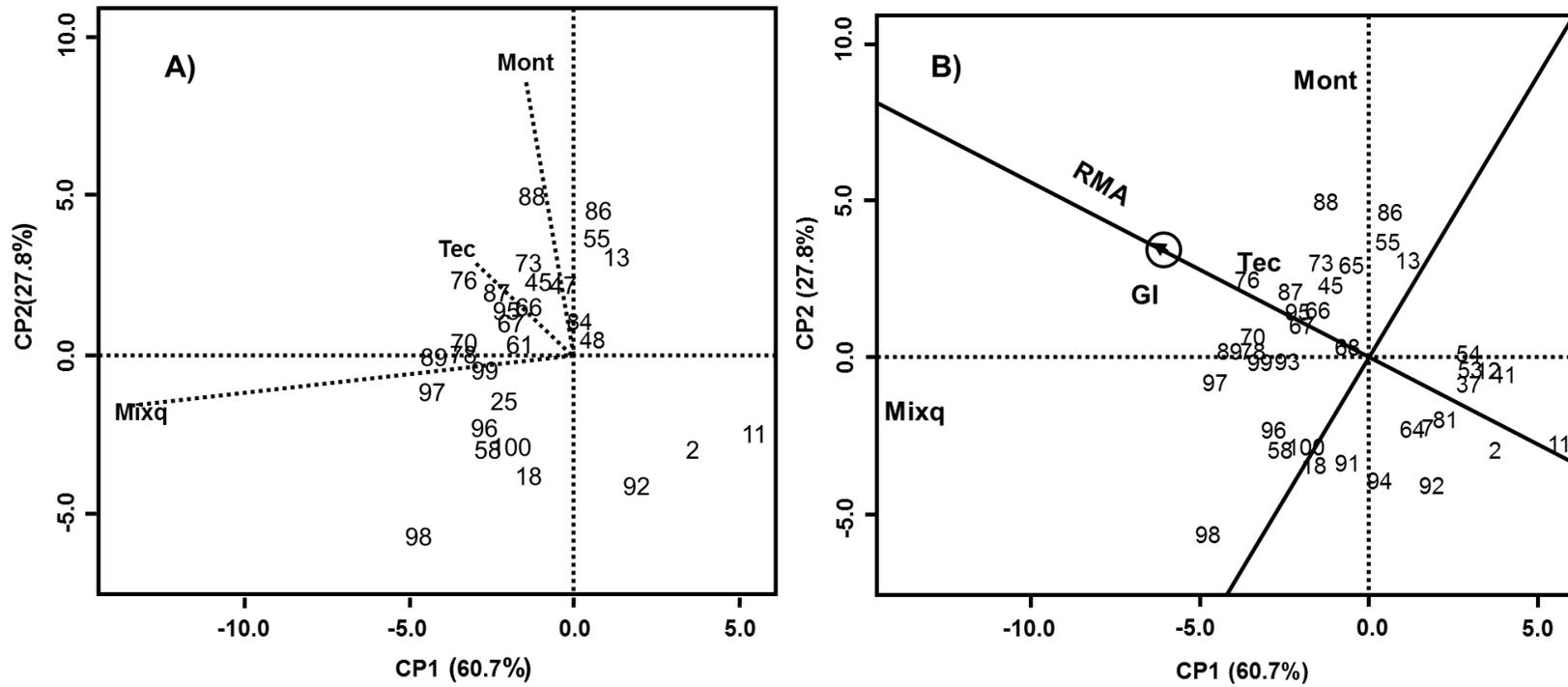


Figura 4. A) Evaluación de la adaptación de las cruzas mediante el modelo GGE. B) Estabilidad fenotípica determinada mediante el rendimiento medio ambiental (RMA) y el genotipo ideal (GI) en tres localidades de los Valles Altos del Centro de México

Con base en el RMA y el GI pueden identificarse la estabilidad y el rendimiento de las cruzas. Las cruzas 67, 68, 76 y 95 fueron estables y las siete de rendimiento mayor fueron: 70, 73, 76, 78, 87, 88 y 89 y tres testigos: 95, 97 y 99, siendo superiores, considerando ambas características, los genotipos: 76, 87 y 95. En sentido contrario, las cruzas de menor rendimiento fueron: 2, 7, 11, 12, 37, 41, 53, 54, 81 y 92, estas se ubicaron en el extremo opuesto respecto al genotipo ideal y ninguna destaco por su consistencia entre localidades.

Estabilidad y rendimiento

Comparando la expresión fenotípica (a través de valores medios y su orden numérico), el modelo AMMI y el GGE, se encontró, de manera general, que fue posible identificar los genotipos sobresalientes en base a su estabilidad dinámica; no obstante, la determinación con base en el biplot tanto de AMMI como de GGE puede ser subjetiva dado que la clasificación de un determinado genotipo con respecto a otros depende de la apreciación en el análisis gráfico, de igual manera, los intervalos de determinación (visual) son definidos por el investigador.

Con base en el concepto de estabilidad dinámica, propuesto por Becker y León (1988), y el cual considera que el comportamiento de un genotipo dependerá de las condiciones ambientales, se identificaron las líneas sobresalientes: L5, L6 y L7; estas presentaron rendimientos acorde a las condiciones ambientales prevalecientes.

En cuanto a la determinación de cruzas estables y de rendimiento alto, los modelos permiten una realizar una clasificación, dependiendo de los intereses y de que tan estricta pueda desearse; a través del GGE se definieron tres genotipos: dos cruzas (76 y 87) y un híbrido experimental (95), los cuales se encuentran como superiores tanto en los resultados del AMMI como en la caracterización

fenotípica, por lo cual puede considerarse que la selección del número de genotipos sobresalientes dependerá de los objetivos del investigador.

Ambos modelos de análisis de la estabilidad fenotípica mostraron dificultad en la clasificación de la expresión de los genotipos en una localidad contrastante con respecto al resto; en el caso de Tecámac, la localidad más contrastante de las tres evaluadas, hubo aparentemente cruza asociadas a esta localidad, sin embargo no todas mostraron rendimientos satisfactorios para esta condición.

CONCLUSIONES

Los modelos de análisis de la estabilidad fenotípica fueron eficientes y eficaces en la discriminación de la estabilidad de las líneas y las cruza simples evaluadas; su uso fue incluyente y no excluyente dadas las herramientas de estudio de cada uno.

Los genotipos (líneas y cruza) del programa de mejoramiento presentaron características tanto de estabilidad fenotípica como de adaptabilidad que pueden ser aprovechadas en beneficio de la producción tanto de semilla como de grano en las localidades indicadas.

Mixquiahuala fue una localidad que muestra características propicias para el cultivo de maíz, así como para la discriminación de genotipos de un programa de mejoramiento.

LITERATURA CITADA

- Balzarini M., C. Bruno y A. Arroyo. 2005. Análisis de ensayos agrícolas multi-ambientales: Ejemplos con Info-Gen. Facultad de Ciencias Agropecuarias. U.N.C. Argentina, 141 p.
- Crossa, J., H. G. Gauch and R. W. Zobel. 1990. Additive main effects and multiplicative interaction analysis of two international maize cultivar trials. *Crop Science* 37:406-415.
- Fan, X. M., M. S. Kang, H. Chen, Y. Zang, J. Tan and C. Xu. 2007. Yield stability of maize hybrids evaluated in multi-environment trials in Yunnan, China. *Agronomy Journal* 99:220-228.
- Fentie, M., A. Assefa and K. Belete. 2013. AMMI analysis of yield performance and stability of finger millet genotypes across different environments. *World Journal of Agriculture Sciences*. 9:231-237.
- Gabriel, K. R. 1971. The biplot graphic display of matrices with application to principal component analysis. *Biometrika* 58:453-467.
- Gauch, H. G. 2006. Statistical analysis of yield trials by AMMI and GGE. *Crop Science* 46:1488-1500.
- Gauch, H.G. and R. W. Zobel. 1996. AMMI analysis of yield trials *In*: Genotype by environment interaction. M.S. Kang and H. G. Gauch (eds.). CRC Press. Boca Raton Florida. pp 85-122.
- Gauch, H. G. (1992). Statistical analysis of regional yield trials: AMMI analysis of factorial designs. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands. 278 p.
- Gauch, H. G. and R. W. Zobel. 1988. Predictive and postdictive success of statistical analysis of yield trials. *Theoretical Applied Genetics* 76:1-10.
- McDermott, B. and R. Coe. 2012. An Easy Introduction to Biplots for Multi-environment Trials. Statistical Services Center, University of Reading, UK and World Agroforestry Centre, Kenya. 62 p.

- Miranda, G. V., L. V. Souza, L. J. M. Guimaraes, H. Namorato, L. R. Oliveira and M. O. Soares. 2009. Multivariate analyses of genotype x environment interaction of popcorn. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 44:45-550.
- Misra, R. C., S. Das, M. C. Patniak. 2009. AMMI model analysis of stability and adaptability of late duration finger millet (*Eleusine coracana*) genotypes. *World Applied Sciences Journal* 6:1650-1654.
- Nzuve, F., S. Githiri, D. M. Mukunya and J. Gethi. 2013. Analysis of genotype x environment interaction for grain yield in maize hybrids. *Journal of Agricultural Science* 5(11):75-85.
- Pacheco A., M. Vargas, G. Alvarado, F. Rodríguez, M. López, J. Crossa, J. Burgueños (2015) GEA-R (Genotype x Environment Analysis with R for Windows) Version 1.2, <http://hdl.handle.net/11529/10203> International Maize And Wheat Improvement Center.
- Yan, W., M. S. Kang, B. Ma, S. Woods and P. L. Cornelius. 2007. GGE biplot vs. AMMI analysis of genotype-by-environment data. *Crop Science*. 37:641-653.
- Yan, W., and M. S. Kang. 2003. GGE biplot analysis: A Graphical Tool for Breeders, Geneticist, and Agronomist. CRC Press, Boca Raton, FL. 224 p.
- Yan, W. 2002. Singular-value partition for biplot analysis of multienvironmental trial data. *Agronomy Journal* 94:990-996
- Yan, W. 2001. GGEBiplot-A windows application for graphical analysis of multi-environment trial data and other types of two-way data. *Agronomy Journal* 93:1111-1118.
- Yan, W., L. A. Hunt, Q. Sheng and Z. Szlavnic. 2000. Cultivar evaluation and mega-environment investigation base on the GGE biplot. *Crop breeding, genetics and cytology* 40(3):597-605.

CAPÍTULO V

DISCUSIÓN GENERAL

El maíz, junto con el arroz y el trigo es uno de los cultivos de mayor importancia a nivel mundial, tanto por la superficie establecida como por la producción obtenida; esta amplia distribución obedece exclusivamente a intereses económicos-comerciales, principalmente de empresas transnacionales. En México, este cultivo representa más que intereses económicos, se establece, en cada uno de los diferentes estados de la república, en diferentes condiciones ambientales y en los dos extremos en cuanto a uso de “tecnología agrícola” se refiere, razón por la cual, a diferencia de los países desarrollados, se establece una compleja diversidad genética, desarrollada desde tiempos prehispánicos y que continúa evolucionando hasta la actualidad.

La diversidad del maíz, producto del mejoramiento “empírico” realizado por cada uno de los grupos étnicos del país, y que dio origen a las 59 razas distinguidas hoy en día (Ortega *et al.*, 2013), pero con un número ilimitado de variantes intermedias, es la fuente de riqueza que hoy los fitomejoradores deben aprovechar para el desarrollo de nuevos cultivares, que permitan contrarrestar la limitada producción nacional, la cual no sólo obedece a la carencia de cultivares superiores; también, este aprovechamiento puede ser visto como una fuente de empleo, cuyo mercado actual se encuentra en manos extranjeras, las cuales, además de impedir la competencia, limitan la soberanía alimentaria.

Si bien, poco se ha desarrollado a partir de nuevas herramientas tecnológicas tales como la biotecnología y la genómica, el mejoramiento genético de la especie ha sido continuo en las diferentes instituciones públicas de investigación en el país a través de los dos sistemas clásicos de mejoramiento: la selección y la hibridación; ambos métodos han permitido que los cultivares

mejorados actuales, no sólo sean superiores a sus predecesores sino que también sean con frecuencia más sobresalientes que los híbridos de compañías comerciales, lo cual sigue justificando plenamente la vigencia y continuidad de estos métodos.

En el caso de la hibridación, sistema que ocupa el desarrollo de esta investigación, en su procedimiento convencional consiste en i) el desarrollo de líneas endogámicas, frecuentemente, a través de autopolinización, ii) la evaluación de éstas para la identificación de su aptitud combinatoria general y iii) el posterior diseño de sistemas de cruzas entre aquellas de aptitud combinatoria general alta, las cuales se considera que presentan una mayor probabilidad de originar cruzas superiores, para identificar aquellas de mayor aptitud combinatoria específica y de expresión superior del carácter deseado (Márquez, 1991 y Reyes, 1985), esto en un sentido general y práctico; no obstante, el diseño de cruzamientos permite también la determinación de componentes genéticos importantes para diseñar la mejor ruta de mejoramiento, así como el desarrollo del conocimiento de esta especie y de los principios genéticos que la rigen, ya que si bien es una de las plantas más estudiadas, aún falta mucho por realizar dada la riqueza genética existente.

En el estudio, donde se planteó la caracterización y aprovechamiento de líneas endogámicas para diferentes sistemas de producción en los Valles Altos del Centro de México, las líneas endogámicas fueron desarrolladas durante 6-8 ciclos de autofecundación, las cuales se considera que se encuentran en un estado homocigótico aceptable (> 99 %) y estable. Estas fueron desarrolladas para dos condiciones de producción: riego y, riego y temporal; el primero donde el ciclo del cultivo no presenta restricción de humedad y el segundo, donde la disponibilidad de agua es errática, es decir, para ambos sistemas de producción del grano en el área ecológica mencionada.

Con base en el procedimiento convencional de hibridación y una vez desarrolladas las líneas, la fase contigua fue la evaluación de las líneas para la identificación de aquellas con mejor capacidad

de combinación; para esto, de acuerdo con Jugenheimer (1981), la mejor forma de determinar el comportamiento de una línea es conociendo el comportamiento de sus híbridos; esta evaluación, aunque ideal, resulta prácticamente imposible de llevar a cabo tomando en cuenta el número de líneas: 20 líneas para riego y 34 para riego y temporal y a la postre por los cruzamientos simples posibles: $n(n-1)/2$, donde n = número de progenitores (Hallauer *et al.*, 2010).

Una solución al constante problema de realizar un amplio número de cruzamientos para conocer la aptitud combinatoria de las líneas, fue propuesta por Jenkins en 1929 según Jugenheimer (1981); este investigador propuso cruzar las líneas con un probador común que permitiera seleccionar solo aquellas de aptitud combinatoria general superior; esta evaluación posteriormente sería denominada como prueba de mestizos y reduce el trabajo de producir y evaluar un gran número de combinaciones improductivas.

Con base en lo anterior se realizó la prueba de mestizos, empleando un solo probador de amplia base genética para cada grupo; los probadores fueron previamente valorados para tal propósito; se consideró que las líneas dentro de los mestizos de expresión superior para características deseadas fueron aquellas de aptitud combinatoria alta, y entre las cuales se esperó que combinadas en una cruce simple den origen a híbridos superiores, tal como ocurrió en el estudio de Reyes *et al.* (2004).

Los mestizos se evaluaron en una estación de crecimiento en dos localidades del área de los Valles Altos del Centro de México: Montecillo, Estado de México y Mixquiahuala, Estado de Hidalgo. Durante el desarrollo del cultivo y en la cosecha se obtuvo el registro de veinte caracteres cuantitativos, con estos se planteó realizar una selección integral de las líneas en los mestizos, es decir, seleccionar además del rendimiento otras características de valor para el fitomejoramiento, idea que concuerda con Yan y Frégeau-Reid (2008) quienes señalan que la selección de líneas debe basarse en múltiples caracteres u objetivos de mejoramiento; con esta premisa, el análisis de la

información se realizó a través de componentes principales y de dispersión gráfico; estos permitieron la valoración de la interacción de los genotipos con los caracteres considerados, así como la identificación de la asociación entre los caracteres, la expresión de los mismos y con los genotipos; Rincón *et al.* (2010), encontraron en un análisis similar que estos métodos permitieron discriminar y asociar de manera satisfactoria, las poblaciones del mismo origen racial, con base en características de la mazorca.

En el análisis de varianza de los mestizos, dentro de cada grupo (riego y, riego y temporal), se encontró significancia estadística ($p \leq 0.01$) para la mayoría de los caracteres evaluados (20 variables agronómicas); las diferencias encontradas se asociaron con la variación genética entre las líneas, dado que el factor común fue el probador; esto fue indicador de que dentro de cada grupo existen líneas de diferente valor para el mejoramiento genético con características de importancia asociadas a la producción de grano y por lo tanto, debieron identificarse y seleccionarse aquéllas de mayor potencial.

En el análisis de componentes principales, los dos primeros componentes explicaron 58.6 y 48.3 % de la variación de las veinte variables originales, para los mestizos con líneas de riego (MtzRgo) y para aquellos con líneas de riego y temporal (MtzRyT), respectivamente; Iezzoni y Pritts (1991) mencionan que el porcentaje de variación explicado por los dos primeros componentes está asociado con la correlación entre el grupo de caracteres considerados para la valoración del germoplasma; es decir, entre menor sea la correlación entre los caracteres estudiados, mayor será el número de componentes principales necesarios para explicar la variación de los datos.

La determinación de la variación de los componentes principales, para ambos grupos, estuvo asociada principalmente con el rendimiento de grano y sus componentes tales como Pmz1, Pmz, Pgr; los días a floración (DFM y DFF) también fueron importantes; además, se encontró que

diferente número de variables explicaron la mayor variación en cada grupo, lo cual se asoció con la diversidad genética entre ambos grupos y dentro de ellos.

De acuerdo con el análisis gráfico se encontraron correlaciones altas entre caracteres relacionados, tales como Rto y Pmz1, DFM y DFF; Apta y Amz; Pmz, Pgr y Dmz; estas relaciones entre caracteres son las que Iezzoni y Pritts (1991) y Maji y Shaibu (2012) reconocen como redundantes y recomiendan evitar alguno de ellos.

Se observó, que aun cuando MtzRgo tuvo 34 mestizos y MtzRyT solo 20, la variación en la expresión de los genotipos fue mayor en el segundo grupo, lo cual se denotó por la dispersión de los puntos en el gráfico, este comportamiento se atribuyó a las diferencias de la diversidad genética entre grupos. Entre los probadores, la expresión del probador P14 se aproximó al origen, el cual Yan y Fréguae-Reid (2008) consideran como un “genotipo medio” mientras que el probador P6 se encontró más alejado de este punto; no obstante, ambos interactuaron de forma tanto positiva como negativa con las líneas, denotado por los mestizos ubicados a ambos extremos de los probadores y aun cuando la interacción indica que el probador pudo enmascarar el comportamiento de algunas líneas, Palacios y Ángeles (1990) consideran que esta respuesta es importante porque demuestra la compatibilidad de la línea al cruzarse con otras, pues finalmente ésta será utilizada en un sistema de cruzamientos.

Los resultados mostraron que el análisis de componentes principales, así como el análisis de dispersión gráfico, permitieron sintetizar e impidieron omitir información importante en la selección integral de las líneas a través de sus mestizos, definida en función de la importancia de cada variable donde se observó la interacción de caracteres con los genotipos; estos resultados coincidieron con los de Yan y Rajcan (2002) quienes mencionan que la representación de genotipos y caracteres en un mismo gráfico es una herramienta efectiva para el estudio y exploración de datos de múltiples características, dado que permiten la asociación entre los caracteres y los genotipos;

estos mismos autores destacan la importancia de la selección de genotipos basada en múltiples caracteres u objetivos de mejoramiento.

Si bien, la evaluación se condujo con base en veinte caracteres, el rendimiento y sus componentes fueron principalmente los determinantes en la variación de los datos y con los cuales fue posible discriminar la expresión de los genotipos; el resto de las características, aunque importantes en el mejoramiento genético, no mostraron amplia variación, limitando la distinción entre los genotipos. Al respecto, Maji y Shaibu (2012) mencionan que regularmente los mejoradores cuantifican un amplio número de variables que a menudo no presentan suficiente poder de discriminación para la evaluación, caracterización y manejo del germoplasma, por lo cual el análisis de componentes principales puede ser usado para eliminar redundancias y reducir la dimensionalidad.

Finalmente, los mestizos sobresalientes, con características de interés para el mejoramiento, asociados con rendimiento y peso de la mazorca de orden primario y cuyas líneas se consideraron de ACG alta fueron x4, x11, x13, x15, x16 y x19 para el grupo de riego; en el caso de MtzRyT, las líneas de ACG alta fueron aquellas que intervinieron en los mestizos y4, y8, y10, y14, y16, y19 y y27.

Con base en el comportamiento de los testigos, se demostró el potencial genético de algunas líneas para el desarrollo de cruas, ya que en combinación con el probador, el rendimiento de algunos mestizos fue igual e incluso superior a la mejor expresión del rendimiento de los híbridos pero con días a floración menores; esta expresión coincidió con la encontrada por Sánchez *et al.* (2016). Con la prueba fue posible discriminar más de 80 % de las líneas, tal como lo mencionó Jugenheimer (1981), lo cual reduce los costos en evaluaciones subsecuentes.

Acorde al procedimiento convencional de hibridación, el desarrollo de un sistema de cruzamientos, constituyó la siguiente fase; los diseños dialélicos, es decir, el conjunto de cruzamientos simples posibles entre grupos de n progenitores, fueron presentados inicialmente por Schmidt (1919, citado

por Martínez, 1983) y se emplean para estimar los componentes genéticos de la variación en el rendimiento y otras características de las propias cruzas, así como su capacidad productiva (Martínez, 1983).

Para el uso frecuente de los diseños dialélicos en investigaciones genéticas, dos trabajos fueron fundamentales, especialmente relacionados con el maíz híbrido: el de Sprague y Tatum (1942) y el de Griffing (1956). El primero versa sobre la aptitud combinatoria y su división en general (ACG) y específica (ACE). En el segundo trabajo, Griffing (1956) sistematizó el análisis estadístico para la estimación de los componentes de varianza cuando se utiliza un diseño dialélico basado en ACG y ACE. Los diseños dialélicos, propuestos formalmente por Griffing (1956), se definen como sistemas de apareamiento de un conjunto de p líneas progenitoras en donde se obtiene un máximo de p^2 combinaciones, las cuales se dividen en tres grupos: i) los p progenitores; ii) las $p(p-1)/2$ cruzas F_1 directas; y las $p(p-1)/2$ cruzas F_1 recíprocas.

De acuerdo con el objetivo, caracterizar la aptitud combinatoria y estudiar los efectos maternos de un grupo de líneas endogámicas (S_6 - S_8) así como determinar el tipo de acción génica que impera en sus cruzamientos e identificar el potencial genético de éstos para la producción de maíz, se evaluaron las p^2 combinaciones posibles entre diez líneas de ambos grupos (riego y, riego y temporal); dada la forma mediante la cual fueron definidas las líneas que intervinieron en el sistema de cruzas se empleó, en el análisis de la información, el modelo I, de efectos fijos.

De acuerdo con el análisis de la información para cada grupo de líneas y sus respectivas cruzas simples, aunque se encontraron particularidades para cada uno, también se encontraron generalidades para ambos. Para los diferentes caracteres evaluados, en ambos grupos (riego y riego y temporal) en el análisis de varianza se encontraron diferencias significativas entre las cruzas, lo cual se esperaba dado que es uno de los objetivos de la prueba, diferenciar el comportamiento y el

potencial de las líneas; los contrastes en la expresión encontrados se asociaron con la diversidad genética y el resultado de la interacción entre las líneas (heterosis).

De acuerdo con la suma de cuadrados del ANAVA, la contribución a la varianza del rendimiento de grano, atribuible a las cruzas, estuvo explicada por 54 y 50 % de *ACE*, 34 y 38 % de *ACG*, 8.7 y 7 % de *ERec* y, 2.3 y 5 % de *EMat*, para riego y para riego y temporal, respectivamente; esto indicó, que en ambos casos, el rendimiento de grano estuvo determinado principalmente por efectos no aditivos (dominancia y epistasia); además, los efectos maternos y recíprocos fueron muy limitados. En otros estudios (De la Rosa *et al.*, 2006; Srdic *et al.*, 2007; Ávila *et al.*, 2009 y Pérez-López *et al.*, 2014), similares a este, coinciden con el control del rendimiento de grano debido a efectos no aditivos, que de acuerdo con Ávila *et al.* (2009) tal efecto se atribuyó a la heterosis resultante de las combinaciones híbridas entre los progenitores.

Las diferencias significativas ($p \leq 0.01$) encontradas para *ACG* y *ACE* denotaron contrastes debidos a efectos aditivos y no aditivos (interacción), respectivamente; los *EMat*, no significativos ($p \leq 0.05$), demostraron que los caracteres evaluados expresaron sólo herencia nuclear e insignificante efecto génico extra nuclear. El resultado, coincidió con Cockerham (1963), quien mencionó que los efectos maternos en plantas son mínimos y que generalmente no es necesaria su consideración dentro de los análisis genéticos; sin embargo, Mahgoub (2011), considera que no evaluarlos puede conducir a interpretaciones erróneas e incertidumbre de los resultados obtenidos. Con base en los nulos efectos maternos (*EMat*) encontrados, se considera que el aprovechamiento de las cruzas sobresalientes en ambos grupos puede realizarse en ambos sentidos (directo y recíproco) sin que haya diferencias significativas entre estos.

Los *ERec* presentaron diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0.05$) para rendimiento de grano; estos efectos se atribuyen a los efectos de interacción entre el ADN nuclear y el citoplásmico, éstos fueron denominados por Cockerham (1963) como efectos no maternos; no

obstante es limitada la información acerca de este factor de variación, para lo cual se considera el desarrollo de investigación *ex profeso*.

La interacción significativa *CruzasxLoc* condicionó el fraccionamiento de los efectos de interacción: *ACGxLoc*, *ACExLoc* y *ERecxLoc*; de estas, solo *ERecxLoc* fue no significativa ($p \leq 0.01$). Las interacciones mostraron que los efectos de ACG y ACE fueron específicos para los ambientes de evaluación y, por lo tanto, fue necesario realizar el análisis en cada localidad.

En el análisis de la información obtenida a partir de los diseños dialélicos se encontró que la expresión fenotípica de las líneas fue sobresaliente, ya que aun cuando son altamente homocigóticas (S_6 - S_8) mostraron rendimiento superior al mínimo necesario (5.6 y 5.8 t ha⁻¹, para riego y riego y temporal, correspondientemente), para la rentabilidad económica de la producción de semilla, de acuerdo con Espinosa *et al.* (2002), quienes consideran que las líneas utilizadas como progenitores femeninos de híbridos de cruce simple, deben expresar una producción mínima de 3.0 t ha⁻¹.

La producción de las líneas estuvo acorde a las restricciones ambientales en cada localidad; estas, presentaron mayor potencial en Mixquiahuala, Hidalgo y menor en Tecámac, Estado de México; se encontró que el intervalo de variación del rendimiento de grano fue mayor en Montecillo y Mixquiahuala, aunque con mayor rendimiento para la segunda localidad; contrastantemente, en Tecámac hubo menor rendimiento entre las localidades pero el intervalo de variación también lo fue; por esto, se consideró que las localidades con mayor capacidad para identificar o diferenciar la expresión de las líneas fueron Montecillo y Mixquiahuala.

De acuerdo a los grupos, se observó, para el caso de las líneas de riego que el alto rendimiento de la línea L6 se mantuvo entre las localidades, así como L14 y L20 para riego y temporal. Cabe mencionar, con base en el valor inferior de rendimiento, que aún entre localidades las líneas mostraron expresión superior a 3.0 t ha⁻¹, y aunque es posible discriminar la expresión de las líneas

e identificar las superiores, todas presentaron rendimiento satisfactorio. A pesar del buen rendimiento obtenido y de la rentabilidad de la producción de semillas de acuerdo a Espinosa *et al.* (2002), las líneas, en general, presentaron rendimiento similar con las líneas desarrolladas y estudiadas por Pérez-López *et al.* (2014) en un programa de mejoramiento similar, lo cual supone que los programas de mejoramiento, incluso sin el uso de relativamente nuevas técnicas biotecnológicas, han avanzado positivamente y cumplen con las expectativas actuales de la formación de genotipos mejorados.

Dada la interacción de ACG x localidades, se analizó el comportamiento dentro de cada sitio; sin embargo, de manera general, se encontró, que tres (L5, L6 y L8) tuvieron ACG alta en todas las localidades y L10 en Mixquiahuala y Tecámac y L9 en Tecámac, para las líneas de riego; en el caso de riego y temporal solo L14 mostró ACG alta en las tres localidades; L12, L17 y L18 en Montecillo y Tecámac, L20 en Montecillo y Mixquiahuala y L13 en Mixquiahuala y Tecámac. Las líneas antes mencionadas, y consideradas de ACG alta, en al menos una localidad, fueron clasificadas como progenitores sobresalientes para el desarrollo de cruza simples superiores dados sus efectos de ACG y buen comportamiento *per se*; en clasificaciones similares, tales como las de Pérez-López *et al.* (2014), Escorcia-Gutiérrez *et al.* (2010) y Reyes *et al.* (2004), los resultados fueron satisfactorios; es decir, las líneas de ACG alta, principalmente aunque no exclusivamente, formaron cruza de rendimiento superior.

No obstante, entre rendimiento y ACG, el análisis mostró que no hubo una relación directa, es decir, las líneas de rendimiento mayor no fueron necesariamente aquéllas con los efectos de ACG mayores o viceversa; estos resultados contrastan parcialmente con los de Reyes *et al.* (2004) quienes encontraron una relación directa entre el rendimiento y la ACG, aunque, coinciden con los de Pérez-López (2014); este comportamiento se asoció con la selección integral fenotípica de las líneas, lo cual pudo conducir a las discrepancias entre el rendimiento y la ACG.

Las cruzas simples y el análisis de la aptitud combinatoria específica, dada la significancia estadística en la interacción *ACE_xLoc* para ambos grupos, se realizó dentro de cada sitio de evaluación pero solo con aquellas cruzas de mayor rendimiento o con efectos de ACE positivos o bien expresiones opuestas.

En las cruzas, de manera general, la expresión del rendimiento siguió la misma tendencia que con respecto a los progenitores: mayor en Mixquiahuala seguido de Montecillo y Tecámac; se encontró, a través de las localidades, que no fue la misma cruz la de mayor rendimiento en cada localidad, lo cual demostró la existencia de interacción genotipo por ambiente, lo cual conduce a la identificación de los efectos dentro de cada sitio pero además acompleja la selección dada la dificultad para identificar cruzas estables de buen rendimiento.

Por grupos, las cruzas para riego mostraron una variación en la expresión del rendimiento de 4.3 a 11.5 t ha⁻¹ y efectos de ACE de -2.12 a 2.76; sólo en Tecámac, el *sij* más alto se asoció con la cruz de mayor rendimiento, es decir, en la mayoría de los casos los efectos *sij* altos no necesariamente se presentaron en las cruzas con mejor rendimiento. En el caso de las cruzas de riego y temporal, el intervalo de rendimiento fue de 2.5 a 12.2 t ha⁻¹ y los efectos desde -1.90 hasta 2.70; con base en estos resultados, puede considerarse que la diversidad genética entre los progenitores es mayor en el grupo de riego y temporal que en el de riego, dado que el intervalo de rendimiento es más amplio, mientras que los *sij* son similares; esto se contrapone con los resultados obtenidos en la expresión de los mestizos, donde el grupo de mestizos con líneas de riego mostró mayor diversidad. De manera general, se encontró que líneas consideradas de ACG alta permiten la expresión superior del rendimiento de grano; pudiendo participar ambos progenitores de ACG alta o como en la mayoría, donde participó al menos uno de ACG alta; también se encontró la posibilidad de encontrar o desarrollar cruzamientos de alto rendimiento en donde participe al menos una línea de ACG baja pero con efectos de ACE altos, o bien, aunque menos frecuente, cruzas sobresalientes

formadas con líneas de ACG baja pero con efectos de ACE positivos y altos; también pueden existir casos de líneas cuya interacción puede ser antagónica limitando la expresión *per se* de las mismas. En cuanto a los efectos de ACE, fue generalizada la existencia de efectos positivos en las cruzas sobresalientes, y negativos en el caso de las cruzas con rendimiento limitado; es decir, que el rendimiento de grano se expresó de acuerdo a la interacción de las líneas.

Finalmente, con base en los resultados obtenidos fue posible determinar la ACG de las líneas y la ACE de las cruzas, y discriminar su potencial con base en éstos; sin embargo, también se encontró una interacción de los genotipos con las localidades y por lo tanto, fue necesaria la evaluación de éstos en cada sitio, lo que a su vez, hace necesario el estudio de estabilidad.

En el análisis de la estructura genética, no se consideraron los efectos maternos y recíprocos, dada su baja aportación a la variación del rendimiento. Entre localidades, con base en los valores de los efectos, la estructura genética del rendimiento en los cruzamientos presentó comportamientos contrastantes. Con base en las relaciones de ACG y ACE, denotadas por sus efectos, para el caso de las cruzas de riego, se encontró que la mayoría de las cruzas identificadas como sobresalientes en las diferentes localidades deben ser usadas sólo como híbridos dado que $g_i + g_j < s_{ij}$; es decir, los efectos aditivos fueron menores que los no aditivos, por lo tanto, se esperarían efectos de depresión endogámica en las siguientes generaciones filiales. En el caso de las cruzas de riego y temporal, la estructura genética en los cruzamientos de rendimiento superior, entre localidades, presentó comportamientos contrastantes; algunas cruzas mostraron que $(g_i + g_j)$ fue similar que s_{ij} , y que por lo tanto se considera que los efectos aditivos y no aditivos fueron semejantes, por lo tanto, éstas pueden ser utilizadas como variedad o bien como una población base para selección recurrente; en otras cruzas, los efectos no aditivos fueron de mayor importancia que los aditivos y por lo tanto solo pueden usarse como híbridos, ya que se espera depresión endogámica en generaciones filiales posteriores; también, se encontró alguna donde los efectos aditivos fueron

mayores que los no aditivos y por lo tanto la cruce puede emplearse como una variedad de polinización libre sin detrimentos importantes en el rendimiento en generaciones avanzadas.

Con base en los resultados de la estructura genética, se pudo determinar que existe potencial genético para incidir en la producción de maíz a corto, mediano y largo plazo en las localidades estudiadas, tanto con híbridos, como con variedades sintéticas, así como el establecimiento de un programa de mejoramiento por selección recurrente.

Dadas las diferentes expresiones dentro de cada localidad se recomendó un análisis de estabilidad. Considerando la diversidad ambiental en la que se establece el cultivo de maíz, en México y alrededor del mundo, uno de los principales objetivos del fitomejoramiento es desarrollar genotipos estables de rendimiento superior; es decir, con la habilidad de ser consistentes a través de diferentes ambientes (Balzarini *et al.* 2005). No obstante, el rendimiento de grano es un carácter de herencia cuantitativa y altamente influenciado por el ambiente (Gauch y Zobel, 1996), debido a esta condición, las evaluaciones de genotipos mejorados se realizan en múltiples localidades, con lo cual puede reducirse el efecto ecológico y lograr obtener una mejor estimación del efecto genotípico, así como la determinación de la estabilidad o bien la adaptabilidad a condiciones específicas.

Un fenómeno generalizado en los experimentos multilocalidades es la expresión diferencial de los genotipos, especialmente en localidades donde el factor ambiental cambia frecuentemente; este comportamiento se conoce como interacción genotipo por ambiente (I_{GA}), se expresa en la mayoría de los caracteres cuantitativos (Fan *et al.*, 2007) y complica la identificación de genotipos superiores, en consecuencia el proceso de mejoramiento y el avance genético (Gauch, 2006); esto justifica que el estudio de la interacción genotipo por ambiente sea de gran interés e importancia para el fitomejorador.

El análisis de la interacción genotipo por ambiente se ha abordado mediante diferentes métodos estadísticos; no obstante, dos de los más recientemente usados han sido el modelo de efectos principales aditivos e interacción multiplicativa (AMMI) y, el modelo de genotipo + interacción genotipo por ambiente (GGE), los cuales son análisis estadísticos basados en la descomposición de valores simples (Gauch, 2006) apoyados visualmente en su interpretación por representaciones “biplot” (Gabriel, 1971), las cuales se han popularizado como una herramienta visual de estudio.

De acuerdo con Yan *et al.* (2007), Gauch (2006) y McDermott y Coe (2012), ambos modelos, permiten estudiar dos aspectos básicos de los datos originados a través de ensayos de campo en múltiples localidades: i) la caracterización de las localidades del estudio y ii) la evaluación de los genotipos.

Con base en lo anterior y con las combinaciones posibles de un diseño dialéctico completo, desarrollado a partir de líneas endogámicas de maíz, evaluado en tres localidades de los Valles Altos del Centro de México, se evaluó la estabilidad del rendimiento mediante los modelos AMMI y GGE, bajo el concepto dinámico o agronómico propuesto por Becker (1981) y Becker y León (1988). El objetivo fue identificar y determinar la estabilidad del rendimiento de las cruzas simples, principalmente de aquellas de rendimiento superior, así como la de sus progenitores (líneas); también definir el mejor modelo de análisis de la interacción genotipo por ambiente en función de la precisión y facilidad en la clasificación de los genotipos de acuerdo a su expresión fenotípica.

De acuerdo a la expresión del rendimiento y evaluados con base en valores medios y el orden numérico, las líneas L5, L6 y L7 fueron consideradas estables, de acuerdo al concepto dinámico o agronómico definido por Becker (1981) y Becker y León (1981 y 1988) ya que fueron consistentes a través de las localidades; es decir, expresaron rendimiento satisfactorio en cada localidad dependiendo de las condiciones de cada una de estas, o sea que presentaron rendimiento alto (> 7.0

t ha⁻¹) en la localidad con mejores condiciones ambientales para la producción de grano (Mixquiahuala) y menor (6.0 t ha⁻¹) en aquella con las condiciones restrictivas (Tecámac). En cuanto a la expresión sobresaliente en condiciones específicas (adaptabilidad), tres líneas: L1, L2 y L10, mostraron adaptabilidad al presentar su mejor rendimiento o bien una tendencia diferente al resto, en Montecillo, Tecámac y Mixquiahuala, respectivamente, es decir, las líneas mencionadas anteriormente aprovecharon ventajosamente los estímulos ambientales de una determinada localidad.

El porcentaje de la suma de cuadrados de las líneas indicó que éstas presentaron amplia variabilidad genética; Misra *et al.* (2009) y Fentie *et al.* (2013), mostraron resultados similares, aunque contrastantes dado que el comportamiento generalizado en una evaluación multilocalidades empleando diferentes genotipos, de acuerdo con Gauch y Zobel (1996) y Gauch (2006), es que la variación se concentre en las localidades tal como ocurrió con las cruzas, en este caso las localidades presentaron amplias diferencias ambientales causando variación en el rendimiento de los genotipos, siendo esta variación la que justifica la selección de los modelos empleados para el análisis de la interacción.

En las interacciones *Líneas* \times *Loc* y *Cruzas* \times *Loc* ambos grupos mostraron porcentajes de variación similares (± 15 %), resultados que coinciden con los estudios de Palemón (2012) y Nzube *et al.* (2013); para las líneas, dos componentes principales (CP) explicaron la variación de la interacción (CP1: 69.25 % y CP2: 30.75 %) y tres CP en el caso de cruzas (CP1: 76.1 %, CP2: 23.5 % y CP3: 0.36 %); de acuerdo con Gauch y Zobel (1996), dado el número de CPs, el modelo fue adecuado en la predicción del comportamiento de las líneas y las cruzas; no obstante, la precisión de los modelos se reduce conforme aumenta el número de localidades.

De acuerdo con Zobel *et al.* (1988) y Crossa *et al.* (1990), en el AMMI1 aquellas líneas que mostraron valores absolutos superiores en el CPI fueron las de IGL mayor, tal como las líneas L10, L1 y L2 (CPI=1.0, -0.55 y -0.51, respectivamente) mientras que las de IGL menor, con coeficientes de CPI menores, tales como L4 (-0.08), L5 (0.14) y L7 (-0.12) fueron aquellas estables; entre estas, L4 presentó rendimiento por debajo de la media (5.6 t ha^{-1}) pero L5 y L7 fueron sobresalientes ($\pm 7.0 \text{ t ha}^{-1}$).

Las líneas superiores se clasificaron de la siguiente manera, con base en el desplazamiento en el eje de las abscisas (rendimiento) y en el desplazamiento con respecto al de las ordenadas (estabilidad), como: i) estables de rendimiento satisfactorio: L5 y L7; ii) estable de rendimiento medio: L4; iii) estabilidad media de rendimiento satisfactorio: L6 y L8; y iv) estabilidad media y rendimiento medio: L3 y L9.

Con base a los resultados del modelo (AMMI), se determinó que éste ofrece la posibilidad de discriminar las expresiones fenotípicas tanto del rendimiento como de la estabilidad o adaptabilidad y clasificar a los genotipos con base en una u otra o ambas características dependiendo del interés. Se encontró, que los genotipos sobresalientes (L5, L6 y L7) coinciden con aquellos identificados con base en la media y el orden numérico; no obstante, la línea L4, identificada como sobresaliente por el modelo y clasificada como estable de rendimiento medio, discrepó con base en la expresión fenotípica y de acuerdo al concepto de estabilidad dinámica.

Contrastando con el AMMI1, GGE mostró correlación entre las localidades, dado el ángulo entre estas; esto se mencionó ya que de acuerdo con McDermott y Coe (2012), las localidades correlacionadas clasifican de manera similar la expresión de las líneas y viceversa.

Con base en el genotipo ideal (GI) y el rendimiento medio ambiental (RMA) (Yan, 2001; Yan y Kang, 2003), las líneas de mayor rendimiento entre localidades, fueron L5, L6 y L7, las de menor

fueron L2, L3, L4 y L9 y el resto (L1, L8 y L10) presentaron rendimiento similar al valor medio; los resultados coincidieron con la clasificación realizada mediante el orden numérico.

Con base en el RMA (Yan, 2001; Yan, 2002) y por la limitada perpendicular con respecto a este, las líneas de mayor estabilidad, fueron L4 y L5, la primera con rendimiento inferior al valor medio y la otra por encima de este; en seguida, con estabilidad media y rendimiento superior a la media, estuvieron L6 y L7, y por debajo de la media L2, L3 y L9; en sentido opuesto, las líneas de mayor IGL y por lo tanto de menor estabilidad fueron L1, L8 y L10. De acuerdo con la clasificación de los genotipos realizada por el modelo, las líneas en orden de importancia (estabilidad y rendimiento) fueron: L5, L6 y L7, considerando a la línea L6 como aquella más cercana al GI, la cual Yan y Kang (2003) definieron como el genotipo con expresión superior (en este caso rendimiento) y absolutamente estable, siendo un genotipo más deseable cuanto más cercano este al GI.

Los resultados del modelo GGE fueron similares que los del AMMI en cuanto a la identificación de genotipos superiores; ambos modelos clasificaron como estables las líneas L4 y L5 y en cuanto a las sobresalientes (líneas L5, L6 y L7) mostraron que el rendimiento fue determinante en la clasificación de las líneas; no obstante, se observó un contraste entre ambos métodos con respecto a la caracterización fenotípica, por ejemplo, la clasificación de la línea L4; AMMI y GGE la clasificaron como estable aunque de rendimiento menor a la media; sin embargo, la línea tuvo un rendimiento consistente a través de las localidades, ya que aunque mostró rendimientos similares entre las localidades no presentó expresiones acorde a las esperadas; su clasificación de acuerdo a los modelos coincidió con el concepto de estabilidad estática propuesto por Becker y León (1988), pero no con la estabilidad dinámica, que concuerda con los objetivos del estudio, por lo que se consideró que esta línea fue erróneamente clasificada por los modelos empleados.

Con base en los resultados de ambos modelos en el análisis de las líneas se pudo observar que si bien ambos modelos muestran la misma precisión y capacidad de discriminación e identificación, GGE mediante el RMA y el GI mostró ventajas visuales dentro del biplot en la clasificación de los genotipos; sin embargo, GGE no permite conocer el valor fenotípico (rendimiento), lo cual sí es posible mediante el modelo AMMI1.

Para las cruzas, de acuerdo al valor promedio del rendimiento entre localidades, la expresión fenotípica mostró, ocho superiores ($>8.0 \text{ t ha}^{-1}$): 67, 70, 73, 76, 78, 87, 88, 89 y tres testigos: 95, 97 y 99; por medio del orden numérico promedio se encontró que los once genotipos con mejor consistencia a través de las localidades, es decir, con rendimiento alto y afín a las condiciones ambientales, fueron: 45, 66, 67, 70, 73, 76, 78, 87, 88, 87, 89 y 95; entre estos, solo las cruzas 45 y 66 presentaron valores medios de rendimiento por localidades iguales a 8.0 t ha^{-1} , el resto se expresó por encima de este valor; en el sentido opuesto, los testigos 97 y 99, catalogados de rendimiento superior fueron clasificados fuera de los once genotipos con expresión consistente entre las localidades; este resultado se debió a que presentaron un rendimiento superior en Mixquiahuala pero muy bajo en el resto de las localidades.

Si se consideran las diez mejores expresiones de rendimiento dentro en cada localidad, no se encontró una craza que se exprese como entre las mejores diez en las tres localidades, pero si tres (76, 88 y 89) que se expresaron en dos localidades y que se consideraron estables: la craza 76 como la séptima más sobresaliente en Montecillo y Mixquiahuala; la 88 como la mejor en Montecillo y la sexta en Tecámac; y la 89 como la tercera mejor en Mixquiahuala y Tecámac. El resto de los once genotipos de rendimiento destacado se presentaron entre los mejores diez en una localidad; cabe mencionar que la segunda mejor craza en Montecillo (55 con 8.9 t ha^{-1}), la primera en Mixquiahuala (98 con 12.9 t ha^{-1}) y la primera (84 con 7.5 t ha^{-1}) y la segunda (86 con 7.4 t ha^{-1})

en Tecámac, no se encontraron ni entre las once de mayor rendimiento promedio ni entre aquellas de comportamiento consistente entre localidades, es decir que, estas cruzas solo mostraron adaptabilidad a condiciones específicas, pero no estabilidad.

A través de los resultados obtenidos mediante el análisis de la expresión fenotípica y el orden numérico, las cruzas superiores fueron, en orden de importancia: 76, 88, 89, 87, 70, 67 y un testigo: 95; estos genotipos se consideran los consistentes a través de las localidades con un rendimiento sobresaliente. Considerando la adaptabilidad de las cruzas a condiciones específicas fue posible asociar algunos genotipos a una determinada localidad: los testigos 96-100 y las cruzas 70, 76, 78 y 89 a Mixquiahuala; las cruzas 13, 47, 55, 73, 76, 86 y 88, a Montecillo, y las cruzas 48, 67, 84, 86 y 89 a Tecámac.

En cuanto a la estabilidad de las cruzas mediante el AMMI, se encontró que los genotipos de mayor estabilidad fueron: 45, 46, 48, 63, 66 y 68. Considerando la asociación entre estabilidad y rendimiento de las cruzas, el AMMI1 permitió la clasificación de los genotipos superiores en dos grupos, i) cruzas estables y de rendimiento medio ($< 8.0 \text{ t ha}^{-1}$): 46, 48, 63, 66 y 68; y ii) cruzas de estabilidad media y de alto rendimiento ($> 8.0 \text{ t ha}^{-1}$): 70, 76, 78, 87, 88, 89 y un testigo (95).

De acuerdo con el biplot AMMI2, las cruzas interactúan positiva y negativamente con las localidades. En Mixquiahuala las cruzas 25, 58, 70, 76 y 78 y los testigos del 96-100, mostraron una interacción positiva con la localidad, es decir, fueron las cruzas de mayor rendimiento en esta localidad; se pudo observar la afinidad entre esta localidad y los testigos, los cuales presentaron excelentes resultados bajo condiciones óptimas de producción, como en este caso, pero muy limitados donde existe algún factor limitante para el cultivo, como en Montecillo y Tecámac. Las cruzas de interacción positiva en Montecillo fueron 13, 47, 55, 73, 86 y 88, con rendimiento sobresaliente en esta localidad; en Tecámac, aparentemente existió un amplio número de cruzas

asociadas a la localidad; sin embargo, solo 48 y 67, fueron de rendimiento sobresaliente; estos resultados indicaron que el modelo presentó sensibilidad en localidades contrastantes, es decir, menor precisión, lo cual se corroboró con el biplot y la caracterización fenotípica.

En la evaluación de las cruzas + testigos mediante el modelo GGE, se encontró, de acuerdo con los vectores de las localidades, que existe la misma relación entre las localidades que la encontrada en las líneas, es decir, Mixquiahuala y Montecillo catalogan diferente la expresión de las cruzas, pero Montecillo y Tecámac, los ambientes más restrictivos para la expresión del rendimiento mostraron correlación, también Mixquiahuala y Tecámac presentaron correlación; no obstante, dada la longitud del vector, Mixquiahuala presenta mayor poder de discriminación y clasificación entre las localidades.

Con base en el biplot y de acuerdo con McDermott y Coe (2012), algunas cruzas se adaptaron mejor a ciertas localidades: 18, 25, 58, 70, 78, 89, 96, 97, 98, 99 y 100 a Mixquiahuala, destacando 89, 97 y 98, con rendimientos satisfactorios; 13, 47, 55, 73, 76, 86 y 88 fueron sobresalientes en Montecillo y 45, 66, 67, 73, 76, 87 y 95 en Tecámac; si bien algunas cruzas mencionadas presentaron una mejor expresión en Mixquiahuala, fueron sobresalientes con respecto al resto dentro de la localidad especificada.

Las cruzas 67, 68, 76 y 95 fueron estables; las siete de mejor rendimiento fueron: 70, 73, 76, 78, 87, 88 y 89 y tres testigos: 95, 97 y 99, siendo superiores, considerando ambas características, los genotipos: 76, 87 y 95. En sentido contrario, las cruzas de menor rendimiento fueron: 2, 7, 11, 12, 37, 41, 53, 54, 81 y 92, estas se ubicaron en el extremo opuesto respecto al genotipo ideal y ninguna destacó por su consistencia entre localidades.

En el estudio de la *interacción líneas por localidad*, comparando la expresión fenotípica (a través de valores medios y su orden numérico), el modelo AMMI y el GGE, se encontró, de manera

general, que fue posible identificar los genotipos sobresalientes en base a su estabilidad dinámica; no obstante, la determinación con base en el biplot tanto de AMMI como de GGE puede ser subjetiva dado que la clasificación de un determinado genotipo con respecto a otros depende de la apreciación en el análisis gráfico, de igual manera, los intervalos de determinación (visual) fueron definidos por el investigador.

Con base en el concepto de estabilidad dinámica, propuesto por Becker y León (1988), y el cual considera que el comportamiento de un genotipo dependerá de las condiciones ambientales, se identificaron las líneas sobresalientes: L5, L6 y L7; estas presentaron rendimientos acorde a las condiciones ambientales prevalecientes.

De acuerdo con el análisis de la *interacción cruza + testigos por localidades* los modelos de análisis mostraron concordancia en los genotipos determinados como sobresalientes. Al igual que en el caso de las líneas, la clasificación de la estabilidad de un determinado genotipo respecto al resto depende del criterio del evaluador, toda vez que en el análisis gráfico es posible definir diferentes criterios.

En cuanto a la determinación de genotipos estables y de buen rendimiento, los modelos permiten realizar una clasificación, que dependerá de los intereses del trabajo y el grado de exigencia que pueda desearse; a través del GGE se definieron tres genotipos 76, 87 y 95, los cuales se encuentran como superiores tanto en los resultados del AMMI como en la caracterización fenotípica, por lo cual puede considerarse que la selección del número de genotipos sobresalientes dependerá de los objetivos del investigador.

Ambos modelos del análisis de la interacción genotipo por localidad mostraron dificultad en la clasificación de la expresión de los genotipos en una localidad contrastante con respecto al resto; en el caso de Tecámac, la localidad más contrastante de las tres evaluadas, hubo aparentemente

cruzas asociadas a esta localidad; sin embargo, no todas mostraron rendimientos satisfactorios para esta condición.

Finalmente, conviene mencionar que fue posible identificar, mediante los diferentes métodos de estudio de la interacción, un mismo grupo de genotipos sobresalientes; es decir que pudo discriminarse satisfactoriamente entre un amplio número de genotipos, los cuales deben ser incorporados a nuevos ciclos de evaluación.

LITERATURA CITADA

- Ávila P. M., S. A. Rodríguez H., M. E. Vázquez B., F. Borrego E., A. J. Lozano R. y A. López B. 2009. Aptitud combinatoria y efectos recíprocos en líneas endogámicas de maíz de Valles Altos del Centro de México. *Agricultura Técnica en México* 35(3):285-293.
- Balzarini M., C. Bruno y A. Arroyo. 2005. Análisis de ensayos agrícolas multi-ambientales: Ejemplos con Info-Gen. Facultad de Ciencias Agropecuarias. U.N.C. Argentina, 141 p.
- Becker, H. C. and J. Leon. 1988. Stability analysis in plant breeding. *Plant breeding* 101: 1-23.
- Becker, H. C. 1981. Correlation among some statistical measures of phenotypic stability. *Euphytica* 30: 835-840.
- Cockerham, C. C. 1963. Estimation of Genetics Variances. *In: Statistical Genetics and Plant Breeding*. Ed. W. D. Hanson, H. F. Robinson, pp. 53-93. NAS-NRC Publication No. 982
- Crossa, J., H. G. Gauch and R. W. Zobel. 1990. Additive main effects and multiplicative interaction analysis of two international maize cultivar trials. *Crop Science* 37:406-415.

- De la Rosa L. A., H. De León C., F. Rincón S., G. Martínez Z. 2006. Efectos genéticos, heterosis y diversidad genética entre híbridos comerciales de maíz adaptados a el Bajío Mexicano. *Revista Fitotecnia Mexicana* 29(3):247-254.
- Escorcia-Gutiérrez N., J. D. Molina-Galán, F. Castillo-González., y J. Mejía-Contreras. 2010. Rendimiento, heterosis y depresión endogámica de cruas simples de maíz. *Revista Fitotecnia Mexicana* 33: 271-279.
- Espinosa C. A., M. Sierra M. y N. Gómez M. 2002. Producción y tecnología de semillas mejoradas de maíz por el INIFAP en el escenario sin la PRONASE. *Agronomía Mesoamericana* 14: 117-121.
- Fan, X. M., M. S. Kang, H. Chen, Y. Zang, J. Tan and C. Xu. 2007. Yield stability of maize hybrids evaluated in multi-environment trials in Yunnan, China. *Agronomy Journal* 99:220-228.
- Fentie, M., A. Assefa and K. Belete. 2013. AMMI analysis of yield performance and stability of finger millet genotypes across different environments. *World Journal of Agriculture Sciences* 9:231-237.
- Gauch, H. G. 2006. Statistical analysis of yield trials by AMMI and GGE. *Crop Science* 46:1488-1500.
- Gauch, H. G. and R. W. Zobel. 1996. AMMI Analysis of Yield Trials. *In: Genotype by environment interaction*. M.S. Kang and H. G. Gauch (Eds.). CRC Press. Boca Raton Florida. pp 85-122
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Sciences* 9: 463-493.
- Hallauer, A. R., M. Carena and J. B. Miranda F. 2010. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Springer-Verlag. New York Inc. 664 p.

- Iezzoni, F. A. and P. M. Pritts. 1991. Application of Principal Component Analysis to Horticultural Research. *HortScience* 26(4):334-338.
- Jugenheimer, R. H. 1981. Maíz. Variedades mejoradas, métodos de cultivo y producción de semillas. Ed. Limusa. 841 p.
- McDermott, B. and R. Coe. 2012. An Easy Introduction to Biplots for Multi-Environment Trials. Statistical Services Center, University of Reading, UK and World Agroforestry Centre, Kenya. 62 p.
- Mahgoub, M. G. 2011. Partitioning of general and specific combining ability effects for estimating maternal and reciprocal effects. *Journal of Agricultural Science* 3(2):213-222.
- Maji, A. T. and A. A. Shaibu. 2012. Application of principal component analysis for rice germplasm characterization and evaluation. *Journal of Plant Breeding and Crop Science* 46:87-93.
- Márquez, S. F. 1991. Genotecnia Vegetal Tomo II. Métodos, Teoría, Resultados. AGT Ed. 665 p.
- Martínez, G. A. 1983. Diseño y análisis de experimentos de cruzas dialélicas. Centro de Estadística y Cálculo. Colegio de Postgraduados. 252 p.
- Misra, R. C., S. Das, M. C. Patniak. 2009. AMMI Model Analysis of Stability and Adaptability of Late Duration Finger Millet (*Eleusine coracana*) genotypes. *World Applied Sciences Journal*. 6:1650-1654.
- Nzuve, F., S. Githiri, D. M. Mukunya and J. Gethi. 2013. Analysis of genotype x environment interaction for grain yield in maize hybrids. *Journal of Agricultural Science* 5(11):75-85.
- Ortega C. A., M. J. Guerrero H. y R. E. Preciado O. 2013. Diversidad y Distribución del Maíz Nativo y sus Parientes Silvestres. Colegio de Postgraduados. Biblioteca Básica de Agricultura. 263 p.

- Palacios V. O. y H. H. Ángeles A. 1990. Comparación de probadores para evaluar líneas S1 de maíz (*Zea mays* L.). *Agrociencia*, serie Fitociencia 1:123-141.
- Palemón-Alberto F., Gómez-Montiel N. O., Castillo-González F., Ramírez-Vallejo P., Molina-Galán J. D. y Miranda-Colín S. 2012. Estabilidad de cruzas intervarietales de maíz para la región semicálida de Guerrero. *Agrociencia* 46: 133-145.
- Pérez-López F. J., R. Lobato-Ortiz, J. J. García-Zavala, J. D. Molina-Galán, J. J. López-Reinoso, T. Cervantes-Santana. 2014. Líneas homocigóticas de maíz de alto rendimiento como progenitoras de híbridos de cruce simple. *Agrociencia* 48:425-437.
- Reyes C. P. 1985. *Fitogenética básica y aplicada*. AGT ed. 460 p.
- Reyes L. D., J. Molina G., M. Oropeza R., y E. Moreno P. 2004. Cruzas dialélicas entre líneas autofecundadas de maíz derivadas de la raza Tuxpeño. *Revista Fitotecnia Mexicana* 27: 49-56.
- Rincón S. F., F. Castillo G., N. A. Ruiz T. 2010. *Diversidad y Distribución de los Maíces Nativos en Coahuila, México*. SOMEFI. Chapingo, México. 116 p.
- Sprague, G. F., and L. A Tatum. 1942. General vs specific combining ability in single crosses of corn. *Journal of the American Society of Agronomy* 923-932.
- Yan, W. 2002. Singular-value partition for biplot analysis of multienvironmental trial data. *Agronomy Journal* 94:990-996
- Yan, W., M. S. Kang, B. Ma, S. Woods and P. L. Cornelius. 2007. GGE biplot vs. AMMI analysis of genotype-by-environment data. *Crop Science* 37:641-653.
- Yan, W and J. Frégeau-Reid. 2008. Breeding Line Selection Based on Multiple Traits. *Crop Science* 48:417-423.

- Yan, W. and M. S. Kang. 2003. *GGE Biplot Analysis. A Graphical Tool for Breeders, Geneticists and Agronomists*. CRC Press LLC, New York. 271 p.
- Yan, W. and I. Rajcan. 2002. Biplot evaluation of test sites and trait relations of soybean in Ontario. *Crop Science*. 42:11–20.
- Zobel, R. W., M. J. Wright and H. G. Gauch. 1988. Statistical analysis of yield trial. *Agronomy Journal* 80:388-393.

CAPÍTULO VI

CONCLUSIONES GENERALES

En los grupos de líneas endogámicas evaluadas existe el potencial de uso y aprovechamiento a través del desarrollo de cruzas con buen potencial de rendimiento de grano para los Valles Altos del Centro de México; así como el desarrollo de un programa de mejoramiento para esta área ecológica que permita aprovechar las componentes genéticas particulares de las líneas, cruzas o variedades sintéticas, o bien continuar con la mejora a través de la selección.

De acuerdo a las pruebas y análisis genético-estadísticos realizados como parte del procedimiento convencional de un programa de mejoramiento genético por hibridación algunas conclusiones fueron:

La diversidad genética dentro de los grupos de líneas permitió la expresión diferencial en distintos caracteres de importancia para el mejoramiento genético, con base en la cual se justificaron los métodos de análisis que permitieron la selección de aquellos genotipos de mayor potencial. La prueba de mestizos desarrollada con un solo probador, evaluado *ex profeso*, junto con el análisis de componentes principales y de dispersión gráfico permitieron la discriminación y selección de las líneas cuyos mestizos tuvieron una expresión destacada de caracteres de importancia, las cuales se consideraron de aptitud combinatoria general alta. El mismo análisis permitió definir la importancia de cada uno de los caracteres en la explicación de la variación de los datos, así como las correlaciones entre estos.

Con base en el dialélico completo desarrollado, se identificó un efecto materno limitado e insignificante estadísticamente, para los diferentes caracteres estudiados; esto indicó que para los cruzamientos desarrollados, los caracteres estuvieron biológicamente determinados por herencia principalmente nuclear y que en forma práctica, permiten el desarrollo y aprovechamiento de las

cruzas en ambos sentidos: directo y recíproco, según convenga, de acuerdo a las características fenotípicas de los progenitores.

El análisis de la aptitud combinatoria permitió determinar y clasificar la ACG de las líneas y ACE de los cruzamientos. Los caracteres considerados estuvieron determinados principalmente por efectos no aditivos (dominancia y epistasis). El rendimiento superior se expresó a través de la combinación de líneas de ACG altas, aunque también con al menos la participación de una, la principal tendencia, pero también hubo cruzas sobresalientes con líneas de ACG baja pero con efectos de ACE positivos y altos. De acuerdo con la estructura genética, se encontraron cruzas que pueden usarse solo como tales y otras que pueden funcionar como variedades o incluirse en un programa de mejoramiento para selección recurrente.

En el estudio de la estabilidad, a través de las diferentes herramientas de estudio de la interacción genotipo por localidad fue posible identificar la expresión de los genotipos en función de su estabilidad dinámica, el rendimiento o ambas, así como aquellas con adaptación específica. Ambos modelos (AMMI y GGE) fueron igualmente precisos y eficaces, toda vez que, en un análisis gráfico la experiencia del investigador y el conocimiento de su material genético es determinante en la clasificación de los genotipos dados los intervalos de determinación necesarios. AMMI ofrece la posibilidad de conocer la expresión fenotípica del genotipo (rendimiento) dentro del mismo análisis gráfico, lo cual no es posible mediante el GGE; sin embargo, este último mediante el uso de herramientas visuales como el genotipo ideal y el rendimiento medio ambiental ofrece mayor facilidad y practicidad en la identificación y clasificación de los genotipos.