

APTITUD COMBINATORIA Y HETEROSIS PARA RENDIMIENTO DE LÍNEAS DE MAÍZ EN LA COMARCA LAGUNERA, MÉXICO

YIELD COMBINING ABILITY AND HETEROSIS OF CORN LINES AT THE COMARCA LAGUNERA, MÉXICO

Emiliano Gutiérrez del Río*, Arturo Palomo Gil, Armando Espinoza Banda y Efraín de la Cruz Lázaro¹

¹ Departamento de Fitomejoramiento, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro-Unidad Laguna, Periférico y Carr. a Santa Fe, Torreón, Coahuila. Tel y Fax 01 (871) 733-1210 y 733-1090 Ext. 129 y 130. Correo electrónico: emiliano@ul.uaaan.mx

* Autor responsable

RESUMEN

El presente trabajo se realizó en la Comarca Lagunera en 1999, e incluyó dos localidades: San Pedro (El Retiro) y Torreón (UAAAN-UL) Coah. El objetivo fue determinar la aptitud combinatoria general (ACG) y la aptitud combinatoria específica (ACE) para rendimiento de grano de seis líneas de maíz, las cuales fueron: L-AN-123R, L-AN-447, L-AN-360PV, L-AN-130, L-AN-123 y L-AN-388R. Para estimación de los efectos de ACG y ACE se empleó el método II de Griffing (1956). El diseño experimental utilizado fue de bloques completos al azar con dos repeticiones por localidad. Los resultados obtenidos del análisis combinado indicaron diferencias entre localidades y genotipos. Los mejores cruzamientos para rendimiento de grano fueron: L-AN-130xL-AN-388R, L-AN-360PVx L-AN-123 y L-AN-360PV x L-AN-130. Los mayores efectos de ACG fueron observados en las líneas L-AN-123, L-AN-130 y L-AN-123R, en tanto que para ACE, las mejores cruces fueron la L-AN-447xL-AN-123, L-AN-447xL-AN-360PV y L-AN-360PVxL-AN-130. Se encontraron efectos positivos de heterosis, tanto para la media de progenitores como para el progenitor superior. Se observó un efecto genético de sobredominancia y una heredabilidad en sentido amplio de 94.73% basada en las medias de genotipos. Los resultados muestran que las cruces obtenidas en esta investigación podrán tener importancia en la formación de híbridos comerciales.

Palabras claves: *Zea mays* L, híbridos de maíz, mejoramiento genético, heredabilidad.

SUMMARY

This work was carried out at two locations (San Pedro and Torreón, Coahuila) of the Comarca Lagunera, in 1999. The main objective was to determine the general combining ability (GCA) and the specific combining ability (SCA) of six corn inbred lines, which were: L-AN-123R, L-AN-447, L-AN-360PV, L-AN-130, L-AN-123 and L-AN-388R. To estimate the effects of GCA and SCA the method II of the Griffing diallels (1956) was used. The experimental design used was a complete randomized block design with two replications, at each location. The combined analysis showed significant differences among locations and genotypes. The best yielding genotypes were: L-AN-130xL-AN-388R, L-AN-360PVx L-AN-123 y L-AN-360PV x L-AN-130. The lines L-AN-123, L-AN-130 y L-AN-123R showed the highest GCA, and the crosses L-AN-447xL-AN-123, L-AN-447xL-AN-360PV y L-AN-360PVxL-AN-130 showed the highest SCA effects. All the crosses showed mid-parent and high parent positive heterosis. The main gene action was the dominance (overdominance) and the broadwise heritability on mean basis was 94.73 %. The results

showed that the crosses of this research might be used to develop commercial hybrids.

Index words: *Zea mays* L, corn hybrids, plant breeding, heritability.

INTRODUCCIÓN

En México el cultivo del maíz, alimento básico de sus habitantes, ocupa 70 % de las tierras cultivadas; sin embargo, aún no ha sido posible alcanzar la autosuficiencia en la producción, por lo que el país se ve obligado a importar grandes cantidades de grano para poder satisfacer la demanda alimenticia.

Las semillas mejoradas representan un volumen aproximado de 100 000 toneladas que se ocupan para sembrar cerca de 50 % del total de la superficie del cultivo de maíz en México. Según los cálculos de la Asociación Mexicana de Semilleros para el año de 1999, del volumen total de semillas mejoradas que se utilizan anualmente, casi 65 000 toneladas corresponden a materiales híbridos y un poco más de 32 000 toneladas son variedades de polinización libre.

El mejoramiento del maíz es un proceso continuo y constante en la formación de híbridos y variedades para uso comercial. El conocimiento de la genética que controla los caracteres de interés económico es básico para lograr avances en un programa de mejoramiento genético. Uno de los sistemas propuestos para conocer y evaluar la acción génica de caracteres cuantitativos es el de cruzamientos dialélicos, que permiten determinar las combinaciones superiores y seleccionar los mejores progenitores para diseñar los métodos de mejoramiento más eficientes.

Existen varios métodos de análisis dialélicos para estimar la ACG y ACE; entre los más utilizados se encuentran los propuestos por Griffing (1956): 1) evaluación de progenitores y sus cruces F_1 directas y recíprocas;

2) evaluación de progenitores y cruza F_1 directas; 3) evaluación de cruza F_1 directas y recíprocas; y 4) evaluación de cruza F_1 directas. Singh y Stoskopf (1971) describieron el método estadístico para el análisis combinado de los diseños dialélicos de Griffing.

Sprague y Tatum (1942) propusieron el método que incluye a las cruza dialélicas y que originó los conceptos de aptitud combinatoria general y específica. Aptitud combinatoria general es el término que emplearon para designar al comportamiento promedio de una línea en combinaciones híbridas, a través de sus cruzamientos con un conjunto de líneas diferentes, y el de aptitud combinatoria específica lo emplearon para designar a la desviación que presenta la progenie de una cruza específica con respecto al promedio de sus progenitores. Márquez (1988) define a la aptitud combinatoria como la capacidad que tiene un individuo o una población de combinarse con otros, capacidad que es medida por medio de su progenie. La aptitud combinatoria no debe de determinarse en un solo individuo de la población sino en varios, con la finalidad de poder realizar selección de aquéllos que exhiban mayor aptitud combinatoria.

Moll *et al.* (1962) definieron a la heterosis como un fenómeno en el cual el híbrido resultante del cruzamiento de dos variedades es superior en crecimiento, tamaño, rendimiento y en vigor, en general. Según Jugenheimer (1990), la heterosis se manifiesta principalmente en las plantas de la generación F_1 provenientes de semillas de reproducción sexual; agrega que el vigor, el rendimiento y la mayoría de los caracteres de importancia económica del maíz son de naturaleza cuantitativa y están controlados por un gran número de genes, cuyos efectos pueden diferir ampliamente, dependiendo del tipo de acción génica manifestada. Dichas aseveraciones son apoyadas por Vasal y Córdova (1996), quienes además mencionan que la epistasis y las interacciones genético - ambientales se suman a la complejidad del fenómeno de la heterosis.

Hallauer y Miranda (1981) y Gómez y Valdivia (1988) mencionan que para obtener mejor respuesta heterótica sería conveniente combinar germoplasma proveniente de diferentes áreas de adaptación, bajo el supuesto de que a mayor divergencia genética habrá mayor heterosis. Similarmente, Rivera (1977) considera que un mayor número de genes en un locus (diversidad genética) resulta en una mayor probabilidad de que el genotipo sea heterótico. Puertas (1992) señala que el cruzamiento de algunas líneas endogámicas produce híbridos de caracteres muy superiores, no sólo las líneas parentales sino también a las poblaciones iniciales de donde se obtuvieron las líneas endogámicas.

Allard (1980) definió a la heredabilidad como la proporción de la variabilidad observada debida a los efectos aditivos de los genes. Según Brauer (1981), los estudios de heredabilidad son útiles para determinar la proporción de la variación total observada de un carácter que corresponde a factores genéticos y a factores ambientales.

El objetivo del presente trabajo fue estimar los efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de seis líneas endogámicas y la aptitud combinatoria específica (ACE) de sus 15 cruzamientos simples posibles, y comprobar la hipótesis de la existencia de heterosis al evaluar los híbridos en diferentes localidades.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente estudio se realizó en 1999 en la Comarca Lagunera, localizada geográficamente entre los paralelos $24^{\circ} 30'$ y 27° de LN y $102^{\circ} 40'$ LO, a una altitud de 1200 msnm. La temperatura media anual es de 21°C y la precipitación media anual es de 220 mm.

El material genético estuvo constituido por seis líneas, las cuales fueron: L-AN-123R (P_1) de alta endogamia, formada a partir de una población criolla de la Región de los Altos, Mpio. de Concepción, Jalisco, con poseer precocidad y tolerancia a sequía; L-AN-447 (P_2) fue derivada de generaciones avanzadas del híbrido 447 con características de amplia adaptabilidad y un nivel de endogamia correspondiente a ocho generaciones de autofecundación; L-AN-360PV (P_3) fue obtenida por selección de la población enana denominada Pancho Villa con vigor y hojas anchas, y es considerada como una línea pura; L-AN-130(P_4) proviene de una población de trópico húmedo H-507F₄, cruzada por la población templada de El Bajío denominada Celaya-2, con tallo delgado lignificado tolerante al acame, y es de alta endogamia; L-AN-123(P_5) es una línea obtenida de forma divergente y contrastante de donde se originó la L-AN-123R, que posee hojas onduladas cortas y pálidas; y L-AN-388R(P_6) fue generada de la generación F₃ del híbrido AN-388 con hojas anchas y succulentas, con menos endogamia que las otras líneas, obtenida de seis autofecundaciones alternadas con dos fraternales.

Respecto a las líneas como progenitores de los híbridos, P_1 y P_5 comparten germoplasma de origen; de la misma manera, P_2 y P_6 se derivaron de compuestos heterogéneos que en su composición tenían una línea enana en común; pero las líneas P_3 y P_4 no presentan relación alguna de parentesco. Por ello resultan cuatro grupos distintos respecto a su diversidad genética.

Para hacer los cruzamientos del diseño dialélico se utilizaron un mínimo de cinco plantas por cruza como

progenitores femeninos. Las 15 cruza dialélicas y sus progenitores (aumentados mediante cruza fraternales) fueron evaluadas en un ensayo completo en 1999 en dos localidades: Torreón, Coah., caracterizado por su clima semiárido con precipitación inferior a 300 mm, con suelo salino y duro, con menos de 2 % de materia orgánica y temperatura promedio de 33 °C; y San Pedro, Coah. (El Retiro), caracterizado por ser caluroso y semiárido con precipitación anual de 250 mm, suelo profundo no muy salino y con 3 % de materia orgánica. La siembra se realizó el 18 de agosto en la localidad de Torreón y el 21 de agosto en San Pedro.

La fertilización para ambas localidades se realizó con la fórmula 120N-60P-00K, utilizando urea como fuente de nitrógeno y superfosfato triple de calcio como fuente de fósforo. Se aplicó la mitad de nitrógeno y todo el fósforo al momento de la siembra y la otra mitad al realizarse el primer cultivo. El control de maleza se realizó manualmente. Se aplicó un riego de presembrado y tres de auxilio a los 30, 60 y 90 días después de la siembra.

El diseño experimental utilizado fue bloques completos al azar con dos repeticiones. La parcela fue de cuatro surcos de tres m de largo y 75 cm de ancho, con una distancia entre matas de 25 cm, y una planta por mata, dando un total de 52 plantas por parcela y una densidad de 53 500 plantas por hectárea. La parcela útil constó de dos surcos centrales de 2.75 m de longitud, con una área de 4.125 m². La cosecha de la parcela útil se realizó a los 125 días después de la siembra, cuando el grano tenía aproximadamente 16.5 % de humedad, en los dos surcos centrales y omitiendo las cuatro plantas orilleras; las mazorcas se desgranaron, se pesó el grano (kg/ parcela) y se ajustó a 15.5 % de humedad para cada tratamiento. Los datos de rendimiento se transformaron a t ha⁻¹ para el análisis.

El análisis estadístico fue realizado utilizando el paquete SAS (SAS Institute Inc. SAS.b, 1988). El rendimiento de grano de las 15 cruza y los seis progenitores de las dos localidades se sometió a un análisis por localidad y uno combinado, con el siguiente modelo lineal:

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + (R/L)_{jk} + (G \times L)_{ik} + L_k + \varepsilon_{ijk}, \text{ para } i = 1, 2, \dots, 21, j = 1, 2 \text{ y } k = 1, 2.$$

donde:

Y_{ijk} = rendimiento observado en i-ésimo genotipo en la k-ésima localidad y j-ésima repetición dentro de la k-ésima localidad; μ = media general; G_i = efecto del i-ésimo genotipo; $(R/L)_{jk}$ = efecto de la j-ésima repetición dentro de la k-ésima localidad; $(G \times L)_{ik}$ = efecto del i-ésimo genotipo en k-ésima localidad conocida como interacción geno-

tipo ambiente; L_k = efecto de la k-ésima localidad; y ε_{ijk} = error experimental

La comparación de medias de genotipos dentro de cada localidad y a través de localidades se hizo mediante la prueba denominada diferencia mínima significativa (DMS) a 5 % de probabilidad (Lapin, 1983). Para el análisis de la aptitud combinatoria del material genético se usaron los promedios de genotipos a través de localidades y repeticiones, de acuerdo con el método II de efectos fijos del dialélico de Griffing (1956), cuyo modelo lineal es:

$$Y_{ij} = \mu + g_i + s_{ij} + (\sum \sum e_{ijkl})/4, \text{ para } i, j = 1, 2, \dots, 6; k = 1, 2; l = 1, 2.$$

donde: Y_{ij} = valor fenotípico promedio observado de la cruza de los progenitores i y j; μ = media poblacional; g_i = Efecto de la aptitud combinatoria general (ACG) del i-ésimo progenitor; s_{ij} = Efecto de la aptitud combinatoria específica (ACE) de la cruza de los progenitores i y j; e_{ijkl} = Efecto ambiental aleatorio correspondiente a la i, j, k, l-ésima observación.

El análisis de varianza de las aptitudes combinatorias (ACG y ACE) y las esperanzas matemáticas de los cuadrados medios, obtenidas de acuerdo con el método II, se muestran en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Análisis de varianza para aptitud combinatoria con el método II de Griffing (1956).

FV	GL	SC	CM	E(CM)
ACG	n-1	$(1/n+2) [\sum (y_{i.} + y_{.j})^2 - 4/n Y^2]$	$M_g \sigma_e^2 + \sigma_s^2 + (n+2) \sigma_g^2$	
ACE	$n(n-1)/2$	$\sum \sum y_{ij}^2 - (1/n+2) [\sum (y_{i.} + y_{.j})^2 + 2/(n+1)(n+2) Y^2]$	$M_s \sigma_e^2 + \sigma_s^2$	
Error	$e(r-1)$	$[n(n+1)/2]$	$M' \sigma_e^2$	

FV = Fuentes de variación; GL = Grados de libertad; SC = Suma de cuadrados; CM = Cuadrados medios; y E(CM) = Esperanzas de los cuadrados medios.

Los cuadrados medios y sus esperanzas del análisis de varianza combinado, fueron utilizados para obtener las estimaciones de momentos de los componentes de varianza de localidades (σ_l^2), genotipos (σ_g^2) y el error (σ_e^2), como sigue:

$$\text{Aptitud combinatoria general: } \hat{\sigma}_{ACG}^2 = 1/(n+2) [(M_g - M_s)]$$

$$\text{Aptitud combinatoria específica: } \hat{\sigma}_{AC}^2 = M_s - M'_e$$

$$\text{Varianza aditiva: } \hat{\sigma}_A^2 = 2 \hat{\sigma}_{ACG}^2$$

$$\text{d) Varianza de dominancia } (\sigma_D^2), \hat{\sigma}_D^2 = \hat{\sigma}_{ACB}^2$$

$$\text{e) Grado promedio de dominancia: } \bar{d} = \sqrt{\frac{2\hat{\sigma}_D^2}{\hat{\sigma}_A^2}}$$

f) Varianza fenotípica de las medias de genotipos,

$$\hat{\sigma}_{\bar{p}}^2 = \frac{\hat{\sigma}_e^2}{4} + \frac{\hat{\sigma}_l^2}{2} + \frac{\hat{\sigma}_{Gl}^2}{2} + \hat{\sigma}_G^2$$

Las heredabilidades en sentido amplio (H^2) y restringido (h^2) basadas en las medias de genotipos, se estimaron

$$\text{como sigue: } H^2 = \frac{\hat{\sigma}_G^2}{\hat{\sigma}_{\bar{p}}^2} \times 100\% \text{ y } h^2 = \frac{\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_{\bar{p}}^2} \times 100\%$$

El porcentaje de heterosis se estimó con respecto al promedio de los progenitores (h) y respecto al progenitor superior (h'), como se indica a continuación:

$$h = 100(F_1 - P_m)/P_m, \text{ y } h' = 100(F_1 - P_s)/P_s$$

donde: F_1 = primera generación de la cruce; P_m = progenitor medio = $(P_1 + P_2)/2$; P_s = progenitor superior.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el análisis combinado se detectaron diferencias altamente significativas entre genotipos (Cuadro 2), lo cual era de esperarse dada la diversidad de orígenes de los progenitores incluidos en este trabajo, ya que se pueden considerar cuatro orígenes diferentes por el parentesco que tienen P_1 con P_5 y P_2 con P_6 . La significancia estadística detectada para localidades indica que el rendimiento es afectado por el ambiente de evaluación; por ello, en un programa de mejoramiento de plantas es común establecer el mismo experimento en diferentes ambientes, para así estimar con mayor precisión el valor de los componentes genéticos y separar el efecto del genotipo x ambiente, como lo expresa Márquez (1992).

En este caso no se detectó significancia para la interacción genotipo x ambiente, de lo cual se deduce que las diferencias relativas entre genotipos fue similar en los ambientes evaluados; este tipo de respuesta es consecuencia de un mejoramiento genético con poco avance, al estar expuesto solamente a los potenciales genotípicos, y omitir las bondades de la selección para aquellos ambientes donde el efecto de la interacción es relevante (Moll *et al.*, 1962). Cuando ocurren estas condiciones, aún es posible realizar el mejoramiento en una sola localidad, ya que las respuestas de la selección podrían ser expresadas en el resto de las localidades (Fehr, 1991), lo que repercute en la eficiencia del proceso de evaluación. Ocho de las 15 cruza obtuvieron los rendimientos más altos y estadísticamente iguales, de los cuales destacan por su rendimiento las cruza $P_4 \times P_6$, $P_3 \times P_5$ y $P_3 \times P_4$. Los genotipos menos rendidores fueron los progenitores, tal como era de esperarse dado su grado de

endogamia y los efectos que ésta tiene sobre la producción (Cuadro 3).

Cuadro 2. Cuadrados medios del análisis de varianza combinado y prueba de F para rendimiento de grano. Torreón, Coah. 1999.

	F V	G L	C M
LOC		1	9,960,448 *
R(LOC)		2	5,634,304 ns
GENOTIPOS			211,109,914 **
LOCX GENOTIPOS	20		1,240,217 ns
ERROR	40		1,034,854
CV (%)			14

FV= Fuentes de variación; GL= Grados de libertad; CM= Cuadrado medio; *, ** significancia al 0.05 y 0.001 de probabilidad; ns = no significativo.

Cuadro 3. Comparación múltiple de medias de rendimiento de grano de las cruza de líneas de maíz y sus progenitores. Torreón, Coah. 1999.

No.de genotipo	Cruzo o progenitor	Rendimiento de grano ¹
14	$P_4 \times P_6$	10352 a
11	$P_3 \times P_5$	9461 ab
10	$P_3 \times P_4$	9298 ab
15	$P_5 \times P_6$	9261 ab
7	$P_2 \times P_4$	8761 abc
1	$P_1 \times P_2$	8676 abc
8	$P_2 \times P_5$	8514 abcd
4	$P_1 \times P_5$	8425 abcd
9	$P_2 \times P_6$	8029 bcd
13	$P_4 \times P_5$	7959 bcd
5	$P_1 \times P_6$	7572 bcd
12	$P_3 \times P_6$	7462 bcde
2	$P_1 \times P_3$	6996 cdef
3	$P_1 \times P_4$	6958 cdef
6	$P_2 \times P_3$	6502 def
16	P_1	5448 efg
19	P_4	5037 fg
20	P_5	5034 fg
21	P_6	3611 gh
17	P_2	2797 h
18	P_3	1936 h

¹Medias con la misma letra son estadísticamente iguales, DMS = 2210 ($P < 0.05$). Expresadas en kg ha⁻¹.

P_1 = L-AN-123R; P_2 = L-AN-447; P_3 = L-AN-360PV; P_4 = L-AN-130; P_5 = L-AN-123; P_6 = L-AN-388R.

En el análisis de varianza para determinar ACG y ACE de acuerdo con el modelo II de Griffing (1956), se observaron diferencias altamente significativas para ACE, más no para ACG (Cuadro 4). Este comportamiento se atribuye a una baja acumulación aditiva de genes para rendimiento en los cruzamientos, con predominio de las líneas con expresión de sobredominancia para esta característica, donde se refleja la existencia de interacción de genes (ACE) al realizar la cruce. Rivera (1977) encontró que a medida que la diversidad genética de los progenitores se incrementa, aumenta también la diferencia para los valores de aptitud combinatoria, ya sea para ACG o para ACE, o bien para los dos tipos acción génica. Por su parte, Puertas (1992) considera que la expresión heterótica de un cruzamiento depende de la conjunción de los *loci* genómicos de los padres, equivalente al valor promedio de ACE de la

progenie. La alta significancia de la ACE muestra la existencia de cruzamientos específicos de un alto valor sobre dominante de algunas líneas que pudieran ser utilizados para la formación de híbridos, si sus promedios de rendimiento superan al testigo regional. Sierra y Preciado (1988), Espinosa *et al.* (1998) y también reportaron ACE significativas con híbridos de alto rendimiento.

Cuadro 4. Cuadrados medios del análisis de varianza para rendimiento de grano, usando el Dialélico de Griffing (1956), modelo II de efectos fijos. Torreón, Coah. 1999.

F V	GL	C M
LOC	1	4,980,310 **
GENOTIPOS	20	10,554,922 **
LOC X GENOTIPOS	20	342,124 ns
ACG	5	1,572,846 ns
ACE	15	13,548,947 **
ERROR	42	620,115
CV (%)		11

*. ** significancia al 0.05 y 0.001 de probabilidad; ns = no significativo

Los valores de los efectos de ACG y ACE para las seis líneas y las 15 cruzas posibles se muestran en el Cuadro 5, en donde se observa que los progenitores con una tendencia mayor de ACG fueron P₅, P₄ y P₁, por sus valores positivos, en comparación con P₂, P₃ y P₆, cuyos valores son negativos. La diversidad genética del origen de los progenitores no siempre se reflejó en una ACG significativa. En lo referente a las cruzas, las que mostraron una mayor ACE fueron P₂xP₅, P₂xP₃ y P₃xP₄, mientras que las cruzas P₃xP₅, P₄xP₅ y P₁xP₆ tuvieron valores de ACE negativos. Los híbridos de mayor rendimiento resultaron de cruzar dos líneas de cualquier valor de ACG, ya sea positivo o negativo, con una tendencia a tener bajo rendimiento entre dos líneas de baja ACG, como lo señalan Pons *et al.* (1991).

El alto rendimiento de una craza puede deberse a la suma de efectos aditivos de los genes de las dos líneas progenitoras, o bien, a los efectos de la interacción de los alelos dominantes de un progenitor con los alelos recesivos de otro progenitor (Falconer, 1985), pero no cabría esperar interacción alguna entre alelos de ambos progenitores cuando existe parentesco entre los padres, como es el caso de algunos progenitores usados en este trabajo. Cuando las líneas provienen del mismo origen pueden diferir en el comportamiento de las aptitudes combinatorias, como lo manifestaron Vasal *et al.* (1996); en este caso, los progenitores P₁ y P₅ tienen parentesco en su origen pero presentan diferentes efectos de ACE cuando se cruzan con el progenitor P₆, ya que mientras la craza P₁ x P₆ presenta un valor negativo (-462.46), la craza P₅ x P₆ aparece con valor positivo (2226.78), considerado como aceptable.

Cuadro 5. Efectos de aptitud combinatoria general (en la diagonal) y aptitud combinatoria específica (fuera de la diagonal) de líneas y cruzas evaluadas, aplicando el modelo II de Griffing (1956), Torreón, Coah. 1999.

	Progenitores					
	P ₁	P ₂	P ₃	P ₄	P ₅	P ₆
P ₁	103.2	562.2	1314.0	1220.6	985.7	-462.4
P ₂		-145.3	2794.3	752.4	3072.3	747.0
P ₃			-440.2	2385.9	-27.4	2004.3
P ₄				299.1	-729.2	1600.5
P ₅					373.3	2226.7
P ₆						-191.1

P₁ = L-AN-123R; P₂ = L-AN-447; P₃ = L-AN-360PV; P₄ = L-AN-130; P₅ = L-AN-123; P₆ = L-AN-388R.

También se obtuvieron comportamientos de progenitores con tendencias similares en efectos de ACE, como en el caso de las cruzas P₂ x P₅ y P₅ x P₆ donde los progenitores emparentados P₂ y P₆ expresan altos efectos de ACE hacia la línea progenitora P₅. Resultados similares de efectos de ACE encontraron Tosquy *et al.* (1998) al evaluar híbridos dobles que se formaron a partir de híbridos simples cruzados con probadores de tipo craza simple de alto rendimiento.

El grado de heterosis con relación al progenitor medio (h) y al progenitor superior (h'), se presentan en el Cuadro 6, donde se puede observar que el valor máximo y mínimo de heterosis con relación al progenitor medio fueron de 274.4 y 38.9 %, que corresponden a las cruzas P₂xP₃ y P₄xP₅, respectivamente. En la heterosis referente al mejor progenitor, los valores máximo y mínimo fueron de 231.0 % para la craza P₂xP₃ y 19.3 % para la craza P₁xP₆, respectivamente. Se observa también que todas las cruzas superaron al mejor progenitor y al progenitor medio.

En fitomejoramiento se considera que el nivel deseable para el aprovechamiento de la heterosis en una craza es de cuando menos 20 % (Vasal y Córdova, 1996). En el presente trabajo, la heterosis presentada en el rendimiento de grano se encuentra por arriba del nivel mínimo recomendado, lo que indica que existe diversidad genética entre los grupos de progenitores, puesto que la heterosis exhibida en sus cruzas simples depende de la aptitud rendidora y de la diversidad genética de los progenitores usados (Oyervides, 1979; Moll *et al.*, 1962).

La mayor expresión heterótica con respecto al progenitor medio y al mejor progenitor ocurrió en las cruzas P₂xP₃ y P₃xP₆, formadas del grupo de líneas emparentadas P₂ y P₆ con la línea P₃, la cual difiere en su origen genético con el resto de los progenitores involucrados. Sin embargo, existe otro grupo emparentado, formado por los progenitores P₁ y P₅, que al cruzarse con la línea P₄ de origen genético diverso, dieron valores bajos en ambas estimaciones de heterosis. Al respecto, Sprague y Tatum (1942)

demonstraron que al cruzar líneas de maíz endogámicas para estudiar los tipos de aptitudes combinatorias, los comportamientos y valores dependerán de la constitución genética de cada progenitor y de la diversidad de origen.

Cuadro 6. Heterosis en base al progenitor medio (h) y al mejor progenitor (h') para rendimiento de grano de las cruzas directas. Torreón, Coah. 1999.

Cruza	F_1 (kg ha ⁻¹)	P_1 (kg ha ⁻¹)	P_2 (kg ha ⁻¹)	$\frac{(P_1 + P_2)}{2}$	h (%)	h' (%)
$P_1 \times P_2$	7572.1	5448.4	2797.1	4122.7	83.6	38.9
$P_1 \times P_3$	8029.0	5448.4	1935.9	3692.1	117.4	47.3
$P_1 \times P_4$	8675.9	5448.4	5036.7	5242.5	65.4	59.2
$P_1 \times P_5$	8514.4	5448.4	5034.5	5241.4	62.4	56.2
$P_1 \times P_6$	6501.6	5448.4	3611.5	4529.9	43.5	19.3
$P_2 \times P_3$	9260.7	2797.1	1935.9	2366.5	274.4	231.0
$P_2 \times P_4$	7959.0	2797.1	5036.7	3916.9	103.1	58.0
$P_2 \times P_5$	10352.5	2797.1	5034.5	3915.8	164.3	105.6
$P_2 \times P_6$	7462.5	2797.1	3611.5	3204.3	132.8	106.6
$P_3 \times P_4$	9297.6	1935.9	5036.7	3486.3	166.6	84.6
$P_3 \times P_5$	6957.6	1935.9	5034.5	3485.2	99.6	38.2
$P_3 \times P_6$	8424.9	1935.9	3611.5	2773.7	202.6	133.2
$P_4 \times P_5$	6996.1	5036.7	5034.5	5035.6	38.9	38.9
$P_4 \times P_6$	8761.4	5036.7	3611.5	4323.0	102.6	73.9
$P_5 \times P_6$	9460.9	5034.5	3611.5	4323.0	118.8	87.9

P_1 = L-AN-123R; P_2 = L-AN-447; P_3 = L-AN-360PV; P_4 = L-AN-130; P_5 = L-AN-123; P_6 = L-AN-388R.

Al estimar los componentes de varianza genética, heredabilidad y grado promedio de dominancia (Cuadro 7), la varianza aditiva fue negativa, por lo que se considera que no existió o fue muy pequeña (Márquez, 1988); en consecuencia, la heredabilidad en el sentido estrecho no fue posible estimarla. Estos resultados se atribuyen a la diversidad en la constitución genética de las líneas, que al aparearse forman individuos de tipo heterocigótico, que reduce los efectos aditivos. Por tal razón, es de suponerse que todas las variaciones están estimadas con base en el componente genético determinado como varianza de dominancia, lo cual es de esperarse puesto que existe una marcada expresión heterótica en los híbridos por efecto de la ACE de la mayoría de las líneas, lo que da como resultado un valor muy alto de heredabilidad en el sentido amplio por efecto de la varianza de dominancia.

Hallauer y Miranda (1981) señalan que otra de las posibles razones de una falta de varianza aditiva, es el origen de los progenitores que forman los híbridos, ya que cuando provienen de una sola población heterocigótica o de poblaciones emparentadas, hay alta probabilidad de que sobresalga este tipo de acción génica y, por consecuencia, la presencia de ACG. Sin embargo, el parentesco de la línea P_1 con la línea P_5 y el de la línea P_2 con P_6 no fue suficiente para detectar tal efecto en este trabajo. En el caso del grado de dominancia, se obtuvo un valor de 4.16, el que, de acuerdo con la clasificación de Falconer (1985), se considera como sobredominancia, que será manifestada con seguridad en los híbridos simples que se formen. Resulta-

dos similares fueron obtenidos por Peña y del Campo (1993) al evaluar 41 híbridos de maíz en cuanto al rendimiento.

Cuadro 7. Componentes de varianza, heredabilidad en el sentido amplio y grado promedio de dominancia, de rendimiento de seis líneas de maíz evaluadas en dos localidades, Torreón, Coah. 1999.

Componente genético	Valor estimado
σ^2_F	6,823,556.7
σ^2_G	6,464,445.4
σ^2_A	-748,506.2
σ^2_D	6,464,445.4
H^2	94.7
\bar{d}	4.1

σ^2_F = varianza fenotípica; σ^2_G = varianza genética; σ^2_A = varianza aditiva; σ^2_D = varianza de dominancia; H^2 = heredabilidad en sentido amplio; \bar{d} = grado promedio de dominancia.

De acuerdo con Shull (1908), Hull (1945), De La Loma (1954) y Hallauer y Miranda (1981), el mayor vigor híbrido se debe a la presencia en el cigote de un número mayor de genes dominantes que en los progenitores, por reunirse los genes dominantes aportados por éstos para ser expresados de esta manera los efectos de la sobredominancia en la progenie. Esto indica que hay una mayor frecuencia de genes con efectos de categoría no aditiva. De la misma forma, Márquez (1993) indica que los valores mayores a la unidad en la estimación del grado de dominancia, proporcionan información para explotar la heterosis y para incrementar la producción de grano en el cultivo del maíz. Estos resultados muestran que se puede explotar los efectos de dominancia de las líneas probadas para el desarrollo de híbridos.

CONCLUSIONES

El análisis combinado mostró diferencias altamente significativas para los genotipos evaluados, lo que confirma la variación genética que existe entre ellos. Destacan ocho de las 15 cruzas que mostraron los rendimientos más altos y estadísticamente iguales entre sí.

Los progenitores con mayor ACG fueron L-AN-123, L-AN-130 y L-AN-123R, por sus valores positivos. Las cruzas de mayor ACE fueron L-AN-447 x L-AN-123, L-AN-447 x L-AN-360PV, y L-AN-360PV x L-AN-130.

Las cruzas de mayor heterosis en rendimiento de grano con base en el progenitor medio, fueron L-AN-447 x L-AN-360PV y L-AN-360PV x L-AN-388R, con valores de 274.4 % y 202.6 %, respectivamente. Estas mismas cruzas tuvieron la mayor heterosis respecto al progenitor superior, con valores de 231.0 y 133.2 %.

En este tipo de cruzamientos predominó la varianza de dominancia, por lo que es factible explotar los efectos de dominancia de estas líneas para la producción de híbridos.

BIBLIOGRAFÍA

- Allard R W (1980) Principios de la Mejora Genética de las Plantas. EO-SA. España. 498 p.
- Brauer H O (1981) Fitogenética Aplicada. ELSA. Primera impresión. México. 518 p.
- De la Loma J L (1954) Genética General Aplicada. UTEHA. México. Segunda Edición. 427 p.
- Espinosa C A, J Ortiz C, A Ramírez f, N O Gómez M, A Martínez G (1998) Estabilidad y comportamiento de líneas *per se* y cruza de maíz en la producción de semilla. Agri. Téc. Méx. Vol. 24 Núm. 1: 27 -36.
- Falconer D S (1985) Introducción a la Genética Cuantitativa. CECSA. México. 135 p.
- Fehr W R (1991) Principles of Cultivar Development. Iowa State University Press. Ames, Iowa. pp:81-85.
- Gómez N M, B R Valdivia (1988) Dialélico integrado con líneas de diferentes programas de maíz para la región cálida. Rev. Fitotec. Mex. 11: 103-120.
- Griffing B (1956) Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Aust. J. Biol. Sci. 9: 463-493.
- Hull F G (1945) Recurrent selection and specific combining ability in corn. J. Am. Soc. Agron. 37:134-45.
- Hallauer A R, B Miranda J (1981) Quantitative Genetic in Maize Breeding. Iowa State University Press. Ames, Iowa. pp: 268-368.
- Jugenheimer W R (1990) Maíz. ELSA. México. 841 p.
- Lapin L L (1983) Probability and Statistics for Modern Engineering, Brooks/Cole, Monterey, Cal. pp: 123-134.
- Márquez S F (1988) Genotecnia Vegetal. Tomo II. AGTESA. México. 563 p.
- _____ (1992) La interacción genético - ambiental en genotecnia vegetal. In: Memorias Simposio Interacción Genotipo - Ambiente en Genotecnia Vegetal. Guadalajara, Jal., México. pp:1-27.
- _____ (1993) Métodos de Mejoramiento Genético del Maíz. UACH. México. 77 p.
- Moll R H, W S Salhuana, H F Robinson (1962) Heterosis and genetic diversity in varieties of maize. Crop Sci. 2:197-198.
- Oyervides G M (1979) Estimación de parámetros genéticos, heterosis e índices de selección en variedades tropicales de maíz. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 118 p.
- Peña R A, S M del Campo (1993) Selección de líneas y respuesta de variedades de maíz bajo condiciones ambientales diferentes. Rev. Fitotec. Mex. 16: 37-45.
- Pons H J L, A Carballo Q, V González H, H Angeles A (1991) Modificaciones al índice de cosecha. Agrociencia 2:35-49.
- Puertas G M (1992) Genética Fundamentos y Perspectivas. McGraw-Hill. España. 741 p.
- Rivera F H (1977) Efecto de la diversidad genética en la heterosis de cruza intervarietales de maíz. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 98 p.
- SAS Institute Inc. (1988) Introductory Guide for Personal Computers, Release 6.03 Edition. Cary, NC. SAS. 111 p.
- Shull G H (1908) The composition of a field of maize. Am. Breeders' Assoc. Rep. 4:296-301.
- Sierra M M, R E Preciado O (1988) Análisis e interpretación de cruza dialélicas con germoplasma tropical precoz de maíz. Rev. Fitotec. Mex. 11:92-102.
- Singh I D, N C Stoskopf (1971) Harvest index in cereals. Agron. J. 63:224-226.
- Sprague G F, L A Tatum (1942) General vs. specific combining ability in single crosses of corn. J. Amer. Soc. Agron. 34: 923-932.
- Tosquy V O S, G Castañón N, M Sierra M, F A Rodríguez M (1998) Aptitud combinatoria general y específica de líneas de maíz usando como probadores cruza simples en el Estado de Veracruz. Agric. Téc. Méx. 24 (1): 3-10.
- Vasal S K, H Córdova (1996) Heterosis en maíz: acelerando la tecnología de híbridos de dos progenitores para el mundo en desarrollo. Curso Internacional de Actualización en Fitomejoramiento y Agricultura Sustentable. UAAAN. Buenavista, Saltillo, Coah. pp: 32-54.