



EFFECTOS GENÉTICOS EN LÍNEAS DOBLE HAPLOIDES DE MAÍZ DE GRANO AMARILLO Y ALTO CONTENIDO DE ACEITE

GENETIC EFFECTS IN DOUBLED HAPLOID MAIZE LINES WITH YELLOW KERNEL AND HIGH OIL CONTENT

Raymundo Picón-Rico¹, Ricardo E. Preciado-Ortiz^{2*},
Francisco Cervantes-Ortiz¹, Jorge Covarrubias-Prieto¹ y Arturo Terrón- Ibarra²

¹Posgrado en Producción y Tecnología de Semillas, Tecnológico Nacional de México, Instituto Tecnológico de Roque. ²Programa de Maíz, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, Campo Experimental Bajío, km 6.5 Carr. Celaya-San Miguel de Allende, 38010. Celaya, Guanajuato. México.

*Autor para correspondencia (preciado.ernesto@inifap.gob.mx; repreciado@yahoo.com)

RESUMEN

Los híbridos de maíz (*Zea mays* L.) de grano amarillo con alto contenido de aceite, por su alto valor energético, poseen características que pueden generar un gran impacto en el sector agropecuario e industrial de México. Con el propósito de desarrollar a corto plazo híbridos productivos con estas características, el objetivo de este estudio fue determinar los efectos genéticos involucrados en rendimiento de grano, contenido de aceite y características agronómicas en cruza directas y recíprocas de líneas doble haploides (LDH) de maíz de grano amarillo con alto contenido de aceite. Se utilizaron ocho LDH derivadas de dos poblaciones subtropicales: cinco de la Población Amarilla del Noroeste (PAN) y tres de la Población Amarilla del Bajío (PAB). Ambas poblaciones fueron desarrolladas a través de esquemas de selección recurrente para incrementar el contenido de aceite. Las cruza directas y recíprocas se formaron en Celaya, Guanajuato en primavera-verano (P-V) 2013 y se evaluaron en P-V 2014 en Celaya, Guanajuato y Tarímbaro, Michoacán. Durante la evaluación en campo se registraron los días a floración masculina (DFM) y femenina (DFF), altura de planta (AP) y de mazorca (AM), rendimiento de grano (RG) y contenido de aceite en grano (CA). Se observaron diferencias altamente significativas ($P \leq 0.01$) para los factores de variación genotipos y ambientes en todos los caracteres estudiados. Los efectos de aptitud combinatoria general (ACG) fueron altamente significativos ($P \leq 0.01$) en la mayoría de las características; los efectos de aptitud combinatoria específica (ACE) fueron menores que los de ACG con excepción de AP y AM. Los efectos recíprocos (ER) fueron altamente significativos para RG y CA ($P \leq 0.01$). Los efectos maternos (EM) mostraron diferencias significativas para CA. Las líneas parentales PAN DH 142 y PAB DH 230 mostraron la mayor ACG para RG y CA, y los valores más altos en sus combinaciones híbridas específicas.

Palabras clave: *Zea mays*, alto contenido de aceite, efectos genéticos, líneas doble haploides.

SUMMARY

Maize (*Zea mays* L.) hybrids of yellow kernels and high oil content possess characteristics that might have a great impact on the agricultural, livestock and industrial sectors in Mexico due to their high energy value. With the ultimate goal of developing in the short term highly productive hybrids with these characteristics, the aim of this study was to determine the genetic effects involved in grain yield, oil content and agronomic characteristics in direct and reciprocal crosses of doubled haploid lines (DHL) with yellow kernel and high oil content. Eight DHL derived from two subtropical populations were used: five of them were derived from the Northwest Yellow Population (NYP) and three

from the Bajío Yellow Population (BYP). Both populations were developed by recurrent selection schemes to increase oil content. Direct and reciprocal crosses were formed in Celaya, Guanajuato in the 2013 Spring-Summer (S-S) season and were evaluated in 2014 S-S in Celaya, Guanajuato and Tarímbaro, Michoacán. During the field evaluation days to male (DMF) and female (DFF) flowering, plant (PH) and ear (EH) height, grain yield (GY) and oil grain content (OC) were registered. Highly significant differences ($P \leq 0.01$) were observed for genotypes and environments in all the studied traits. General combining ability (GCA) effects were highly significant ($P \leq 0.01$) in most of the traits; the specific combining ability (SCA) effects were lower than those of GCA, except for PH and EH. Reciprocal effects (ER) were highly significant ($P \leq 0.01$) for GY and OC. Maternal effects (EM) showed significant differences for OC. Parental lines PAN DH 142 and PAB DH 230 showed the highest GCA for GY and OC, and the highest values in specific hybrid combinations.

Index words: *Zea mays*, high oil content, genetic effects, doubled haploid lines.

INTRODUCCIÓN

En años recientes la demanda de maíz (*Zea mays* L.) amarillo en México se ha incrementado, por lo que se tienen que importar alrededor de 11 millones de toneladas, de las cuales 74 % es utilizado en la industria pecuaria (FIRA, 2015). Un maíz amarillo con alto contenido de aceite, por su alto valor calórico, puede tener un impacto significativo en la industria pecuaria en la elaboración de dietas balanceadas para alimentar aves, cerdos y ganado lechero (Alexander, 1988). El grano de maíz normal contiene de 3 a 5 % de aceite, del cual 25 a 30 % está en el germen (Duffus y Slaughter, 1985). En la alimentación humana, los ácidos grasos presentes en el grano de maíz, como el oleico mono insaturado y el linoleico de la familia Omega 3, ayudan a mantener bajos niveles de grasas en las arterias y son importantes en el crecimiento infantil y desarrollo neurológico (Ronayne, 2000; Weber, 1991).

El mejoramiento de poblaciones para utilizarlas como fuentes de derivación de líneas constituye un proceso largo y costoso para lograr avances significativos en

características agronómicas y de rendimiento (Hallauer *et al.*, 2010). Después de obtener las poblaciones, para la obtención de líneas endogámicas, comúnmente se ha utilizado el método de pedigrí, que también es un proceso largo y costoso que involucra alrededor de 10 autofecundaciones para llegar a obtener líneas altamente endogámicas (Bauman, 1981). Para acortar este proceso, recientemente se ha implementado la formación de líneas doble haploides (LDH), ya que en dos generaciones (un año) se pueden obtener líneas totalmente homocigotas (Geiger y Gordillo, 2009; Melchinger *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2015).

El término haploide se refiere a aquel individuo que contiene un solo juego de cromosomas; es decir, la mitad del total de cromosomas de un organismo diploide (como el maíz); por lo que el término doble haploide se emplea cuando el número de cromosomas de un haploide es duplicado (Kasha y Maluszynski *et al.*, 2003). La tecnología de inducción de haploidía *in vivo* consiste en la inducción de haploides maternos que se obtienen cuando las plantas donadoras son polinizadas por una fuente inductora de haploidía, para obtener semillas con un embrión haploide y un endospermo normal, y que después de su duplicación, es posible obtener líneas completamente homocigotas en dos generaciones, lo cual acorta de manera considerable el tiempo para la obtención de líneas homocigóticas (Geiger y Gordillo, 2009).

A pesar de que el proceso de obtención de LDH es rápido, se desconoce su desempeño agronómico y su respuesta heterótica, debido a que no se realizó selección en el proceso de formación, como ocurre en el método convencional por pedigrí, por lo que resulta imperativo estudiar su comportamiento *per se* y en cruza a través de la estimación de la aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE), calculadas mediante sus combinaciones híbridas posibles para identificar las líneas superiores que puedan ser utilizadas como progenitores en un programa de generación de híbridos de alto rendimiento.

Las cruza dialélicas son un diseño de apareamiento de líneas para estimar los componentes genéticos (Martínez, 1983), y estos determinan el método de mejoramiento más apropiado que maximice tanto la respuesta a la selección como la respuesta heterótica en cruzamientos superiores para el rendimiento y sus componentes (Narain, 1995). El conocimiento del potencial de rendimiento y comportamiento agronómico del material genético utilizado determina el éxito de un programa de mejoramiento (Escorcia-Gutiérrez *et al.*, 2010). Existen estudios que indican que los efectos de dominancia son más importantes que los aditivos para días a floración y rendimiento (Antuna *et al.*, 2003; Conrado *et al.*, 2014), aunque para este último Ali *et al.* (2014) encontraron que son los efectos aditivos

los de mayor importancia, al igual que para altura de planta y de mazorca.

Con base en lo anterior, en este estudio se planteó como objetivo determinar los efectos genéticos involucrados en características agronómicas, rendimiento de grano y contenido de aceite en LDH de maíz de grano amarillo con alto contenido de aceite.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material Genético

El material genético utilizado en este estudio consistió en ocho LDH de maíz de grano amarillo con alto contenido de aceite, seleccionadas fenotípicamente considerando sus características fenológicas, agronómicas y de productividad (Cuadro 1), cinco de ellas derivadas de la Población Amarilla del Noroeste (PAN) y tres de la Población Amarilla del Bajío (PAB); ambas poblaciones fueron desarrolladas a través de ocho ciclos de selección recurrente para incrementar el contenido de aceite; la descripción de las poblaciones, la metodología y respuesta a la selección fue reportada por Ortega-Corona *et al.* 2015 y Preciado-Ortiz *et al.* 2013.

Semilla proveniente del último ciclo de estas poblaciones fue cruzada con el inductor de haploidía con el uso del protocolo para el desarrollo de LDH descrito por Prigge *et al.* (2011) que consiste en: 1) inducción de haploidía a través de la cruce de las poblaciones fuente (PAN y PAB) con polen del inductor de haploidía RWS × UH400 de origen alemán, 2) identificación de semilla con haploidía mediante el marcador Navajo R₁-n_p, 3) duplicación de los cromosomas con un inhibidor mitótico (colchicina) y 4) autofecundación de las plantas duplicadas para incrementar la semilla de las nuevas líneas generadas.

Cruzas dialélicas

Se realizaron las cruza directas y recíprocas posibles de las ocho LDH para generar un diseño de apareamiento dialélico completo (Método I) (Griffing, 1956), el cual incluyó a los progenitores. Esta actividad se realizó durante el ciclo primavera-verano (P-V) 2013 en el Programa de Mejoramiento Genético de Maíz del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) con sede en el Campo Experimental Bajío (CEBAJ) en Celaya, Guanajuato.

Evaluación agronómica

La evaluación de campo se realizó en el ciclo agrícola P-V 2014. Las localidades de evaluación fueron Celaya,

Cuadro 1. Genealogía de ocho LDH de maíz de grano amarillo y alto contenido de aceite derivadas de las poblaciones PAN y PAB utilizadas en el diseño dialélico. Medias de las LDH per se para RG, CA y caracteres agronómicos del ciclo P-V 2014.

Orden	LDH [†]	RG (t ha ⁻¹)	CA (%)	DFM (d)	DFE (d)	AP (cm)	AM (cm)
1	PAN ^{**} DH 142	2.51	7.1	79	81	154	95
2	PAN DH 141	1.62	6.1	80	80	161	90
3	PAN DH 137	0.91	6.5	79	80	149	84
4	PAN DH 138	1.14	.	82	82	161	68
5	PAN DH 139	1.06	.	82	84	133	74
6	PAB [*] DH 205	0.61	.	81	82	178	86
7	PAB DH 204	0.15	7.0	78	80	184	104
8	PAB DH 230	1.56	6.9	75	78	150	71

[†]LDH: Línea doble haploide; ^{**}PAN: población amarilla del noroeste; ^{*}PAB: población amarilla del bajo; RG: rendimiento de grano; CA: contenido de aceite en el grano; DFM: días a floración masculina; DFE: días a floración femenina; AP: altura de planta; AM: altura de mazorca.

Guanajuato y Tarímbaro, Michoacán. Celaya, Guanajuato está ubicada a los 20° 58' 23" latitud N, 100° 81' 72" longitud O a 1750 msnm, y de acuerdo con el Sistema de Köppen modificado por García (1987), su clima es semiárido templado con temperatura media anual mayor de 18 °C, con precipitación media anual de 550 a 710 mm; las precipitaciones mayores ocurren de junio a septiembre y las más bajas de diciembre a abril. El régimen térmico medio anual es de 18.4 °C. Tarímbaro, Michoacán se ubica en el Eje Neovolcánico a los 19° 77' 36" latitud N, 101° 19' 23" longitud O y una altitud de 1860 msnm, y de acuerdo con el sistema de Köppen modificado por García (1987), presenta un clima del tipo (ACm), templado, húmedo con abundantes lluvias en verano. En el área, se reporta una temperatura media anual de 21.2 °C, que se registra antes del solsticio de verano, en tanto que la mínima es de 16.1 °C; con un promedio anual de 18.8 °C y una precipitación media anual de 1622.3 mm.

Diseño y unidad experimental

Las 56 cruza directas y recíprocas F₁ y sus ocho líneas progenitoras se establecieron bajo un diseño experimental látice 8 × 8 parcialmente balanceado con dos repeticiones. La parcela experimental en los híbridos consistió de un surco y en los progenitores de tres surcos de 5 m de longitud, para evitar que las líneas tuvieran competencia por luz; sin embargo, sólo fue cosechado el surco central; la separación de surcos fue de 0.76 m; las semillas fueron sembradas con una separación de 14.7 cm para obtener una densidad de población aproximada de 90 mil plantas ha⁻¹.

Características agronómicas evaluadas

Las características agronómicas evaluadas fueron días a floración masculina (DFM), días a floración femenina

(DFE), altura de planta (AP) en cm, altura de mazorca (AM) en cm y rendimiento de grano (RG) en t ha⁻¹. En el laboratorio se determinó el contenido de aceite en el grano (CA) de todos los materiales evaluados, el cual se obtuvo a partir de muestras obtenidas en el experimento conducido en Celaya, Gto., donde se realizaron dos autofecundaciones en cada parcela experimental para asegurar que el contenido de aceite observado no tuviera efecto de xenia debido a la polinización cruzada. El análisis del contenido de aceite se realizó en el Campo Experimental Norman Borlaug del INIFAP, con un espectrofotómetro de Rayos Infrarrojos Cercanos (NIR) (Infratec® 1241 Foss, Barcelona, España) que analiza el conjunto de las semillas de cada mazorca autofecundada.

Análisis estadístico

Los análisis de varianza para determinar la aptitud combinatoria general (ACG), específica (ACE), efectos recíprocos (ER) y maternos (EM) en las variables descritas se realizaron de acuerdo con el método I de Griffing (1956), mediante el programa Diallel-SAS Method I propuesto por Zhang y Kang (2003). En este estudio se utilizaron modelos de efectos aleatorios, bajo el supuesto que las LDH estudiadas son representativas de poblaciones de materiales genéticos seleccionados, con el fin de interpretar las varianzas entre materiales.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de varianza y efectos genéticos

Fueron encontradas diferencias altamente significativas ($P \leq 0.01$) entre genotipos para los caracteres estudiados; esto indica que los genotipos evaluados mostraron diferencias genéticas debido al empleo de las LDH progenitoras, que son menos productivas que sus cruza simples,

las cuales expresaron heterosis; además, debe haber diferencias entre cruzas por el grado diferencial de heterosis que normalmente expresan (Cuadro 2).

Se observaron diferencias estadísticas ($P \leq 0.01$) entre ambientes para las características RG, DFM, DFF y AM, pero no hubo significancia para AP, lo que indica que los ambientes presentaron variaciones climáticas que influenciaron de manera diferencial sobre la manifestación de dichas características agronómicas. También se observó significancia ($P \leq 0.01$) en la interacción genotipo \times ambiente ($G \times A$) para las variables RG, DFM y DFF; esto indica que los genotipos difirieron en su respuesta a la variación entre ambientes, ya que se incluyeron progenitores y sus cruzas y por diferencias genéticas entre ellos. Estos resultados concuerdan con los presentados por Ali *et al.* (2014) y Umar *et al.* (2014), quienes encontraron resultados similares en una evaluación de líneas avanzadas de maíz en diversos ambientes.

Los efectos de ACG presentaron diferencias estadísticas altamente significativas ($P \leq 0.01$) para la mayoría de las características evaluadas, y significativa ($P \leq 0.05$) para AM. Los efectos de ACE presentaron diferencias altamente significativas ($P \leq 0.01$) en todos los caracteres estudiados. Los efectos recíprocos (ER) modificaron estadísticamente RG ($P \leq 0.01$), lo cual indica que hubo diferencias en la manifestación de estos rasgos entre cruzas directas y recíprocas. Por otro lado, los efectos maternos no afectaron estadísticamente ninguna característica.

La significancia en ACG y ACE en los caracteres estudiados indican que los efectos aditivos y de dominancia

fueron importantes; sin embargo, es la proporción relativa de los efectos de ACG y ACE que se observa al comparar los cuadrados medios de ambos componentes de variación lo que indica el tipo de acción génica (Baker, 1978). Como se puede apreciar en el Cuadro 2, se asume que los efectos aditivos fueron de mayor magnitud para RG, DFM y DFF. Resultados similares se encontraron en germoplasma diverso para rendimiento de grano (Ali *et al.*, 2014; Conrado *et al.*, 2014; Escorcia-Gutiérrez *et al.*, 2010). Por el contrario, para AP y AM los efectos no aditivos fueron el componente más importante, contrario a lo reportado en otras investigaciones con distinto germoplasma (Antuna *et al.*, 2003; Conrado *et al.*, 2014; Escorcia-Gutiérrez *et al.*, 2010); así mismo, AM expresó mayor variabilidad en comparación con AP; es decir, que es más influenciada por las variaciones ambientales. Los coeficientes de variación de todos los caracteres evaluados presentaron valores aceptables, por lo que se tiene buen grado de precisión al comparar genotipos (Cuadro 2).

Para CA se detectaron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) entre genotipos, lo que indica que al menos uno de los genotipos evaluados fue diferente al resto. Con base en la partición de los cuadrados medios de los genotipos se encontró que ambos efectos (ACG y ACE) tuvieron diferencias significativas ($P \leq 0.01$), lo cual indica que tanto los efectos aditivos como los de dominancia fueron importantes en la expresión de esta variable en los genotipos estudiados; la proporción de efectos aditivos observada a través del cuadrado medio de ACG fue dos veces mayor en magnitud que los efectos de dominancia, representados por ACE. Esta información concuerda con lo asentado por Hallauer *et al.* (2010) quienes reportaron para CA una

Cuadro 2. Cuadrados medios, grados de libertad y significancia estadística del análisis dialélico a través de localidades para RG y caracteres agronómicos en cruzas con LDH de grano amarillo y alto contenido de aceite. Celaya, Guanajuato y Tarímbaro, Michoacán P-V 2014.

Fuentes de variación	GL	RG	DFM	DFF	AP	AMZ
Ambientes (A)	1	530,850,240**	739.16**	618.76**	317.28	1701.56**
Genotipos (G)	63	38,596,020**	22.94**	26.37**	2389.12**	686.2**
G \times A	63	6,828,151**	9.31**	11.71**	208.95	172.99
ACG	7	97,387,589**	114.28**	118.81**	1967.49**	349.44*
ACE	28	59,972,849**	18.18**	24.87**	4539.45**	1260.5**
ER	28	2,521,299**	4.88	4.76	344.19	196.09
EM	7	1,150,332	7.24	5.67	180.91	223.43
Error	126	1,431,179	4.63	4.7	263.7	162.94
Total	255					
C.V. (%)		16.78	2.8	2.8	7.65	11.63

** , * : Significancia estadística ($P \leq 0.01$) y ($P \leq 0.05$), respectivamente; GL: grados de libertad; RG: rendimiento de grano; DFM: días a floración masculina; DFF: días a floración femenina; AP: altura de planta; AM: altura de mazorca; ER: efectos recíprocos; EM: efectos maternos.

heredabilidad del 70 %; este valor indica la importancia de los efectos aditivos para esta característica que puede tener una respuesta importante a través de selección recurrente. La presencia de efectos de dominancia de importancia (62 % respecto a ACG) para RG da la oportunidad de diseñar esquemas de hibridación a corto plazo mediante el uso de LDH, que permitan generar híbridos productivos con alto CA que puedan impactar en la industria agropecuaria del país.

Los Efectos Recíprocos (ER) y Maternos (EM) para el contenido de aceite en el grano mostraron diferencias estadísticas altamente significativas ($P \leq 0.01$), lo cual indica que existen diferencias al utilizar las líneas como progenitor masculino o femenino en sus cruzas (Cuadro 3).

Cuadro 3. Cuadros medios del análisis dialélico para CA en cruzas de DH de maíz de grano amarillo y alto contenido de aceite.

Fuentes de variación	Grados de libertad	Contenido de aceite
Repeticiones	1	0.18
Genotipos	63	6.08**
ACG	7	19.08**
ACE	28	6.98**
ER	28	1.93**
EM	7	2.36**
Error	63	0.091
Total	127	
CV (%)		4.08

** : Significancia estadística ($P \leq 0.01$); ER: efectos recíprocos; EM: efectos maternos.

Al analizar los estimadores de ACG de las ocho LDH para RG, la línea PAN DH 142 presentó un efecto de ACG de 2186.43 y un rendimiento *per se* de la línea de 2.5 t ha⁻¹ (Cuadro 1), el cual fue el más alto de todas las líneas. Para CA la línea PAN DH 141 éste presentó un valor alto y positivo de 3.64 y un porcentaje de aceite de 6.1 y PAB DH 230 el estimador más bajo -0.56 y un contenido de 6.9 %.

Para DFM los efectos de ACG más altos y positivos los presentó PAN DH 139 con un valor de 1.79 y 82 d, por lo que este genotipo puede ser clasificado como tardío, en contraste con PAN DH 230 que presentó estimadores bajos y mayor precocidad (-2.63 y 75 d).

Para AP y AM PAB DH 204 presentó los efectos más altos de ACG con valores positivos de 7.91 y 2.46, y alturas de 184 y 104 cm, respectivamente. Por el contrario, PAN DH 139 presentó los efectos más bajos para AP de -10.76

(133 cm de altura) y la PAN DH 138 para AM con valores de -4.73 y 68 cm de altura. El comportamiento de las LDH a través de sus cruzamientos, los cuales son favorables o desfavorables, dependen de la respuesta de los efectos de las diversas características con diferencia estadística ($P \leq 0.01$) positiva o negativa (Cuadro 4).

Los efectos de ACE para RG presentaron diferencias altamente significativas ($P \leq 0.01$) en la cruce PAN DH 139 × PAB DH 230, con un estimador de 2941.99 y un rendimiento de grano de 11.52 t ha⁻¹, el cual se interpreta como una respuesta heterótica importante entre líneas derivadas de ambas poblaciones; seguida de la cruce PAN DH 142 × PAN DH 137 con un valor de 2108.96 y un rendimiento de 10.84 t ha⁻¹, en este caso los dos progenitores son derivados de la misma población; esta condición puede deberse a que PAN DH 142 es una línea de alta ACG. Por otro lado, los cruzamientos con valores negativos en sus efectos correspondieron a PAN DH 141 × PAN DH 137 y PAN DH 138 × PAN DH 139, con valores de -1832.44 y -1671.55, y rendimientos de 4.98 y 5.50 t ha⁻¹, respectivamente. Es importante resaltar que los valores negativos de los efectos se pueden deber a la falta de heterosis al cruzar LDH derivadas de la misma población. Asimismo, se observó para rendimiento que los ER y EM se manifiestan a través de los cruzamientos directos y recíprocos en algunos progenitores; por ejemplo, a través de los cruzamientos directos del progenitor PAN DH 141, se observan efectos significativos en seis cruzas, mientras que en los cruzamientos recíprocos sólo una cruce presentó efecto significativo (Cuadro 5).

Para el contenido de aceite en el grano los efectos genéticos para ACE fueron menores en la cruce PAN DH 139 × PAN DH 138, con un valor de 3.15 y un contenido de aceite de 6.8 %; por su parte, la cruce recíproca PAN DH 138 × PAN DH 139 presentó un efecto significativo y negativo con un valor -1.09 y un contenido de aceite de 6.4 %. Con base en los cuadros medios presentados en el Cuadro 3, donde se observó que los ER y EM fueron significativos en estas LDH, se puede interpretar que existen diferencias al tomar la decisión de utilizar determinada LDH como progenitor masculino o femenino (Cuadro 6).

Los efectos de ACE para los DFM y DFF permitieron identificar que la cruce PAN DH 138 × PAN DH 139 presentó los efectos más altos con valores de 1.94 y 2.03 y con 81 y 82 d, respectivamente. De manera opuesta, la cruce PAN DH 139 × PAB DH 205 presentó efectos negativos y significativos con valores de -2.01 y -2.37 y mayor precocidad (77 d para ambas características) (Cuadros 7 y 8).

En los efectos de ACE para AP y AM se obtuvo que la cruce PAN DH 139 × PAB DH 230 presentó efectos altos y positivos (25.76 y 17.61) con 240 y 135 cm para AP y AM,

Cuadro 4. Efectos de aptitud combinatoria general (ACG) para las variables RG, CA y características agronómicas en LDH de grano amarillo (P-V 2014).

Genotipos	RG	CA	DFM	DFF	AP	AM
PAN DH 142	2186.43**	-0.39**	-0.25	-0.22	-2.72	2.46
PAN DH 141	34.71	3.64**	0.06	-0.23	1.35	0.04
PAN DH 137	-1047.57**	-0.38**	-0.77**	-0.77**	-2.72	-1.52
PAN DH 138	-757.48**	-1.95**	0.59*	0.44	3.85*	-4.73**
PAN DH 139	610.72**	1.74**	1.79**	2.02**	-10.76**	0.35
PAB DH 205	-205.56	-1.56**	0.04	-0.03	0.96	1.13
PAB DH 204	-1723.34**	-0.54**	1.17**	1.31**	7.91**	2.46
PAB DH 230	902.10**	-0.56**	-2.63**	-2.52**	2.13	-0.19

** , * : Significancia estadística ($P \leq 0.01$) y ($P \leq 0.05$), respectivamente; RG: rendimiento de grano; CA: contenido de aceite en el grano; DFM: días a floración masculina; DFF: días a floración femenina; AP: altura de planta; AM: altura de mazorca.

Cuadro 5. Efectos de aptitud combinatoria específica (ACE) para la variable RG en cruzas dialélicas directas y recíprocas de LDH de maíz de grano amarillo con alto contenido de aceite (parte superior). Medias para RG de las mismas cruzas directas y recíprocas (parte inferior). P-V 2014.

Genotipos	PAN DH 142	PAN DH 141	PAN DH 137	PAN DH 138	PAN DH 139	PAB DH 205	PAB DH 204	PAB DH 230
Efectos de aptitud combinatoria específica								
PAN DH 142		1338.55**	2108.96**	1622.37**	1997.41**	1588.19**	-582.64	920.79**
PAN DH 141	1044.25**		-1832.44**	199.71	986.51**	1155.04**	1644.32**	2085.01**
PAN DH 137	465.88	699.25		1826.49**	539.42	703.57	-1089.64**	1868.54**
PAN DH 138	393.88	241.5	-644.75		-1671.55**	1315.35**	1157.13**	21.57
PAN DH 139	-658.63	65	858.37**	193		1018.02**	1475.43**	2941.99**
PAB DH 205	305.63	-127.75	163.25	-261.13	-733.75		869.21*	-544.22
PAB DH 204	-1023.5**	719.25	677.75	-780.63	-657.63	190.13		62.06
PAB DH 230	685.63	-214.13	-588.13	-0.75	-63.38	-516.63	-457.13	
Rendimiento de grano ($t\ ha^{-1}$)								
PAN DH 142		11.73	10.84	10.57	11.27	11.00	6.00	11.82
PAN DH 141	9.64		4.98	6.85	8.83	7.99	7.80	9.94
PAN DH 137	9.91	3.58		6.51	8.09	6.74	3.95	8.26
PAN DH 138	9.79	6.36	7.80		5.50	7.22	5.03	7.29
PAN DH 139	12.58	8.70	6.37	5.12		7.82	6.83	11.52
PAB DH 205	10.39	8.24	6.42	7.74	9.29		6.26	6.77
PAB DH 204	8.03	6.37	2.59	6.59	8.15	5.88		5.91
PAB DH 230	10.45	10.37	9.44	7.30	11.65	7.80	6.83	

** , * : Significancia estadística ($P \leq 0.01$) y ($P \leq 0.05$), respectivamente.

respectivamente. Por el contrario, la craza PAN DH 141 \times PAN DH 137 presentó un efecto de ACE negativo y significativo para AP, con valores de -17.12 y 196 cm de altura, y para AM la craza PAB DH 205 \times PAN DH 138 fue consistente con la menor altura y con estimadores negativos (-12.5) (Cuadros 9 y 10).

Al analizar los resultados obtenidos para RG, CA y

características agronómicas, se observó que los progenitores que mostraron mayor ACG intervinieron en algunas cruzas específicas sobresalientes, lo cual concuerda con lo reportado por Ávila *et al.* (2009), Cervantes-Ortiz *et al.* (2007) y Haro *et al.* (2007), quienes señalan que una craza específica será destacada si al menos uno de sus progenitores posee alta ACG. Por otro lado, se observó falta de consistencia de los progenitores para los efectos de ACE

Cuadro 6. Efectos de aptitud combinatoria específica (ACE) para la variable CA en las cruzas dialélicas directas y recíprocas de LDH de maíz de grano amarillo con alto contenido de aceite (parte superior). Medias de CA de las mismas cruzas directas y recíprocas (parte inferior) P-V 2014.

Genotipos	PAN DH 142	PAN DH 141	PAN DH 137	PAN DH 138	PAN DH 139	PAB DH 205	PAB DH 204	PAB DH 230
Aptitud combinatoria específica								
PAN DH 142		0.06	0.02	0.71**	0.61**	0.04	-0.59**	-0.38**
PAN DH 141	-0.05		0.03	1.17**	0.44**	0.50**	-0.41**	0.12
PAN DH 137	-0.05	0.03		0.46**	0.75**	0.33**	0.07	-0.62**
PAN DH 138	-0.13	-0.2	-0.28		-1.09**	1.78**	0.61**	0.70**
PAN DH 139	0.1	0.15	0	3.15**		1.54**	1.01**	0.87**
PAB DH 205	0	0.03	0.2	0.03	-0.08		0.44**	0.51**
PAB DH 204	-0.23	0.68**	1.20**	-0.38	-0.60**	0.15		-0.86**
PAB DH 230	-0.48**	0.35*	0.2	0	-0.05	0.2	0.70**	
Contenido de aceite (%)								
PAN DH 142		7.8	7.6	6.6	6.6	6.5	6.6	6.6
PAN DH 141	7.9		7.9	7.2	6.7	7.2	7.9	8.1
PAN DH 137	7.7	7.8		6.2	6.7	7.0	8.7	7.0
PAN DH 138	6.9	7.6	6.8		6.4	6.7	6.1	6.6
PAN DH 139	6.4	6.4	6.7	6.8		6.2	6.2	6.6
PAB DH 205	6.5	7.1	6.6	6.6	6.4		6.9	7.0
PAB DH 204	7.1	6.6	6.3	6.9	7.4	6.6		7.1
PAB DH 230	7.5	7.4	6.6	6.6	6.7	6.6	5.7	

** , * : Significancia estadística ($P \leq 0.01$) y ($P \leq 0.05$), respectivamente.

Cuadro 7. Efectos de aptitud combinatoria específica (ACE) para la variable DFM en cruzas de LDH de maíz de grano amarillo con alto contenido de aceite. P-V 2014.

Genotipos	PAN DH 142	PAN DH 141	PAN DH 137	PAN DH 138	PAN DH 139	PAB DH 205	PAB DH 204	PAB DH 230
PAN DH 142		-1.23	-0.15	-0.51	-0.46	-0.21	0.29	-0.04
PAN DH 141	-0.25		-0.21	-0.32	-1.15	-0.28	0.22	0.27
PAN DH 137	0	0.25		-0.62	-0.57	-0.32	-0.2	-1.27*
PAN DH 138	-1	-0.5	0.38		1.94**	-1.93**	-1.30*	-1.14
PAN DH 139	-0.25	0.63	-0.38	-0.25		-2.01**	1.73**	-1.21
PAB DH 205	-1	1.75*	-1.62*	0.38	0.25		0.74	-0.21
PAB DH 204	0.63	-0.38	-0.63	-0.38	-0.88	-0.63		0.04
PAB DH 230	-1	0.13	-1.75*	-0.75	-0.88	0.63	0	

** , * : Significancia estadística ($P \leq 0.01$) y ($P \leq 0.05$), respectivamente.

con respecto a los estimadores de los progenitores con la mayor ACG; en este sentido, De la Cruz-Lázaro *et al.* (2010) puntualizaron que el comportamiento de las cruzas específicas no puede ser predicho totalmente con base en los estimadores de la ACG de sus parentales. En este caso, la línea PAN DH 142 utilizada como progenitor femenino presentó valores más altos de ACG a través de sus combinaciones híbridas para la mayoría de las líneas con que se

cruzó, aunque no participó en la mejor cruza.

Es importante mencionar que en el germoplasma utilizado para formar las poblaciones PAN y PAB existe divergencia genética y un patrón heterótico específico en la expresión de su hibridación, pero estos no se manifestaron claramente, ya que existieron buenas combinaciones híbridas con líneas derivadas dentro de la misma población;

Cuadro 8. Efectos de aptitud combinatoria específica (ACE) para la variable DFF en cruzas de LDH de maíz de grano amarillo con alto contenido de aceite. P-V 2014.

Genotipos	PAN DH 142	PAN DH 141	PAN DH 137	PAN DH 138	PAN DH 139	PAB DH 205	PAB DH 204	PAB DH 230
PAN DH 142		-1.43*	-0.53	-0.73	-0.81	-0.14	0.02	-0.53
PAN DH 141	-0.38		-0.02	0.28	-1.42*	-0.25	-0.34	0.23
PAN DH 137	0	0.5		-0.81	-0.89	0.53	0.06	-2.10**
PAN DH 138	-1	0	0.38		2.03**	-2.04**	-1.14	-1.43**
PAN DH 139	-0.5	0.63	-0.63	-0.25		-2.37**	1.65**	-0.64
PAB DH 205	-1.38	1.75*	-0.75	0.38	0.13		0.33	-0.59
PAB DH 204	0.88	-0.75	0.63	-0.38	-1	-0.63		0.06
PAB DH 230	-1	0	-1.38	-0.75	-1.13	0.63	-0.13	

** , * Significancia estadística ($P \leq 0.01$) y ($P \leq 0.05$), respectivamente.

Cuadro 9. Efectos de aptitud combinatoria específica (ACE) para la variable AP en cruzas de LDH de maíz de grano amarillo con alto contenido de aceite. P-V 2014.

Genotipos	PAN DH 142	PAN DH 141	PAN DH 137	PAN DH 138	PAN DH 139	PAB DH 205	PAB DH 204	PAB DH 230
PAN DH 142		9.12	3.81	19.12**	-1.27	0.14	7.56	14.58**
PAN DH 141	6.25		-17.12**	20.05**	11.54*	7.94	11.62*	10.52*
PAN DH 137	0.63	2.5		12.87**	15.60**	12.01**	12.55**	18.33**
PAN DH 138	0	-6.25	-7.5		-11.58*	9.2	7.25	1.78
PAN DH 139	1.25	5.63	18.125**	-8.75		12.55**	5.61	25.76**
PAB DH 205	-1.88	-10	8.75	-10	-5		-0.49	-4.71
PAB DH 204	3.75	-1.88	-5	-6.25	-2.5	1.88		0.21
PAB DH 230	-3.75	7.5	-2.5	6.25	10.63	0.63	0	

** , * Significancia estadística ($P \leq 0.01$) y ($P \leq 0.05$), respectivamente.

Cuadro 10. Efectos de aptitud combinatoria específica (ACE) para la variable AM en cruzas de LDH de maíz de grano amarillo con alto contenido de aceite. P-V 2014.

Genotipos	PAN DH 142	PAN DH 141	PAN DH 137	PAN DH 138	PAN DH 139	PAB DH 205	PAB DH 204	PAB DH 230
PAN DH 142		-4.73	4.96	13.16**	-1.29	-4.57	2.85	9.25**
PAN DH 141	10*		-10.74**	9.96**	3.63	12.85**	5.9	2.93
PAN DH 137	-3.13	0		7.77*	3.95	6.91	1.84	8.24**
PAN DH 138	-4.38	6.25	-2.5		-2.23	2.62	-0.59	2.07
PAN DH 139	0	0	0	-6.88		10.66**	4.34	17.61**
PAB DH 205	0	-3.75	7.5	-12.5**	-4.38		-2.07	-0.66
PAB DH 204	2.5	4.38	2.5	-6.88	0.63	3.75		-1.37
PAB DH 230	-2.5	6.25	0	3.13	7.5	3.75	0.63	

** , * Significancia estadística ($P \leq 0.01$) y ($P \leq 0.05$), respectivamente.

sin embargo, esta respuesta puede ser aprovechada de manera importante para generar híbridos trilineales que faciliten la producción de semilla, donde se utilice como progenitor femenino una cruce simple formada con dos líneas derivadas de la misma población y como progenitor masculino una línea de la población opuesta.

Con respecto al CA, algunos investigadores (Dudley y Lambert, 1992, 2004; Rosulj *et al.* 2002) han reportado una asociación negativa con el rendimiento; sin embargo, en este trabajo se encontraron cruzamientos, como el de PAN DH 141 × PAN DH 142, que presentó un rendimiento

promedio para ambas localidades de 11.7 t ha⁻¹ y un porcentaje de aceite de 7.8 %, por lo que los genotipos evaluados pueden tener un impacto significativo en la industria pecuaria por su alto valor calórico y un potencial de rendimiento adecuado. Así mismo, al ser esta cruzada formada por dos líneas de la misma población, podría ser utilizada como progenitor femenino de una cruzada trilineal, con una línea de la población opuesta como progenitor masculino.

CONCLUSIONES

Las características agronómicas, el rendimiento de grano y el contenido de aceite estuvieron determinados principalmente por efectos aditivos, estimados a partir de la ACG, con excepción de AP y AM que estuvieron determinados por efectos de dominancia, estimados a partir de la ACE. Para ER hubo efecto significativo en RG y CA, mientras que los EM sólo modificaron estadísticamente el CA. Los progenitores PAN DH 142 y PAB DH 230 mostraron la mayor ACG para RG y los valores más altos en sus combinaciones híbridas, por lo que pueden ser utilizados en programas de mejoramiento enfocados a la obtención de híbridos productivos con alto contenido de aceite.

AGRADECIMIENTOS

Las líneas doble haploides de maíz derivadas de las poblaciones Amarilla del Noroeste y Amarilla del Bajío utilizadas en este estudio, fueron generadas a través de la cruzada con el inductor de haploidía, la identificación de semillas haploides, y su posterior duplicación en el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (en especial se agradece al Dr. George Mahuku y al Ing. Leocadio Martínez). Se agradece también al M.C. Manuel de Jesús Guerrero Herrera del Campo Experimental Norman Borlaug del INIFAP por el análisis del contenido de aceite de las muestras estudiadas.

BIBLIOGRAFÍA

- Alexander D. E. (1988) Breeding special nutritional and industrial types. *In: Corn and Corn Improvement*. G. F. Sprague and J. W. Dudley (eds.). 3rd. edition. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin, USA. pp:869-880.
- Ali G., Z. A. Dar, I. Ahmad, A. A. Lone, S. A. Dar, M. Habib, A. B. Shikari and S. A. Nagoo (2014) Combining ability studies over environments in high altitude elite inbred lines of maize (*Zea mays* L.). *International Journal of Agriculture Innovations and Research* 2:1108-1113.
- Antuna G. O., F. Rincón S., E. Gutiérrez R., N. A. Ruíz T. y L. Bustamante G. (2003) Componentes genéticos de caracteres agronómicos y de calidad fisiológica de semillas en líneas de maíz. *Revista Fitotecnia Mexicana* 26:11-17.
- Ávila P. M. A., 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* 35:285-293.
- Baker R. J. (1978) Issues in diallel analysis. *Crop Science* 18:533-536, <https://doi.org/10.2135/cropsci1978.0011183x001800040001x>
- Bauman L. F. (1981) Review of methods used by breeders to develop superior corn inbreds. *In: 36th Annual Corn and Sorghum Research Conference*. American Seed Trade Association. Chicago, Illinois, USA. pp:199-208.
- Cervantes-Ortiz F., G. García-De los Santos, A. Carballo-Carballo, D. Bergvinson, J. L. Crossa, M. Mendoza-Elos y E. Moreno-Martínez (2007) Herencia del vigor de plántula y su relación con caracteres de planta adulta en líneas endogámicas de maíz tropical. *Agrociencia* 41:425-433.
- Conrado T. V., C. A. Scapim, L. S. Bignotto, R. J. B. Pinto, I. L. J. Freitas, A. T. Amaral Jr. and A. C. Pinheiro (2014) Diallel analysis of corn for especial use as corn grits: determining the main genetic effects for corn gritting ability. *Genetics and Molecular Research* 13:6548-6556, <http://dx.doi.org/10.4238/2014.August.26.5>
- De la Cruz-Lázaro E., G. Castañón-Nájera, N. P. Brito-Manzano, A. Gómez-Vázquez, V. Robledo-Torres y A. J. Lozano-del Río (2010) Heterosis y aptitud combinatoria de poblaciones de maíz tropical. *Phyton* 79:11-17.
- Dudley J. W. and R. J. Lambert (1992) Ninety generations of selection for oil and protein in maize. *Maydica* 37:81-87.
- Dudley J. W. and R. J. Lambert (2004) 100 generations of selection for oil and protein in corn. *Plant Breeding Reviews* 24:79-110, <https://doi.org/10.1002/9780470650240.ch5>
- Duffus C. y C. Slaugther (1985) Las Semillas y sus Usos. AGT Editor. México, D. F. 188 p.
- Escorcia-Gutiérrez N., J. D. Molina-Galán, F. Castillo-González y J. A. Mejía-Contreras (2010) Rendimiento, heterosis y depresión endogámica de cruzas simples de maíz. *Revista Fitotecnia Mexicana* 33:271-279.
- FIRA, Fideicomisos Instituidos en Relación con la Agricultura (2015) Panorama Agroalimentario. Maíz 2015. Dirección de Investigación y Evaluación Económica y Sectorial. FIRA, Banco de México. Morelia, Michoacán. 36 p.
- García E. (1987) Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 90 p.
- Geiger N. H. and G. A. Gordillo (2009) Doubled haploids in hybrid maize breeding. *Maydica* 54:485-499.
- Griffing B. (1956) Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Sciences* 9:463-493, <https://doi.org/10.1071/bi9560463>
- Hallauer A. R., M. J. Carena and J. B. Miranda Filho (2010) Quantitative Genetics in Maize Breeding. Third edition. Springer Science. New York. 663 p, <http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4419-0766-0>
- Haro R. P. A., M. C. J. García y H. Reyes-Valdés (2007) Determinación materna del contenido de aceite en semillas de girasol. *Revista Fitotecnia Mexicana* 30:39-42.
- Kasha K. J. and M. Maluszynski (2003) Production of doubled haploids in crop plants. An introduction. *In: Doubled Haploid Production in Crop Plants*. A. Manual. M. Maluszynski, K. J. Kasha, B. P. Forster and I. Szarejko (eds.). Springer Science+Business Media. New York, NY, USA. pp:1-4.
- Martínez G. A. (1983) Diseño y Análisis de Experimentos de Cruzas Dialélicas. Colegio de Posgraduados. Segunda edición. Chapingo, Estado de México. 190 p.
- Melchinger A. E., W. Schipprack, H. Friedrich Utz and V. Mirdita (2014) *In vivo* haploid induction in maize: identification of haploid seeds by their oil content. *Crop Science* 54:1497-1504, <https://doi.org/10.2135/cropsci2013.12.0851>
- Narain P. (1995) Statistics and its applications to agriculture and genetics. *Indian Journal of Pure and Applied Mathematics* 26:521-529.
- Ortega-Corona A., R. Picón-Rico, R. E. Preciado-Ortiz, A. D. Terrón-Ibarra, M. J. Guerrero-Herrera, S. García-Lara and S. O. Serna-Saldivar (2015) Selection response for oil content and agronomic performance in four subtropical maize populations. *Maydica* 60:1-8.
- Preciado-Ortiz R. E., S. García-Lara, S. Ortiz-Islas, A. Ortega-Corona and S. O. Serna-Saldivar (2013) Response of recurrent selection on yield, kernel oil content and fatty acid composition of subtropical maize populations. *Field Crops Research* 142:27-35, <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.11.019>

- Prigge V., C. Sánchez, B. S. Dhillon, W. Schipprack, J. L. Arous, M. Bänziger and A. E. Melchinger (2011) Doubled haploids in tropical maize: I. Effects of inducers and source germplasm on *in vivo* haploid induction rates. *Crop Science* 51:1498-1506, <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci2010.10.0568>
- Ronayne F. P. A. (2000) Importancia de los ácidos grasos poliinsaturados en la alimentación lactante. *Archivos Argentinos de Pediatría* 98:231-238.
- Rosulj M., S. Trifunovic and I. Husic (2002) Nine cycles of mass selection for increasing oil content in two maize (*Zea mays* L.) synthetics. *Genetics and Molecular Biology* 25:449-461, <http://dx.doi.org/10.1590/S1415-47572002000400015>
- Umar U. U., S. G. Ado, D. A. Aba and S. M. Bugaje (2014) Combining ability, gene action and heterosis in maize (*Zea mays* L.) under drought stress. *International Journal of Agriculture Innovations and Research* 3:934-939.
- Weber E. J. (1991) Lipids of the kernel. In: Corn: Chemistry and Technology. S. A. Watson and P. E. Ramstadt (eds.). American Association of Cereal Chemists. St. Paul, Minnesota. pp:311-342.
- Zhang Y. and M. S. Kang (2003) DIALLEL-SAS: a program for Griffing's diallel methods. In: Handbook of Formulas and Software for Plant Geneticists and Breeders. M. S. Kang (ed.). The Haworth Press. Binghamton, New York. pp:1-19.
- Zhang Z., H. Pu, P. Liu, W. Deng, S. Yu, G. Chen and F. Jiang (2015) Advances in doubling methods of haploids by *in vivo* induction in maize. *Agricultural Biotechnology* 4:20-22.