

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

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

Carlos Gustavo Martínez-Rueda^{1*} y Cándido López-Castañeda¹

¹ Programa en Genética, Instituto de Recursos Genéticos y Productividad, Colegio de Postgraduados. Km 36.5 Carr. México-Texcoco, C.P. 56230 Montecillo, Edo de México. Domicilio actual: Facultad de Ciencias Agrícolas. Universidad Autónoma del Estado de México. Campus Universitario El Cerrillo, Piedras Blancas. Apartado postal No. 435, C.P. 50000. Toluca, Estado de México. Correo electrónico: cgmr@uaemex.mx

* Autor responsable

RESUMEN

Cuando se hace mejoramiento genético para incrementar la resistencia a condiciones limitantes de humedad, se debe decidir si la selección se hará de realizar en condiciones de estrés hídrico o en ambientes sin este tipo de restricciones. La efectividad de la selección indirecta dependerá de la expresión de los parámetros genéticos que determinan la respuesta a la selección y la correlación genética entre los rendimientos bajo condiciones ambientales contrastantes. Los objetivos del presente trabajo fueron comparar seis ambientes con diferente régimen de humedad sobre la expresión de la varianza genética y la heredabilidad del rendimiento de grano en dos grupos de líneas de trigo, seleccionadas en diferentes ambientes de humedad y predecir la eficiencia de la selección indirecta para mejorar el rendimiento de trigo en condiciones limitantes y no limitantes de humedad. Se evaluaron dos grupos de 25 líneas M_6 de trigo, seleccionadas de M_4 a M_6 en ambientes diferentes de humedad; los grupos de líneas fueron evaluados en ambientes de temporal (Montecillo y Tecamac, Edo. de México) y bajo condiciones de riego y sequía, en Montecillo, Méx. y Tlaltizapán, Mor. El ambiente de evaluación afectó directamente al rendimiento de grano de las líneas, observándose que al aumentar la intensidad del estrés hídrico se redujeron los rendimientos de los dos grupos de líneas y las estimaciones de la varianza genotípica y la heredabilidad. Las estimaciones de la eficiencia relativa de la selección indirecta sobre la selección directa indican que cuando la selección y evaluación se hacen en un mismo ambiente, ya sea favorable o desfavorable, se podrían obtener mayores ganancias en el rendimiento que a través de la selección indirecta en otros ambientes. La magnitud relativa de la heredabilidad en ambientes favorables y desfavorables no es un criterio suficiente para identificar ambientes óptimos de selección, debido a que las diferencias fenotípicas pueden tener signos opuestos en diferentes ambientes.

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

SUMMARY

In the breeding of plants for drought environments, it must be decided whether to select directly in the presence of water stress or indirectly in optimum environments. The relative effectiveness of

these two strategies depends upon the expectation of genetic parameters determining the selection response and genetic correlations between yield under stress and non-stress environments. The objective of this study was to compare six environments with different moisture regimes based on the estimation of genetic variance and heretability of grain yield, for two groups of 25 M_6 inbred lines of wheat in water stress and non-water stress environments. Both groups were tested in contrasting rainfed environments at Montecillo and Tecamac, Edo. de México and under drought and irrigated environments at Tlaltizapán, Morelos and Montecillo, Edo. de México. Grain yield and genetic variance and heretability estimates in both groups of lines were reduced as water stress increased. Estimates of relative expected indirect selection over direct selection indicated that selection and evaluation in the same environment would result in greater yields gains under water stress or non-water stress environments. The relative magnitude of heritability in stressed and non-stressed environments is not sufficient to choose the optimum environment for selection, due to the phenotypic differences that can be of opposite sign in different environments.

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

INTRODUCCIÓN

Un aspecto que se ha venido debatiendo con relación a las estrategias de mejoramiento genético para ambientes poco favorables es si la selección de progenies segregantes debe realizarse bajo condiciones óptimas y subsecuentemente evaluar el material avanzado en condiciones de estrés, o bien, llevar a cabo todo el proceso de selección y evaluación bajo condiciones limitantes específicas hacia las cuales se pretende generar nuevas variedades. Al respecto, algunos investigadores sostienen que el mejor ambiente de selección es el que proporciona a la planta las condiciones más adecuadas para expresar su potencial genético, bajo la premisa de que los mejores genotipos reducirán en menor grado su potencial de rendimiento con relación a otros cuando son evaluados en ambientes menos favorables

(Frey, 1964; Laing y Fischer, 1979). En contraposición, algunos otros han argumentado que cuando la selección y evaluación se conducen en ambientes poco favorables, los genotipos que expresan mayor rendimiento en estas condiciones, mantendrán su superioridad cuando son evaluados en ambientes menos restrictivos (Ceccarelli, 1989; Atlin y Frey, 1989). Por su parte, Moreno y Villaseñor (1993) proponen el método masal rotativo alternativo, en donde las diferentes generaciones segregantes se evalúan en ambientes distintos, tratando de someter a las generaciones tempranas (F_2 y F_3) a las condiciones de sequía más críticas y conforme se avanza a homocigosis, mejorar las condiciones de humedad en el suelo, con lo que se pueden obtener genotipos con mayor adaptabilidad.

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

La variación genotípica y la heredabilidad estimadas en ambientes favorables pueden tener escasa relevancia bajo condiciones de estrés ambiental, sobre todo, bajo la presencia de interacción genotipo x ambiente ($G \times A$), la cual se manifiesta en un comportamiento inconsistente entre los genotipos cuando son evaluados en ambientes contrastantes (Hohls, 2001). Esta inconsistencia puede ser causada por la respuesta diferencial de un mismo conjunto de genes a los cambios ambientales o por la expresión de diferentes conjuntos de genes en diferentes ambientes (Falconer, 1952; Robertson, 1959; Cockerham, 1963). De tal forma que cuando un mismo carácter se mide en dos ambientes,

las mediciones pueden ser consideradas para fines prácticos como dos caracteres genéticos separados (Falconer y Mackay, 1996) y por lo tanto resulta factible determinar si están o no correlacionados.

Una mayor heredabilidad *per se* en ambientes favorables no necesariamente debe considerarse como el único criterio para llevar a cabo la selección indirecta en ambientes de este tipo para incrementar el rendimiento en ambientes desfavorables (Atlin y Frey, 1990; Ceccarelli *et al.*, 1992). En su lugar, la correlación genotípica (r_g) entre el rendimiento en diferentes ambientes puede indicar de mejor manera, el probable impacto que puede tener la interacción $G \times A$ sobre la estrategia de un programa particular de fitomejoramiento (Ceccarelli, 1994, 1996).

Los objetivos del presente trabajo fueron comparar seis ambientes con diferente régimen de humedad sobre la expresión de la varianza genética y la heredabilidad del rendimiento de grano en dos grupos de líneas de trigo, seleccionadas en diferentes ambientes de humedad y predecir la eficiencia de la selección indirecta para mejorar el rendimiento de trigo en condiciones limitantes y no limitantes de humedad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material genético

El material genético utilizado en el presente trabajo se derivó de un compuesto balanceado M_2 , que se obtuvo por mutagénesis inducida mediante la aplicación de radiaciones Gamma ^{60}Co a semilla de la variedad de trigo Salamanca S-75. Este compuesto se sembró en un lote de selección bajo sequía durante el invierno de 1992-93 en Montecillo, Edo. de México y estuvo conformado por una población aproximada de 3500 plantas; este lote se denominó Montecillo Sequía y se mantuvo bajo condiciones limitantes de humedad edáfica, lo cual se logró mediante la aplicación de un riego a la siembra y un segundo riego a los 15 d después de la emergencia de las plántulas, con un régimen de lluvia de 59.8 mm. Al finalizar el ciclo de cultivo se seleccionaron en forma visual, con base a sus características agronómicas (espiras grandes, tallos erectos, escaso amacollamiento, tallos de mayor diámetro y plantas libres de enfermedades) a las mejores 65 plantas. En el verano de 1993, se estableció un lote de selección en Tecámac, Edo. de México, bajo condiciones de temporal (con una precipitación total de junio a octubre de 462 mm) denominado Tecámac Temporal, en donde se sembró la progenie de cada una de las plantas M_2 seleccionadas, en surcos individuales de 4 m de largo y 0.25 m de ancho, manteniéndose una población aproximada de 80 plantas por surco distanciadas a 5 cm. En este lote se seleccionaron en forma

visual a las mejores 719 plantas M_3 , utilizando los mismos criterios de selección del ciclo anterior. Durante el ciclo de invierno 1993-94 las progenies de las plantas M_3 se establecieron paralelamente en dos lotes de selección en Montecillo, Edo de México. Uno de los lotes, denominado Montecillo Sequía fue conducido bajo condiciones limitantes de humedad, lo cual se logró mediante el suministro de un riego a la siembra y otro en la emergencia de las plántulas, para posteriormente permanecer sin ningún riego (con una precipitación total de 57.3 mm). El segundo lote, denominado Montecillo Riego fue sembrado con las mismas progenies anexo al lote de sequía y recibió riegos periódicamente a intervalos de 14 d durante el ciclo de las plantas hasta la madurez fisiológica. Ambos lotes de selección tuvieron las mismas características del ciclo anterior y se aplicaron los mismos criterios de selección, obteniéndose las mejores 235 y 204 plantas M_4 del lote de sequía y riego respectivamente. Las progenies de las plantas M_4 seleccionadas bajo condiciones de sequía se llevaron a un lote de selección en el ciclo de verano 1994 en Tecámac, Edo. de México, bajo condiciones de temporal restringido (con una precipitación de junio a octubre de 430 mm, distribuidos muy irregularmente durante el ciclo de las plantas), mientras que las progenies de las plantas M_4 seleccionadas en el lote de riego se establecieron en un lote de selección en Montecillo, Edo. de México, bajo condiciones de temporal favorable (con una precipitación de junio a octubre de 470 mm, distribuidos regularmente durante el ciclo de las plantas). En ambas localidades, los lotes y procedimientos de selección tuvieron las mismas características de los dos ciclos anteriores. Finalmente, en el ciclo de invierno de 1994-95, se estableció en Montecillo, Edo. de México un lote de selección bajo condiciones de sequía y otro bajo condiciones de riego, en donde se evaluaron respectivamente las mejores progenies de las plantas M_5 seleccionadas en Tecámac y en Montecillo en este último ciclo de selección, se cosecharon en forma masiva a las mejores progenies M_6 de cada uno de los lotes de selección.

En la Figura 1 se presenta el esquema que resume el proceso de selección antes descrito. Para fines de evaluación, la semilla de 25 líneas M_6 de cada grupo se multiplicó, sin realizar ningún tipo de selección bajo condiciones de riego en Montecillo, en el ciclo invierno 2000-2001, identificándose al grupo de líneas seleccionadas bajo condiciones limitantes de humedad (temporal restringido o sequía) como LSCLH y al grupo de líneas seleccionadas a partir de M_4 bajo condiciones no limitantes de humedad (temporal favorable o riego) como LSCNLH (Figura 1).

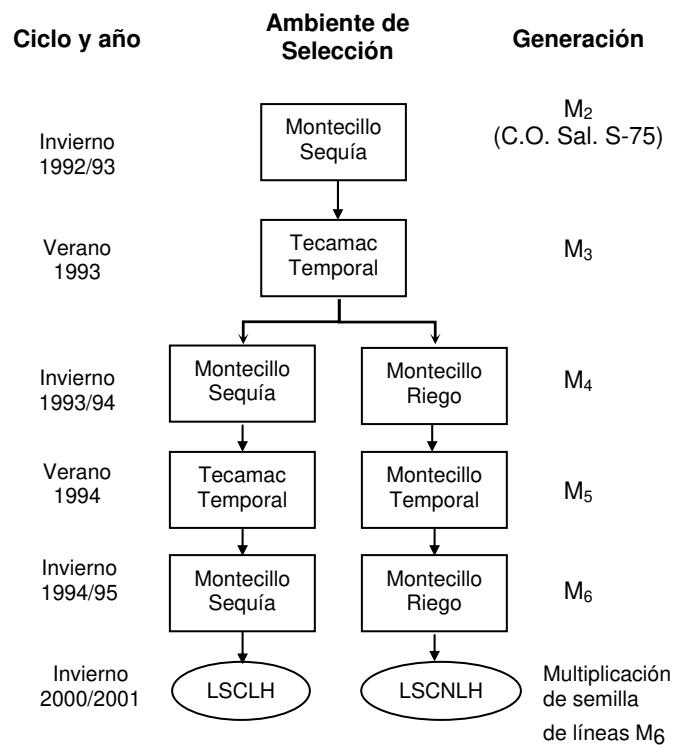


Figura 1. Metodología utilizada para la obtención de líneas M_6 de trigo seleccionadas bajo condiciones limitantes de humedad (LSCLH) y bajo condiciones no limitantes de humedad (LSCNLH), a partir de un compuesto original (C.O.) obtenido por mutagénesis inducida con radiaciones Gamma ^{60}Co en la variedad Salamanca S-75 (Sal. S-75).

Ambientes de evaluación y diseño experimental

La evaluación del material genético se llevó a cabo bajo condiciones de temporal durante el ciclo de verano 2001 en Montecillo (MT) y Tecamac (TEC), Edo. de México, y durante el ciclo invierno 2001-2002 bajo condiciones de riego y sequía en Tlatizapán, Morelos (TLR, TLS) y en Montecillo, Edo. de México (MR, MS). En el Cuadro 1 se describen algunas de las principales características de las localidades en donde se condujeron los ensayos de campo. Las 25 líneas M_6 de los dos grupos fueron evaluadas bajo un diseño experimental de bloques completos al azar con dos repeticiones. La unidad experimental se constituyó por dos surcos de 4 m de longitud distanciados 0.25 m en los ambientes MT y TEC; dos hileras distanciadas 0.25 m sobre camellones de siembra de 2 m de longitud y 0.75 m de ancho en TLR y TLS; y cuatro surcos de 5 m de longitud distanciados 0.25 m en MR y MS. La siembra se hizo en forma manual en todos los experimentos, utilizando una densidad de siembra de 100 kg ha^{-1} ; los experimentos MT y TEC se sembraron los días 20 y 23 de junio de 2001, en condiciones favorables de humedad edáfica; los experimentos TLR y TLS se sembraron el 6 de noviembre de 2001 en lotes separados, con la aplicación de un riego por aspersión el 7 de noviembre; el lote en el que se evaluó la respuesta de las plantas a la sequía (TLS) no

recibió ningún riego posterior, mientras que en el que se evaluó la respuesta a condiciones favorables de humedad edáfica (TLR) recibió ocho riegos por aspersión aplicados cada 14-15 d hasta que las plantas alcanzaron la etapa de madurez fisiológica. Los experimentos MR y MS se sembraron en lotes separados el 7 de diciembre de 2001; en los dos lotes se aplicaron dos riegos por aspersión el 10 y 27 de diciembre de 2001; en el lote de sequía (MS) el riego se suspendió completamente hasta que las plantas alcanzaron la madurez fisiológica, mientras que en el lote de riego (MR) se aplicaron siete riegos por gravedad (a capacidad de campo del suelo) a intervalos de 14 d hasta que las plantas llegaron a madurez fisiológica, sin embargo, durante los meses de abril y mayo se presentaron lluvias inesperadas (97 mm) que impidieron observar en toda su magnitud el efecto del déficit de humedad edáfica inducido en el lote de sequía. En todos los experimentos se utilizó una dosis de fertilización de 80-40-00, aplicando la mitad del Nitrógeno y la totalidad del Fósforo al momento de la siembra, y la otra mitad del Nitrógeno durante la etapa de amacollamiento (30 días después de la siembra). El control de malezas se hizo en forma manual y mediante la aplicación combinada de los herbicidas Bromoxinil y Tiameturón-Metilo, con dosis de 2 L ha⁻¹ y 25 g ha⁻¹, respectivamente.

Variables de estudio y análisis estadístico

Se determinó el rendimiento de grano en cada parcela experimental (RG), en g m⁻². Con los datos obtenidos de los seis ambientes de evaluación, se realizaron los análisis de varianza combinados e individuales para cada ambiente y para cada grupo de líneas, considerando a los ambientes y a las líneas dentro de grupos como efectos aleatorios. Para estudiar el efecto del ambiente sobre la varianza genética (σ^2_g) y la heredabilidad (h^2) del rendimiento, se estimaron los componentes de varianza de cada grupo de líneas a través de las funciones lineales apropiadas de las esperanzas de los cuadrados medios y productos cruzados medios obtenidos en los análisis de varianza y covarianza individuales y combinados, utilizando los procedimientos descritos por Hallauer y Miranda (1988). La heredabilidad (h^2) del rendimiento de grano por parcela fue estimada para cada uno de los ambientes y grupos de líneas como:

$$h^2 = \sigma^2_g / (\sigma^2_g + \sigma^2_e)$$

donde σ^2_g = varianza genética entre las líneas M₆ suponiendo ausencia de efectos de dominancia y σ^2_e = varianza del error. La h^2 del rendimiento de cada grupo de líneas se estimó de la siguiente manera:

$$h^2 = \sigma^2_g / (\sigma^2_g + \sigma^2_i + \sigma^2_e)$$

donde σ^2_i = varianza de la interacción de líneas x ambientes. Los errores estándares para σ^2_g y h^2 se estimaron con los procedimientos descritos por Hallauer y Miranda (1988).

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

$$r_g = \sigma_{gij} / (\sigma^2_{gi} \sigma^2_{gj})^{1/2}$$

donde σ_{gij} = covarianza genética entre los rendimientos de las líneas M₆ en los ambientes i y j ; σ^2_{gi} σ^2_{gj} = varianzas genéticas de los rendimientos de las líneas en los ambientes i y j , respectivamente. La eficiencia relativa de la respuesta esperada a la selección indirecta (CR_y) sobre la respuesta esperada a la selección directa (R_y) se calculó para todos los pares posibles de los seis ambientes en cada grupo de líneas, de acuerdo con Falconer y Mackay (1996):

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

donde, r_{gxy} es el coeficiente de correlación genotípica entre los rendimientos de las líneas M₆ medidos en el ambiente considerado como criterio de selección indirecta x y el ambiente de evaluación y y h_x y h_y son la raíz cuadrada de la heredabilidad medida en los dos ambientes x y y , respectivamente.

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

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los análisis de varianza para el rendimiento de grano en los dos grupos de líneas (LSCLH y LSCNLH) indicaron la existencia de efectos altamente significativos ($P < 0.001$) para los ambientes, entre las líneas dentro de cada grupo y para la interacción ambientes x líneas (Cuadro 2). Las diferencias observadas en el rendimiento de grano (RG) entre los ambientes fueron resultado de las diferentes condiciones que existieron entre las localidades con relación a factores edáficos, climáticos y los niveles de humedad edáfica utilizados (riego-sequía). Los ambientes

Cuadro 1. Características generales de las localidades en donde se condujeron las evaluaciones genotípicas.

Ciclo	Localidad	Sistema de producción	Símbología	Ubicación geográfica	Altitud (msnm)	Fecha de siembra	Fecha de antesis	Temperatura (°C) [†]			PP [‡] (mm)
								Máxima	Mínima	Media	
Verano 2001	Montecillo, México	Temporal	MT	19° 29'N, 98° 53'W	2 245	20/06/01	19/08/01	28.7	8.3	18.6	320
Verano 2001	Tecamac, México	Temporal	TEC	19° 35'N, 98° 56'W	2 260	23/06/01	21/08/01	24.2	7.6	15.9	370 [†]
Invierno 2001-02	Tlaltizapán, Morelos	Riego Sequía	TLR TLS	19° 29'N, 97° 12'W	940 940	06/11/01 06/11/01	09/01/02 03/01/02	31.7 31.7	11.2 11.2	21.4 21.4	24 24
Invierno 2001-02	Montecillo, México	Riego Sequía	MR MS	19° 29'N, 98° 53'W	2 245 2 245	07/12/01 07/12/01	16/03/02 11/03/02	29.9 29.9	1.61 1.61	16.2 16.2	97 97

[†]Temperaturas promediadas durante la estación de crecimiento del cultivo.[‡]Precipitación acumulada durante la estación de crecimiento.

*Durante las dos últimas semanas del mes de agosto del 2001 se presentó un periodo de escasez de lluvia que coincidió con la etapa de antesis.

de mayor potencial productivo se concentraron en la localidad de Montecillo, Edo. de México, donde los rendimientos bajo condiciones de temporal (MT), riego (MR) o sequía (MS) fueron significativamente superiores a los obtenidos bajo condiciones de temporal en Tecámac, Edo. de México, (TEC) y en Tlaltizapán, Morelos, bajo condiciones de riego (TLR) o sequía (TLS) (Cuadro 3). Durante el ciclo verano 2001, se presentó en TEC un periodo de sequía que coincidió con la etapa de antesis, lo que resultó en rendimientos significativamente inferiores a los obtenidos en MT, a pesar de que en este último, la precipitación acumulada fue ligeramente inferior a la registrada en TEC (Cuadro 1). En el ciclo de invierno 2001-2002, en Tlaltizapán, Morelos, el RG de los dos grupos de líneas bajo condiciones de sequía (TLS) se redujo 70% en relación con el ambiente de riego (TLR), mientras que en Montecillo, Edo. de México, la reducción en el rendimiento del ambiente de sequía (MS) con relación al de riego (MR) fue del 16% (Cuadro 3). Esta discrepancia entre localidades se debió a que en Tlaltizapán, Morelos, la escasez de humedad en el suelo y las temperaturas elevadas que prevalecieron durante la mayor parte del ciclo, afectaron severamente al crecimiento y desarrollo de las plantas, mientras que en Montecillo se presentó un periodo de lluvias (97mm) durante la etapa de llenado de grano en los meses de abril y mayo, que permitió a las plantas expresar un potencial de rendimiento mayor a lo esperado (Cuadro 1).

Cuadro 2. Análisis de varianza combinado para el rendimiento de grano en dos grupos de 25 líneas M₆ de trigo seleccionadas bajo condiciones limitantes (LSCLH) y no limitantes de humedad edáfica (LSCNLH), evaluadas en seis ambientes contrastantes.

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

*** = Significativo al 0.001; CV = Coeficiente de variación.

La magnitud de la varianza genética (σ_g^2) del RG de las líneas varió entre los ambientes y entre los grupos de líneas dentro de un mismo ambiente; la mayor estimación de este parámetro se presentó en los ambientes con mayor potencial productivo (MT, MR y MS), existiendo una correlación positiva y significativa entre la media del rendimiento y la varianza genética de los ambientes en ambos grupos de líneas; $r=0.87^*$ para LSCLH y $r=0.96^{**}$ para LSCNLH (Figura 2a). Sin embargo, los dos grupos de líneas mostraron un comportamiento diferencial a los ambientes de evaluación, ya que las estimaciones de la σ_g^2 en el grupo LSCLH fueron mayores a las de LSCNLH en los ambientes de mayor potencial productivo, mientras que en algunos ambientes de baja productividad como fueron TEC y TLR sucedió lo contrario. La variación significativa detectada para el RG dentro de cada grupo de líneas a través de los ambientes se puede atribuir a la irradiación a que fue sometida la semilla de la variedad original. Como el rendimiento de grano es un carácter cuantitativo que depende de una gran cantidad de genes con efectos menores, la variación observada entre las líneas de los dos grupos, debió de provenir de micromutaciones o mutaciones pequeñas (Cervantes y Cervantes, 1996) que se fueron fijando conforme se avanzó en el proceso de selección, para lograr un mayor grado de diferenciación entre las líneas en la generación M₆, cuando el nivel homocigosis en las líneas fue más alto.

A consecuencia del incremento en la varianza fenotípica causado por la presencia de interacción GxA, la heredabilidad del rendimiento de grano (h^2) estimada a partir de los análisis conjuntos fue baja en ambos grupos de líneas (0.23 para LSCLH y 0.20 para LSCNLH). La estimación de este parámetro varió considerablemente entre ambientes

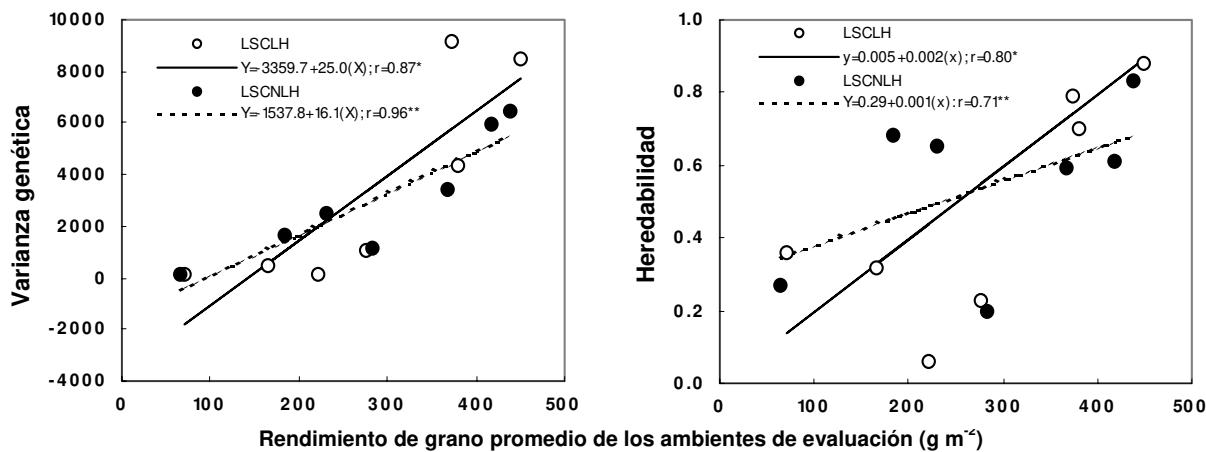


Figura 2. Relación entre el rendimiento de grano promedio con la varianza genética (a) y la heredabilidad (b) del rendimiento de grano de dos grupos de líneas de trigo evaluadas en seis ambientes.

y entre grupos de líneas. En el grupo LSCLH la h^2 osciló entre 0.06 y 0.88, y estuvo correlacionada positiva y significativamente con la media del RG de los ambientes ($r=0.80^*$), mientras que para LSCNLH, la h^2 presentó valores de 0.27 a 0.83, pero no estuvo correlacionada con la media del RG de manera significativa ($r=0.71$) (Figura 2b). Las mayores estimaciones de h^2 se observaron, para los dos grupos de líneas, en el ambiente de mayor producción (MR), mientras que los valores más bajos de h^2 , no necesariamente se obtuvieron en los ambientes de menor rendimiento, sobre todo en el grupo LSCNLH (Cuadro 3). Estos resultados indican que para el presente estudio, el uso de la heredabilidad como criterio para identificar al mejor ambiente de selección puede tener ciertas limitaciones, ya que conforme se redujo el nivel de productividad de los ambientes, el comportamiento de la h^2 varió considerablemente de un grupo de líneas a otro. El incremento observado en la σ_g^2 y la h^2 conforme aumentó la media de rendimiento de los ambientes es consistente con los resultados obtenidos en otros trabajos reportados en avena (Atlin y Frey, 1990), trigo (Ud-Din, 1992), sorgo (Zavalá-García *et al.*, 1992) y cebada (Sinebo *et al.*, 2002). En contraste, Ceccarelli (1989) a partir de la información recaudada en diferentes ensayos y tipos de ambientes, no encontró una relación estrecha entre la h^2 y la intensidad de estrés ambiental y señaló que la magnitud de la heredabilidad varía más en función de la variabilidad genética del material incluido en un determinado ensayo y de la naturaleza adaptativa de los genotipos, que en función del ambiente.

Algunos investigadores (Allen *et al.*, 1978; Hamblin, *et al.*, 1980; Falconer y Mackay, 1996) han descrito el uso de métodos alternativos para identificar al mejor ambiente de selección basados en la correlación genética entre el ambiente de selección y el ambiente hacia el que se pretende introducir nuevas variedades. Por su parte, Dhillon (2001) utilizó las correlaciones genotípicas entre los rendimientos de los ambientes de evaluación y la media general de rendimiento a través de todos los ambientes para encontrar ambientes óptimos de selección. Basados en estos criterios, la mayoría de los ambientes considerados en el presente estudio podrían ser utilizados con fines de selección, excepto TLR para el grupo LSCLH y TLS para el grupo LSCNLH, ya que en dichos ambientes y grupos, los valores estimados de h^2 y σ_g^2 fueron los de menor magnitud, y los coeficientes de correlación genotípica (r_g) del rendimiento de las líneas con sus respectivas medias generales, obtenidas a través de los seis ambientes no resultaron significativos (Cuadro 3).

Otro criterio que puede ser utilizado para identificar al mejor ambiente de selección es basado en la respuesta esperada a la selección indirecta, la cual incorpora la heredabilidad y las correlaciones genotípicas entre los rendimientos de dos ambientes. De acuerdo con los resultados que se presentan en el Cuadro 4, la ganancia esperada a la selección directa en cada ambiente de evaluación fue mayor que la ganancia esperada a través de la selección indirecta en los otros ambientes, tal y como lo indican los valores de la eficiencia relativa, los cuales, en la mayoría de

Cuadro 3. Rendimiento de grano promedio, varianza genética (σ_g^2), heredabilidad (h^2) y correlaciones genotípicas (r_g) entre el rendimiento de cada ambiente y la media de los seis ambientes de evaluación en dos grupos de líneas M_6 de trigo seleccionadas bajo condiciones limitantes (LSCLH) y no limitantes de humedad edáfica (LSCNLH).

Grupo y Ambiente	Rendimiento de grano (g m ⁻²)	σ_g^2	h^2	r_g
LSCLH				
MT	373	9186 ± 2046	0.79 ± 0.16	0.71**
TEC	166	431 ± 176	0.32 ± 0.15	0.83**
TLR	222	120 ± 202	0.06 ± 0.15	0.35
TLS	71	168 ± 63	0.36 ± 0.10	0.46*
MR	450	8459 ± 1777	0.88 ± 0.11	0.76**
MS	380	4321 ± 1032	0.70 ± 0.16	0.85**
Media	277	1027 ± 451	0.23 ± 0.09	
DMS(0.05)	9			
LSCNLH				
MT	418	5941 ± 1543	0.61 ± 0.12	0.83**
TEC	183	1615 ± 390	0.68 ± 0.12	0.64**
TLR	230	2514 ± 627	0.65 ± 0.02	0.48*
TLS	65	93 ± 43	0.27 ± 0.13	0.03
MR	438	6447 ± 1391	0.83 ± 0.08	0.79**
MS	367	3422 ± 900	0.59 ± 0.15	0.88**
Media	283	1137 ± 459	0.20 ± 0.09	
DMS(0.05)	13			

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

Cuadro 4. Eficiencias relativas de la respuesta esperada a la selección indirecta sobre la respuesta esperada a la selección directa de dos grupos de 25 líneas M_6 de trigo, al utilizar como criterio de selección indirecta a los rendimientos obtenidos en seis ambientes y a la media general.

Criterio de selección	Eficiencias relativas en los ambientes de evaluación [†]						
indirecta	MT	TEC	TLR	TLS	MR	MS	Media

MT	100 [‡] (100) [§]	113 (48)	62 (39)	36 (23)	13 (40)	45 (62)	142 (146)
TEC	46 (53)	100 (100)	1 (38)	64 (64)	20 (24)	47 (43)	106 (117)
TLR	5 (42)	0 (36)	100 (100)	6 (41)	2 (4)	5 (17)	19 (87)
TLS	16 (10)	71 (25)	34 (17)	100 (100)	19 (-15)	34 (-26)	62 (3)
MR	14 (54)	54 (30)	29 (5)	47 (-47)	100 (100)	79 (114)	160 (162)
MS	40 (60)	102 (37)	63 (15)	65 (-57)	63 (81)	100 (100)	159 (152)
Media general	36 (48)	66 (35)	64 (27)	35 (3)	36 (39)	45 (51)	100 (100)

MT=Montecillo Temporal; TEC=Tecamac Temporal; TLR=Tlatizapán Riego; TLS=Tlatizapán Sequía; MR=MontecilloRiego; MS=Montecillo Sequía

[†]Eficiencia relativa = (respuesta esperada a la selección indirecta/respuesta esperada a la selección directa) x 100.

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

[§]Los valores entre paréntesis corresponden al grupo LSCNLH.

Cuadro 5. Número de líneas en común entre las cinco líneas de mejor comportamiento identificadas en los ambientes de alto rendimiento (MR), rendimiento intermedio (TEC) y bajo rendimiento (TLS), y las cinco líneas de mejor comportamiento identificadas en cada uno de los seis ambientes en dos grupos de 25 líneas M_6 de trigo.

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

MT=Montecillo Temporal; TEC=Tecamac Temporal; TLR=Tlatizapán Riego; TLS=Tlatizapán Sequía; MR=MontecilloRiego; MS=Montecillo Sequía.

los casos fueron menores de 100. Los peores ambientes para ser utilizados en la selección indirecta en ambos grupos de líneas fueron TLR y TLS, ya que ambos mostraron las eficiencias relativas más bajas. Del mismo modo, la media del rendimiento a través de los seis ambientes (Media general), utilizada como criterio de selección indirecta en cada uno de los seis ambientes mostró una baja eficien-

cia relativa; sus valores fluctuaron entre 35 y 66% para LSCLH y entre 3 y 51% para LSCNLH. En los dos grupos de líneas y para la mayoría de los ambientes, la ganancia esperada a la selección mediante el uso de cualquier ambiente para mejorar el comportamiento de la media general fue casi igual o mayor que la selección directa. Sin embargo, en aquellos ambientes en donde la h^2 fue baja

(≤0.27) y la correlación con la media general no fue significativa (TLR y TLS), la selección indirecta mostró eficiencias inferiores a la selección directa sobre la media general de los ambientes (Cuadro 3). Resultados similares fueron obtenidos por Zavala-García *et al.*, (1992), quienes al evaluar dos poblaciones de líneas S₁ de sorgo a través de cuatro localidades contrastantes durante dos años, encontraron que la ganancia esperada a la selección indirecta en los ambientes individuales fue mayor a la ganancia esperada a la selección directa sobre la media general, y que por el contrario, el uso de la media general no fue un buen criterio de selección indirecta para cualquiera de los ambientes.

En ambos grupos de líneas se identificaron a las cinco líneas de mayor rendimiento en el ambiente de mayor productividad (MR), en el de temporal restringido (TEC) y en el de sequía extrema (TLS) y se determinó el número de líneas que coincidieron dentro de las cinco líneas de mayor rendimiento usando como criterios de selección indirecta a los seis ambientes y la media general (Cuadro 5). El número de líneas en común reflejó los resultados de la ganancia esperada a partir de la selección indirecta, puesto que ningún ambiente de manera individual permitió identificar a la mayor proporción de las mejores cinco líneas en los tres tipos de ambientes considerados, observándose que TLR y TLS fueron los ambientes que presentaron el menor número de líneas en común en ambos grupos de líneas. Sin embargo, la media general permitió identificar un mayor número de líneas en común, excepto en el ambiente de sequía extrema (TLS).

Una vez identificadas a las mejores cinco líneas dentro de cada grupo y en cada uno de los ambientes, se obtuvo la media de esas mismas líneas (X_s) para los ambientes restantes y se calculó el diferencial de selección (S) como la diferencia entre X_s y a la media de las líneas sin haber sido seleccionadas (X₀). En el Cuadro 6 se presentan los valores de X_s, X₀ y S, usando como ambientes de evaluación y criterio selección indirecta a tres de los ambientes más contrastantes (MR, TEC y TLS). Al utilizar como ejemplo a los ambientes más extremos (MR y TLS), en el Cuadro 6 se aprecia que si la selección se hubiera realizado en MR, en donde se presentaron las mejores condiciones ambientales y las mayores estimaciones de h^2 (0.88 y 0.83), entonces el diferencial de selección (S) sería negativo (-4 y -2) para ambos grupos de líneas en el ambiente de sequía extrema (TLS). Del mismo modo, si la selección se hubiera practicado en TLS, en donde las condiciones ambientales fueron las menos favorables y se presentaron los valores más bajos de h^2 (0.36 y 0.27), y la evaluación se hubiera hecho en MR entonces el diferencial de selección sería muy bajo (S=7) en el grupo LSCLH y negativo (S=-25) en el grupo LSCNLH. Por otra parte, si tanto la evaluación como la selección se hubieran hecho en el mismo ambiente, entonces los valores de S serían mucho mayores (137 y 112) para el ambiente más favorable (MR), y menores pero con signo positivo (24 y 3) en el ambiente más desfavorable (TLS). Los resultados anteriores permiten afirmar que no es la magnitud relativa de la heredabilidad la que determina el ambiente óptimo de selección, si no el grado en que se mantienen las diferencias observadas entre genotipos en un ambiente dado, cuando esos mismos genotipos son comparados en un ambiente diferente.

Cuadro 6. Medias del rendimiento de grano ($g m^{-2}$) de las mejores cinco líneas seleccionadas en tres ambientes al usar como criterio de selección indirecta (X_s), a la media del rendimiento de las líneas sin aplicar selección (X_0) y al diferencial de selección en $g m^{-2}$ ($S = X_s - X_0$), para dos grupos de 25 líneas M₆ de trigo.

Ambiente de selección indirecta	Ambientes de evaluación					
	MR	TEC	TLS	MR	TEC	TLS
LSCLH						
MR	X _s = 587 X ₀ = 450 S= 137	X _s = 178 X ₀ = 166 S= 12	X _s = 67 X ₀ = 71 S= -4	X _s = 551 X ₀ = 439 S= 112	X _s = 199 X ₀ = 184 S= 15	X _s = 63 X ₀ = 65 S= -2
TEC	X _s = 499 X ₀ = 450 S= 49	X _s = 213 X ₀ = 166 S= 47	X _s = 87 X ₀ = 71 S= 16	X _s = 458 X ₀ = 439 S= 19	X _s = 235 X ₀ = 184 S= 51	X _s = 66 X ₀ = 65 S= 1
TLS	X _s = 457 X ₀ = 450 S= 7	X _s = 187 X ₀ = 166 S= 21	X _s = 95 X ₀ = 71 S= 24	X _s = 414 X ₀ = 439 S= -25	X _s = 189 X ₀ = 184 S= 5	X _s = 68 X ₀ = 65 S= 3
LSCNLH						

MT=Montecillo Temporal; TEC=Tecamac Temporal; TLR=Tlatizapán Riego; TLS=Tlatizapán Sequía; MR=Montecillo Riego; MS=Montecillo Sequía

CONCLUSIONES

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

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo de investigación forma parte del Proyecto de Investigación con clave: 34476-B financiado por el CONACYT.

Se agradece al Dr. Matthew P. Reynolds las facilidades otorgadas en la conducción de los experimentos establecidos en la Estación Experimental del CIMMYT en Tlaltizapán, Morelos.

BIBLIOGRAFÍA

Allen F L, R E Comstock, D C Rasmusson (1978) Optimal environments for yield testing. *Crop Sci.* 18:747-751.

Atlin G N, K J Frey (1989) Predicting the relative effectiveness of direct versus indirect selection for oat yield in three types of stress environments. *Euphytica* 44:137-142.

Atlin G N, K J Frey (1990) Selecting oat lines for yield in low-productivity environments. *Euphytica* 44:137-142.

Ceccarelli S (1989) Wide adaptation?: How wide. *Euphytica* 40:197-205.

Ceccarelli S (1994) Specific adaptation and breeding for marginal conditions. *Euphytica* 77:205-219.

Ceccarelli S (1996) Adaptation to low/high input conditions. *Euphytica* 92:203-214.

Ceccarelli S, S Grandó, J Hamblin (1992) Relationship between grain yield measured in low- and high-yielding environments. *Euphytica* 64:49-58.

Cervantes S T y C T Cervantes M (1996) Selección de líneas de trigo de alto rendimiento a partir de compuestos irradiados. *Agrociencia* 30:509-514.

Cockerham C C (1963) Estimation of genetic variance components. In: *Statistical Genetics and Plant Breeding*, W D Hanson, H F Robinson (eds). National Academy of Sciences, National Research Council. U.S.A. pp:53-94.

Dhillon B S (2001) Identification of environments suitable for conducting selection. *Indian J. Gen* 61:1-6.

Falconer D S (1952) The problem of environment and selection. *American Nature* 86:293-298.

Falconer D S, T F C Mackay (1996) *Introduction to Quantitative Genetics*, 4th Ed. Longman, Harlow. London. pp:312-334.

Frey K J (1964) Adaptation reaction of oats strains selected under stress and non-stress environmental conditions. *Crop Sci.* 29:1561-1562.

Hallauer A R, J B Miranda (1988) *Quantitative Genetics in Maize Breeding*, 2nd Ed. Iowa State University Press. Ames, Iowa. pp: 89-91.

Hamblin J, H M Fisher, H I Ridings (1980) The choice of locality for plant breeding when selecting for high yield and general adaptation. *Euphytica* 29:161-168.

Hildebrand (1990) Modified stability analysis and on-farm research to breed specific adaptability for ecological diversity. In: *Genotype-by-Environment Interaction and Plant Breeding*, M Kang (ed), , Louisiana Agric. Expt Stn., Baton Rouge, U.S.A. pp:169-180.

Hohls T (2001) Conditions under which selection for mean productivity, tolerance to environmental stress, or stability should be used to improve yield across a range of contrasting environments. *Euphytica* 120:35-245.

Laing D R, R A Fischer (1979) Adaptation of semidwarf wheat cultivars to rainfed conditions. *Euphytica* 26:129-139.

Moreno G R, H E Villaseñor M (1993) Trigo de temporal. In: *Producción y Genotecnia de Plantas Autógamas*. Marquez S. (ed). México AGT Editor. pp.195-209.

Robertson A (1959) The sampling variance of the genetic correlation coefficient. *Biometrics* 15:469-485.

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

SAS Institute (1990) *SAS/STAT User's Guide*, Versión 6.12 4th Ed. SAS Institute, Inc. Cary NC, USA. 479 p.

Simmonds N W (1991) Selection for local adaptation in a plant breeding programme. *Theor. Appl. Gen.* 82: 363-367.

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

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

Zavala-García F, P J Bramel-Cox, J D Eastin, M D Witt, D J Andrews (1992) Increasing the efficiency of crop selection for unpredictable environments. *Crop Sci.* 32:51-57.