

EFFECTOS GENÉTICOS EN CRUZAS DIRECTAS Y RECÍPROCAS FORMADAS A PARTIR DE LÍNEAS DE DOS GRUPOS GERMOPLÁSMICOS DE MAÍZ

GENETIC EFFECTS OF DIRECT AND RECIPROCAL CROSSES OBTAINED FROM TWO GERMOPLASM GROUP LINES IN MAIZE

Daniel Sámano Garduño¹, Froylán Rincón Sánchez^{2*}, Norma A. Ruiz Torres³, José Espinoza Velázquez⁴ y Humberto De León Castillo¹

¹ Instituto Mexicano del Maíz, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN). 25315, Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. ² Departamento de Fitomejoramiento, UAAAN. ³ Centro de Capacitación y Desarrollo de Tecnología de Semillas, UAAAN.

*Autor para correspondencia (frincon@uaaan.mx)

RESUMEN

En este trabajo se analizó la expresión fenotípica y genotípica de 90 cruzas simples directas (A x B) de maíz (*Zea mays* L.) formadas por el apareamiento de 10 líneas del Grupo Enano (A) con nueve líneas normales (B) QPM (Quality Protein Maize), más las 90 cruzas recíprocas (B x A). Las cruzas se evaluaron en tres ambientes contrastantes en 2004. Se utilizó el promedio de altura de planta (cm) y rendimiento de mazorca (t ha⁻¹) a través de localidades para analizar la expresión de las cruzas, y estimar la aptitud combinatoria de líneas y cruzas en las combinaciones A x B y B x A. Se encontraron diferencias ($P \leq 0.01$) entre cruzas, así como en los componentes de los grupos A x B y B x A, en las líneas, probadores y la interacción líneas x probador dentro de cada grupo, para las dos variables en estudio, así como en el contraste entre los grupos A x B vs. B x A. Esto indica la variabilidad de las líneas en cada grupo, la importancia de su interacción y la diferencia entre los efectos directos y recíprocos en cruzas. La expresión de las cruzas entre líneas de los dos grupos germoplásmicos estuvo determinada por efectos aditivos de las líneas QPM, principalmente con 70.2 y 61.5 % de la variación en altura de planta y rendimiento de mazorca, respectivamente. Al combinar líneas entre estos dos grupos germoplásmicos no emparentados genéticamente, cambió el orden de participación de los progenitores y determinó diferencias en la expresión fenotípica, y en la estimación de los efectos genéticos de las líneas y sus cruzas. El orden de cruzamiento modificó los valores estimados de aptitud combinatoria general en el Grupo Enano y los efectos no-aditivos de los dos grupos de líneas, ya que en la aptitud combinatoria específica se obtuvieron correlaciones del orden de $r_s = 0.184$ y $r_s = 0.252^*$ para altura de planta y rendimiento de mazorca.

Palabras clave: *Zea mays*, aptitud combinatoria, efectos recíprocos.

SUMMARY

The phenotypic and genotypic expression of 90 single maize (*Zea mays* L.) crosses (A x B) obtained by crossing 10 lines from the dwarf group (A) with nine QPM normal lines (B), plus the 90 reciprocal crosses (B x A), were analyzed in this work. Crosses were

evaluated in three contrasting environments in 2004. The average performance across locations was used to analyze the crosses expression, and to estimate the combining ability of lines and crosses on the A x B and B x A combinations for plant height (cm) and ear yield (t ha⁻¹). Significant differences ($P \leq 0.01$) among crosses were found, as well as in their group components A x B and B x A in lines, testers and the line by tester interaction within each group for the two traits analyzed, including the groups A x B vs. B x A contrast. Results indicated variability within each group, the meaning of their interaction, and the difference between the direct and reciprocal effects of crosses. The crosses expression between lines from the two germplasm groups were determined by additive effects, mainly in the QPM lines with 70.2 and 61.5 % of the explained variation for plant height and ear yield, respectively. In the combination of lines among genetically unrelated germplasm groups, a modification in the participation order of parental lines determines the differences in the phenotypic expression, and in the estimation of lines and crosses genetic effects. The values of the general combining ability estimates were modified by the crossing order in the dwarf group, and the non-additive effects of the lines from the two groups, as correlations of $r_s = 0.184$ and $r_s = 0.252^*$ were obtained for plant height and ear yield.

Index words: *Zea mays*, combining ability, reciprocal effects.

INTRODUCCIÓN

Los programas de mejoramiento genético dedicados a la formación de híbridos y variedades comerciales de maíz (*Zea mays* L.), requieren generar nuevas líneas con alto potencial de rendimiento, buen comportamiento agronómico y excelente aptitud combinatoria; las líneas que reúnen tales características han demostrado resultados satisfactorios en combinaciones híbridas (Fan *et al.*, 2003). Asimismo, se pueden utilizar líneas de diferente origen genético para maximizar la respuesta heterótica y formar patrones heteróticos sobresalientes que simplifiquen la

formación de híbridos y variedades sintéticas de maíz (Bernardo, 2001; Hoxha *et al.*, 2004; Li *et al.*, 2004). La aptitud combinatoria de líneas endogámicas de maíz puede calcularse a través de cruzas de prueba con probadores divergentes, cuyo comportamiento permita estimar la distancia genética entre ellas, así como clasificarlas en grupos heteróticos (Soengas *et al.*, 2003).

La evaluación y selección de líneas es la etapa de mayor relevancia en el proceso de mejoramiento, ya que además de identificar las mejores líneas permite encontrar la mejor combinación híbrida para explotar la heterosis. También es importante que las líneas e híbridos se evalúen en diferentes localidades para seleccionar los genotipos con mayor estabilidad (Coutiño y Vidal, 2003).

Tradicionalmente, en los estudios de cruzas de maíz se hace énfasis sólo en la aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE), y se ignoran los efectos recíprocos y maternos. Al respecto, Corey *et al.* (1976), Kang *et al.* (1999), Dhliwayo *et al.* (2005) y Haro *et al.* (2007) encontraron diferencias en la expresión fenotípica de cruzas en cultivos como maíz, girasol (*Helianthus annuus*) y *Arabidopsis thaliana*, en características como acame de tallo, resistencia a plagas, rendimiento de grano y en la calidad física y química de la semilla, debido a que los patrones de herencia están controlados por efectos maternos y paternos. Cuando se analizan los efectos recíprocos, se puede tomar en cuenta líneas de un mismo complejo genético, pero hay poca o nula información sobre cruzas F_1 formadas con líneas que difieren en al menos un carácter.

El objetivo de esta investigación fue estudiar el efecto que genera en altura de planta y rendimiento de mazorca, el cambio de dirección del cruzamiento entre líneas derivadas de dos grupos germoplásmicos no emparentados genéticamente, en la expresión fenotípica y genotípica de sus cruzas simples.

MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo de investigación involucró 10 líneas endogámicas (identificadas con los números 1 al 10) derivadas del grupo de maíz enano (Grupo A) del Programa Bajío del Instituto Mexicano del Maíz “Dr. Mario E. Castro Gil” (IMM) de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN), y nueve líneas endogámicas (identificadas con los números 11 al 19) QPM (Quality Protein Maize) procedentes del programa del subtrópico (Grupo B) del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT).

Las líneas del IMM son de grano blanco semicristalino, cuyas plantas tienen entrenudos cortos abajo de la mazorca, hojas erectas y espiga compacta; características que les permiten soportar altas densidades de población. Las líneas tienen ciclo de madurez precoz a intermedio y se adaptan al subtrópico de México (ambientes tipo “Bajío”). Las líneas QPM del CIMMYT se adaptan al subtrópico, producen grano blanco cristalino, semicristalino, dentado y semidentado, son de ciclo de madurez intermedio a tardío y fueron seleccionadas por su contenido de proteína (CIMMYT, 1998).

En el ciclo agrícola otoño-invierno (O-I) 2003-2004 de Tepalcingo, Mor. se hicieron los cruzamientos de prueba entre los dos grupos de líneas, en donde las líneas del Grupo A se cruzaron en forma directa y recíproca con las del Grupo B (probador), y se generaron 180 cruzas, 90 A x B y 90 B x A.

Las 180 cruzas simples se evaluaron en el ciclo agrícola primavera-verano (PV) de 2004 en tres localidades: dos en El Bajío (Juventino Rosas, Gto. y La Piedad, Mich., con 1697 y 1695 m de altitud, respectivamente) y la otra en el norte del país (El Prado, Galeana, N. L., con 1890 m de altitud). La unidad experimental consistió en un surco de 4 m de largo por 0.75 m de ancho en El Bajío y de 0.92 m en El Prado, con 21 plantas por surco y dos repeticiones por localidad. Se utilizó el diseño experimental de bloques incompletos en arreglo α -Látice. La siembra se llevó a cabo en forma manual; se depositaron dos semillas por golpe para después aclarear a 70 000 y 57 000 plantas ha^{-1} en El Bajío y El Prado, respectivamente. Las variables estudiadas fueron altura de planta (cm) y rendimiento de mazorca ($t\ ha^{-1}$) a 15.5 % de humedad.

Los datos obtenidos en cada tipo de cruce (A x B y B x A) se analizaron con el programa estadístico SAS versión 9.1 (SAS Institute, 2004) al combinar las tres localidades. El comportamiento promedio de las cruzas directas y recíprocas (A x B y B x A), a través de los ambientes de evaluación, se analizó mediante la estimación de las diferencias en las combinaciones lineales de los valores observados correspondientes a cada grupo de cruzas (KY), con la esperanza $E(KY) = KX\beta$; donde KY corresponde a los vectores de coeficientes asociados con los valores observados; X y β , la matriz de diseño y el vector de parámetros del modelo, respectivamente (SAS Institute, 2004). Cada combinación lineal tiene asociado un error estándar (EE), el cual se usó para una prueba de t, como sigue: $t = (\mu_1 - \mu_2) / EE(\mu_1 - \mu_2)$.

Los cruzamientos entre líneas de los dos grupos (Enano y QPM) fueron analizados con el modelo “línea por

probador” descrito por Singh y Chaudhary (1985), donde se consideró por un lado al grupo Enano como hembra y al grupo QPM como probador (AB) y, por el otro al grupo QPM como hembra y al grupo Enano como macho (probador). La aptitud combinatoria general (ACG) de líneas y probadores, así como la aptitud combinatoria específica (ACE) para cada tipo de cruza se estimaron de la siguiente manera: $g_i = \mu_i - \mu$; $g_j = \mu_j - \mu$; $s_{ij} = \mu_{ij} - \mu - g_i - g_j$; donde g_i y g_j son los efectos de ACG para los progenitores i, j , respectivamente; s_{ij} el efecto de ACE de la cruce $i \times j$; μ_i , μ_j y μ son la media de las cruza donde interviene el progenitor i, j y la media general, respectivamente. En las pruebas de hipótesis de los efectos de aptitud combinatoria en las combinaciones A x B y B x A, se utilizó el cuadrado medio de la interacción con localidades para calcular el error estándar que refleje la respuesta de las líneas y sus combinaciones a través de ambientes.

Debido a que las líneas y cruza tuvieron un estimado de ACG y ACE diferente al ser considerados como machos o como hembras, se calculó el coeficiente de correlación de Spearman (SAS Institute, 2006) para determinar el grado de asociación de los estimados al invertir el sen-

tido de la cruce. El coeficiente se calculó con la ecuación siguiente: $r_s = 1 - 6 \frac{\sum d^2}{n(n^2 - 1)}$, en donde d es la diferencia entre los rangos obtenidos en los estimados de ACG y ACE en las cruza A x B y B x A, respectivamente, y n el número de observaciones.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el análisis de varianza (Cuadro 1) hubo diferencias ($P \leq 0.01$) para localidades en las dos variables evaluadas, lo que indica que entre los tres ambientes de prueba existen condiciones que hace que se diferencien. Se encontró diferencia ($P \leq 0.01$) entre las cruza evaluadas (Cuadro 1) en altura de planta (AP) y rendimiento (REND), lo cual podría deberse a la variabilidad genética que existe entre las líneas de ambos grupos, así como al diferente grado de combinación entre ellas. La descomposición de la suma de cuadrados de las cruza en los grupos A x B y B x A, líneas, probadores e interacción dentro de cada grupo, mostraron diferencias ($P \leq 0.01$) en las dos variables bajo estudio, que incluyen el contraste entre los grupos A x B vs. B x A.

Cuadro 1. Análisis de varianza combinado entre dos grupos germoplásmicos para las variables altura de planta (AP) y rendimiento de mazorca a 15 % de humedad (REND), evaluados en el ciclo agrícola primavera-verano de 2004.

Fuentes de variación	gl	Altura de planta (cm)		REND (t ha ⁻¹)	
		SC	CM	SC	CM
Localidades (Loc)	2	534 346.98	267 173.49**	1 292.81	646.41 **
Bloques/Loc	3	2 003.65	667.88	28.14	9.38 **
Cruzas	179	455 842.50	2 546.61**	2 613.32	14.60 **
A x B	89	195 376.64	2 195.24**	937.62	10.54 **
Líneas A	9	37 618.16	4 179.80**	69.66	7.74 **
Probador B	8	116 603.24	14 575.40**	470.43	58.80 **
Línea x Probador	72	41 155.24	571.60**	397.53	5.52 **
B x A	89	231 728.79	2 603.69**	1 634.63	18.37 **
Líneas B	8	187 248.14	23 406.02**	1 191.54	148.94 **
Probador A	9	14 531.86	1 614.65**	103.14	11.46 **
Línea x Probador	72	29 948.79	415.96**	339.96	4.72 **
A x B vs. B x A	1	28 737.08	28 737.08**	41.07	41.07 **
Cruzas x Loc	358	257 731.02	719.92**	1 839.57	5.14 **
A x B x Loc	178	184 057.42	1 034.03**	1 267.93	7.12 **
Líneas A x Loc	18	48 052.34	2 669.57**	331.97	18.44 **
Probador B x Loc	16	65 313.42	4 082.09**	275.91	17.24 **
Línea x Probador x Loc	144	70 691.66	490.91**	660.05	4.58 **
B x A x Loc	178	73 387.93	412.29**	540.03	3.03 *
Líneas B x Loc	16	20 860.33	1 303.77**	153.93	9.62 **
Probador A x Loc	18	10 146.52	563.70**	52.87	2.94
Línea x Probador x Loc	144	42 381.08	294.31	333.23	2.31
Error	537	141 054.85	262.67	1 281.64	2.39
CV (%)			8.53		12.69

*, ** = Significativo al 0.05 y 0.01 niveles de probabilidad, respectivamente; gl = Grados de libertad; SC = Suma de cuadrados; CM = Cuadrados medios; A = Líneas del grupo Enano; B = Líneas del grupo QPM; CV = Coeficiente de variación.

El cambio originado en las cruzas al invertir de orden de participación de los progenitores, se expresó como 42.9 y 50.8 % en la proporción relativa de la suma de cuadrados para las cruzas A x B y B x A en altura de planta, respectivamente. Las proporciones para rendimiento de mazorca, fueron de 35.9 y 62.5 % para las cruzas A x B y B x A, respectivamente. Las diferencias en altura de planta y rendimiento de mazorca entre las cruzas A x B y B x A fueron significativas ($P \leq 0.01$). En la descomposición de la suma de cuadrados de altura de planta, las líneas del Grupo Enano contribuyeron con 19.3 y 6.3 % en las cruzas A x B y B x A, respectivamente, en tanto que las líneas del Grupo QPM contribuyeron con 59.7 y 80.8 % en las mismas combinaciones. En rendimiento de mazorca, las líneas del grupo Enano contribuyeron con 7.4 y 6.3 % de la variación en las cruzas A x B y B x A, respectivamente, en tanto que las líneas QPM con 50.2 y 72.9 % de la variación en las cruzas A x B y B x A, respectivamente; este comportamiento es similar al encontrado en altura de planta. Por tanto, las líneas enanas que portan el gen braquítico (*br2 br2*) en condición homocigótica recesiva, al aparearse con líneas QPM de porte normal, en promedio contribuyen con 12.8 y 6.9 % de la variación expresada en las combinaciones A x B y B x A para altura de planta y rendimiento de mazorca, respectivamente (Cuadro 1). Las líneas QPM contribuyen con 70.2 y 61.5 % de la variación en las cruzas A x B y B x A en altura de planta y rendimiento de mazorca, respectivamente.

Estos resultados establecen que además de la variabilidad genética que presenta cada uno de los grupos, la diversidad genética existente entre ellos influye en el cambio de comportamiento de las cruzas al considerar uno u otro grupo como hembra o como macho, lo que coincide con lo informado por Pollak *et al.* (1991) quienes encontraron efectos recíprocos importantes en altura de planta y rendimiento de grano, al comparar las combinaciones heteróticas entre poblaciones de maíz del Caribe y del trópico.

En las dos variables estudiadas, las líneas del Grupo QPM consideradas indistintamente como hembras o como machos, mostraron mayor variación (Cuadro 1) en comparación con las líneas del Grupo Enano. En un estudio previo, los Grupos Enano y QPM mostraron ser una combinación germoplásmica con alto potencial de rendimiento (De León *et al.*, 2005). En el presente trabajo, la expresión tanto en altura de planta y en rendimiento de mazorca se debió a efectos aditivos, principalmente del grupo QPM; sin embargo, los efectos no aditivos representaron 21.1 y 42.4 % de la variación para altura de planta y rendimiento de mazorca, respectivamente, en la combinación de las cruzas A x B, lo cual representa

aproximadamente el doble de la variación explicada en comparación con las cruzas B x A (12.9 y 20.8 %, respectivamente).

La interacción de las cruzas con el ambiente fue mayor en las cruzas A x B (250 y 234 % para altura de planta y rendimiento de mazorca, con diferencias ($P \leq 0.01$) en altura de planta y rendimiento de mazorca, mientras que para las cruzas B x A, hubo diferencias en altura de planta ($P \leq 0.01$) y el rendimiento de mazorca ($P \leq 0.05$), lo cual indica que el ambiente influyó en la expresión del rendimiento, principalmente en las cruzas A x B.

El análisis comparativo de la respuesta de las cruzas al considerar las líneas como hembra o como macho para las dos variables, se presentan como una estimación de la diferencia entre los dos tipos de cruzas (Cuadro 2). La significancia estadística basada en la prueba de t, indica que en altura de planta 36 cruzas (40.0 %) mostraron diferencias entre A x B y B x A, mientras que en el rendimiento de mazorca sólo 20 cruzas (22.2 %) mostraron diferencias. Es evidente que la mayor diferencia se encontró en altura de planta por ser dos grupos contrastantes (Grupos Enano y QPM normal). Aunque esta diferencia no fue tan marcada en el rendimiento de mazorca, pero sí fue de consideración por su proporción en las comparaciones (22.2 %). Del total de las cruzas con significancia estadística (Cuadro 2), en sólo ocho cruzas (22.2 %) en altura de planta y cinco (25.0 %) en rendimiento de mazorca cuando se utilizaron las líneas QPM como hembra, se obtuvieron resultados superiores. Por tanto, se concluye que la combinación más apropiada entre estos dos grupos germoplásmicos es usar líneas del Grupo Enano como hembras (A x B), ya que más de 75 % de las cruzas sobresalientes obtuvieron valores superiores en altura de planta y mazorca (Cuadro 2).

Estos resultados coinciden con los obtenidos por Kang *et al.* (1995) y Dhliwayo *et al.* (2005), quienes encontraron cambios en la aptitud combinatoria general de líneas debido a efectos maternos y no maternos. La importancia de estos resultados es que a pesar de que las líneas del Grupo QPM reflejan una amplia variabilidad genética, mantienen un comportamiento similar al cambiar su participación en las cruzas. Por otro lado, las líneas del Grupo Enano fueron más sensibles a cambiar su expresión genética al ser consideradas como hembras o como machos. Lo anterior se explica por la magnitud de los valores de la ACG y el cambio de signo en algunas líneas en altura de planta (Cuadro 3). En el rendimiento de mazorca, además de la diferencia en la magnitud de los valores entre las cruzas A x B y B x A, se encontró una relación independiente al obtener un coeficiente de correlación de $r_s = -0.067$.

Cuadro 2. Medias de altura de planta y rendimiento de mazorca de cruza simples directas y recíprocas entre líneas del Grupo Enano (A) y QPM (B), evaluadas en el ciclo agrícola primavera-verano de 2004.

Cruza	Altura de planta (cm)						Rendimiento de mazorca (t ha ⁻¹)								
	A x B	B x A	Dif	Cruza	A x B	B x A	Dif	Cruza	A x B	B x A	Dif	Cruza	A x B	B x A	Dif
1x11	189.3	177.3	12.0	6x11	200.7	189.5	11.2	1x11	12.09	11.17	0.92	6x11	13.06	13.30	-0.25
1x12	144.0	129.2	14.8	6x12	174.5	135.8	38.7**	1x12	9.11	7.91	1.20	6x12	10.77	7.85	2.92**
1x13	209.7	197.5	12.2	6x13	219.3	197.7	21.7*	1x13	12.76	11.75	1.00	6x13	12.80	12.50	0.29
1x14	203.3	191.7	11.7	6x14	213.3	182.5	30.8**	1x14	12.86	11.79	1.06	6x14	14.19	14.10	0.10
1x15	197.7	193.7	4.0	6x15	191.8	180.0	11.8	1x15	14.61	13.58	1.03	6x15	11.46	13.13	-1.67
1x16	194.0	184.7	9.3	6x16	202.0	141.8	60.2**	1x16	12.96	11.88	1.08	6x16	12.72	10.25	2.47**
1x17	194.3	186.7	7.7	6x17	198.7	189.3	9.3	1x17	12.31	12.42	-0.10	6x17	12.86	12.10	0.76
1x18	190.3	210.2	-19.8*	6x18	216.3	209.3	7.0	1x18	11.43	11.36	0.07	6x18	12.43	11.55	0.87
1x19	194.0	183.8	10.2	6x19	211.7	186.3	25.3**	1x19	11.87	9.54	2.33**	6x19	12.50	11.76	0.74
2x11	186.7	196.0	-9.3	7x11	201.7	191.7	10.0	2x11	12.43	13.70	-1.28	7x11	12.84	12.81	0.02
2x12	148.2	143.7	4.5	7x12	151.0	148.3	2.7	2x12	7.86	7.12	0.74	7x12	10.74	9.19	1.55
2x13	192.5	208.5	-16.0	7x13	216.3	201.7	14.7	2x13	12.19	15.08	-2.89**	7x13	12.44	12.89	-0.45
2x14	183.8	204.8	-21.0*	7x14	202.3	198.0	4.3	2x14	11.70	14.51	-2.81**	7x14	12.78	13.53	-0.75
2x15	178.5	203.8	-25.3**	7x15	197.3	194.5	2.8	2x15	12.63	13.93	-1.30	7x15	14.52	14.56	-0.04
2x16	166.7	190.7	-24.0*	7x16	200.8	184.3	16.5	2x16	10.40	12.86	-2.46**	7x16	11.02	12.61	-1.59
2x17	204.7	191.7	13.0	7x17	199.8	185.3	14.5	2x17	13.07	12.56	0.50	7x17	12.14	12.31	-0.17
2x18	184.8	219.3	-34.5**	7x18	214.8	193.0	21.8*	2x18	13.30	13.82	-0.51	7x18	11.99	12.61	-0.63
2x19	178.0	196.7	-18.7*	7x19	200.3	190.3	10.0	2x19	11.85	12.40	-0.54	7x19	11.96	12.15	-0.18
3x11	179.5	192.5	-13.0	8x11	204.3	177.5	26.8**	3x11	12.19	10.81	1.38	8x11	12.76	13.31	-0.55
3x12	131.8	124.2	7.7	8x12	169.2	135.8	33.3**	3x12	9.65	8.07	1.58	8x12	9.08	8.28	0.80
3x13	229.8	200.3	29.5**	8x13	221.7	201.0	20.7*	3x13	12.40	12.46	-0.06	8x13	14.06	12.65	1.41
3x14	210.0	200.0	10.0	8x14	199.2	190.8	8.3	3x14	12.78	12.64	0.14	8x14	12.33	12.61	-0.28
3x15	202.5	190.0	12.5	8x15	206.7	200.7	6.0	3x15	11.68	11.65	0.03	8x15	14.08	13.19	0.89
3x16	203.0	183.3	19.7*	8x16	203.3	183.7	19.7*	3x16	13.18	12.18	1.00	8x16	12.47	12.38	0.10
3x17	201.7	184.3	17.3	8x17	186.8	179.2	7.7	3x17	14.38	11.88	2.50**	8x17	11.86	12.10	-0.24
3x18	217.3	197.0	20.3*	8x18	206.8	206.7	0.2	3x18	13.42	15.18	-1.75*	8x18	12.38	12.84	-0.46
3x19	215.7	163.0	52.7**	8x19	219.2	189.7	29.5**	3x19	11.87	11.72	0.16	8x19	12.84	11.91	0.93
4x11	204.5	188.8	15.7	9x11	198.0	167.3	30.7**	4x11	12.88	13.81	-0.92	9x11	12.62	12.81	-0.19
4x12	179.2	142.0	37.2**	9x12	156.7	125.0	31.7**	4x12	10.97	8.80	2.16*	9x12	10.31	8.91	1.40
4x13	205.0	198.7	6.3	9x13	224.7	197.3	27.3**	4x13	11.55	12.60	-1.05	9x13	14.22	12.34	1.88*
4x14	207.3	198.3	9.0	9x14	224.3	194.2	30.2**	4x14	14.65	14.58	0.07	9x14	14.48	11.87	2.62**
4x15	211.3	183.2	28.2**	9x15	211.3	206.8	4.5	4x15	13.37	11.37	2.00*	9x15	12.45	13.50	-1.05
4x16	197.2	182.0	15.2	9x16	199.0	180.7	18.3*	4x16	12.73	12.32	0.41	9x16	13.91	12.06	1.85*
4x17	196.2	183.0	13.2	9x17	217.7	181.7	36.0**	4x17	12.44	12.02	0.42	9x17	14.45	11.76	2.69**
4x18	203.0	178.8	24.2*	9x18	199.5	189.3	10.2	4x18	12.96	11.15	1.80*	9x18	12.32	12.07	0.25
4x19	197.3	187.7	9.7	9x19	207.8	186.3	21.5*	4x19	11.53	11.86	-0.32	9x19	11.99	11.60	0.40
5x11	213.7	187.0	26.7**	10x11	178.7	204.5	-25.8**	5x11	13.08	14.41	-1.33	10x11	11.76	12.07	-0.31
5x12	148.3	125.0	23.3*	10x12	156.3	145.0	11.3	5x12	10.31	6.51	3.80**	10x12	10.32	7.29	3.03**
5x13	208.3	195.3	13.0	10x13	191.5	205.0	-13.5	5x13	13.69	12.28	1.40	10x13	10.91	12.23	-1.32
5x14	195.8	183.3	12.5	10x14	186.0	200.0	-14.0	5x14	13.09	12.16	0.93	10x14	11.61	11.40	0.21
5x15	195.2	183.0	12.2	10x15	185.3	199.7	-14.3	5x15	11.28	12.29	-1.01	10x15	12.49	14.43	-1.94*
5x16	202.5	178.7	23.8*	10x16	191.3	188.0	3.3	5x16	15.45	12.01	3.45**	10x16	12.40	11.95	0.44
5x17	184.5	179.7	4.8	10x17	179.0	205.5	-26.5**	5x17	13.30	11.71	1.59	10x17	13.30	11.32	1.98*
5x18	210.0	201.3	8.7	10x18	181.0	196.7	-15.7	5x18	13.78	13.04	0.75	10x18	12.78	11.96	0.82
5x19	179.0	184.3	-5.3	10x19	176.0	193.7	-17.7	5x19	10.53	11.54	-1.02	10x19	11.08	11.49	-0.41
Media					195.2	184.8							12.37	11.98	
EE					6.57	6.72							0.63	0.64	

* y ** = Significativo a 0.05 y 0.01 de probabilidad; A x B = Cruza directa; B x A = Cruza recíproca; Dif = Diferencia entre los dos tipos de cruza, EE = Error estándar.

La amplia variabilidad en altura que presentaron las líneas del Grupo QPM se debió principalmente al comportamiento de la línea 12, que presenta genes de enanismo, ya que en cruza con líneas enanas originó híbridos de porte bajo; por tal motivo la ACG resultó negativa y demasiado grande (-39.243 ** y -49.443**, en cruza A x B y B x A), en comparación con las demás líneas QPM; es-

to influyó significativamente en el rendimiento, debido a la pobre expresión de los híbridos enanos que compitieron con híbridos normales. El comportamiento de la línea 12 fue consistente también en rendimiento de mazorca (RE-ND), al dar valores de -2.455 y -3.985 para las cruza A x B y B x A, respectivamente (Cuadro 3).

Cuadro 3. Efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de 10 líneas del grupo enano y 9 del grupo QPM (como hembra y macho) para dos variables agronómicas evaluadas en el ciclo agrícola primavera-verano de 2004.

Líneas	Altura de planta (cm)		Rendimiento de mazorca (t ha ⁻¹)	
	A x B	B x A	A x B	B x A
Líneas del grupo Enano				
1	-4.419	-0.991	-0.146	-0.711**
2	-14.733*	10.176	-0.653	0.909**
3	3.878	-3.213	0.029	-0.134
4	4.952	-2.343	0.196	0.078
5	-2.122	-5.102	0.356	-0.206
6	7.989	-5.694	0.163	-0.138
7	3.119	2.620	-0.097	0.541*
8	6.748	0.157	0.063	0.165
9	9.174	-3.880	0.606	-0.098
10	-14.585*	8.269	-0.518	-0.404
	$r_s = -0.661^*$		$r_s = -0.067$	
Líneas del grupo QPM				
11	0.541	2.374	0.203	0.843*
12	-39.243**	-49.443**	-2.455**	-3.985**
13	16.724*	15.457*	0.334	0.702
14	7.391	9.524	0.680	0.941*
15	2.607	8.691	0.489	1.184**
16	0.824	-5.059	0.356	0.072
17	1.174	1.791	0.645	0.043
18	7.241	15.324*	0.312	0.581
19	2.741	1.341	-0.564	-0.381
	$r_s = 0.817^{**}$		$r_s = 0.567$	

* y ** = Significativo a 0.05 y 0.01 niveles de probabilidad; r_s = Coeficiente de correlación de Spearman.

Los cambios observados en los valores estimados de ACG de las líneas de los Grupos Enano (A) y QPM (B) al invertir el orden de participación en la formación de las cruzas (Cuadro 3), así como en el comportamiento promedio de estos cruzamientos para cada variable de estudio (Cuadro 2), pueden estar influenciados por las aportaciones de los dos grupos de líneas en la expresión de los efectos no-aditivos (Cuadro 1), donde las cruzas A x B obtuvieron el doble de la variación explicada comparado con las cruzas B x A. Los valores estimados de la aptitud combinatoria específica (ACE) de las cruzas A x B y B x A (Figuras 1 y 2) para las dos variables de estudio, fueron los más influenciados al invertir la cruce de los progenitores, debido a que las correlaciones fueron del orden de $r_s = 0.184$ y $r_s = 0.252^*$ para altura y rendimiento; en esta última, la correlación fue significativa ($P \leq 0.05$).

Según Fan *et al.* (2004), Mickelson *et al.* (2001) y Vasal *et al.* (1999), a través de la ACE se pueden clasificar las líneas en grupos heteróticos, con la finalidad de aumentar la heterosis de los híbridos. Sin embargo, con los resultados aquí obtenidos, la clasificación de las líneas no debe realizarse sin tomar en cuenta el orden de cruce

que ocupará cada progenitor, ya que de no hacerse así habría sesgo en la selección y, no se obtendrán los resultados deseados.

CONCLUSIONES

La expresión de las cruzas entre líneas de los dos grupos germoplásmicos estuvo determinada por efectos aditivos de las líneas QPM principalmente, con 70.2 y 61.5 % de la variación en altura de planta y rendimiento de mazorca, respectivamente. Al combinar líneas entre estos dos grupos germoplásmicos no emparentados genéticamente, cambió el orden de participación de los progenitores y determinó diferencias en la expresión fenotípica, y en la estimación de los efectos genéticos de las líneas y sus cruzas. El orden de cruzamiento modificó los valores estimados de aptitud combinatoria general en el grupo Enano y los efectos no-aditivos de los dos grupos de líneas, ya que en la aptitud combinatoria específica se obtuvieron correlaciones del orden de $r_s = 0.184$ y $r_s = 0.252^*$ para altura de planta y rendimiento de mazorca.

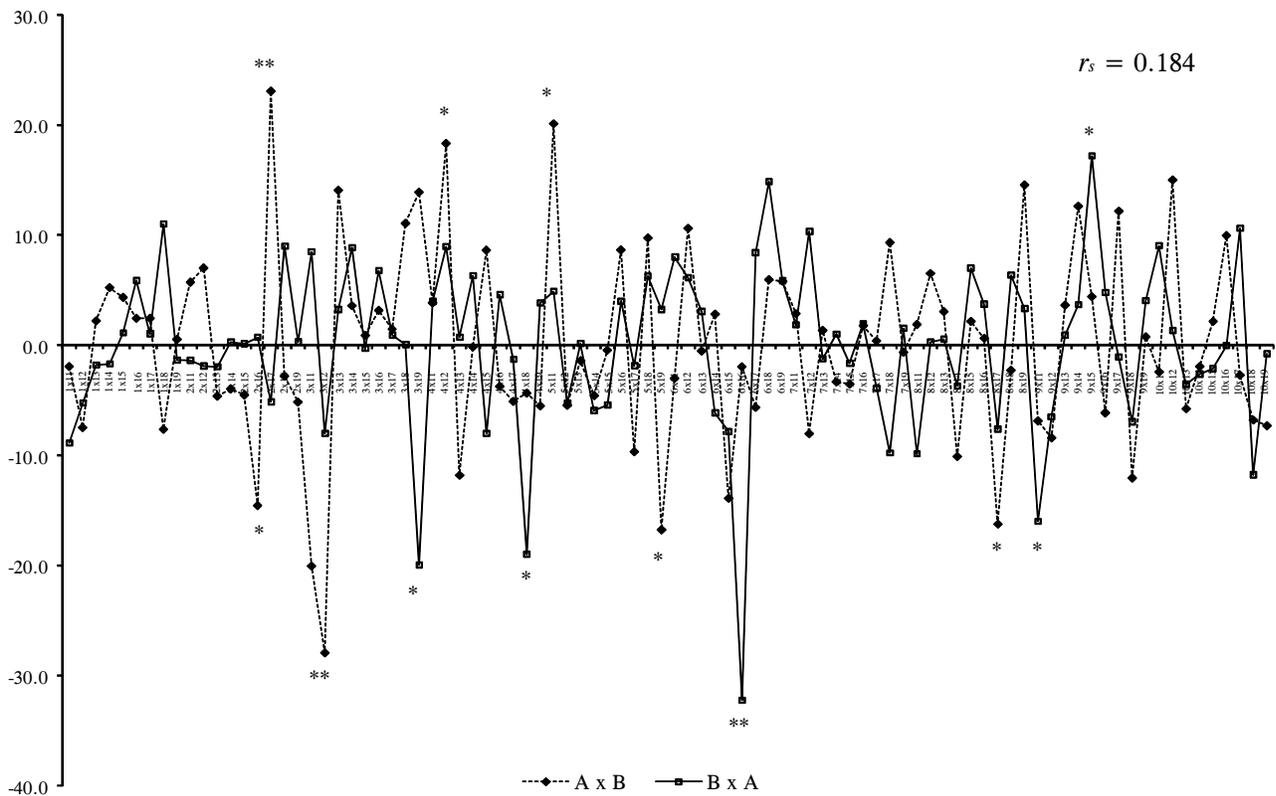


Figura 1. Efectos de aptitud combinatoria específica de 90 cruces directas (A x B) y recíprocas (B x A), formadas por el apareamiento de 10 líneas del Grupo Enano con 9 del Grupo QPM, para altura de planta, evaluadas en el ciclo agrícola primavera-verano 2004 (*, ** = Significativo a 0.05 y 0.01 de probabilidad de error, respectivamente).

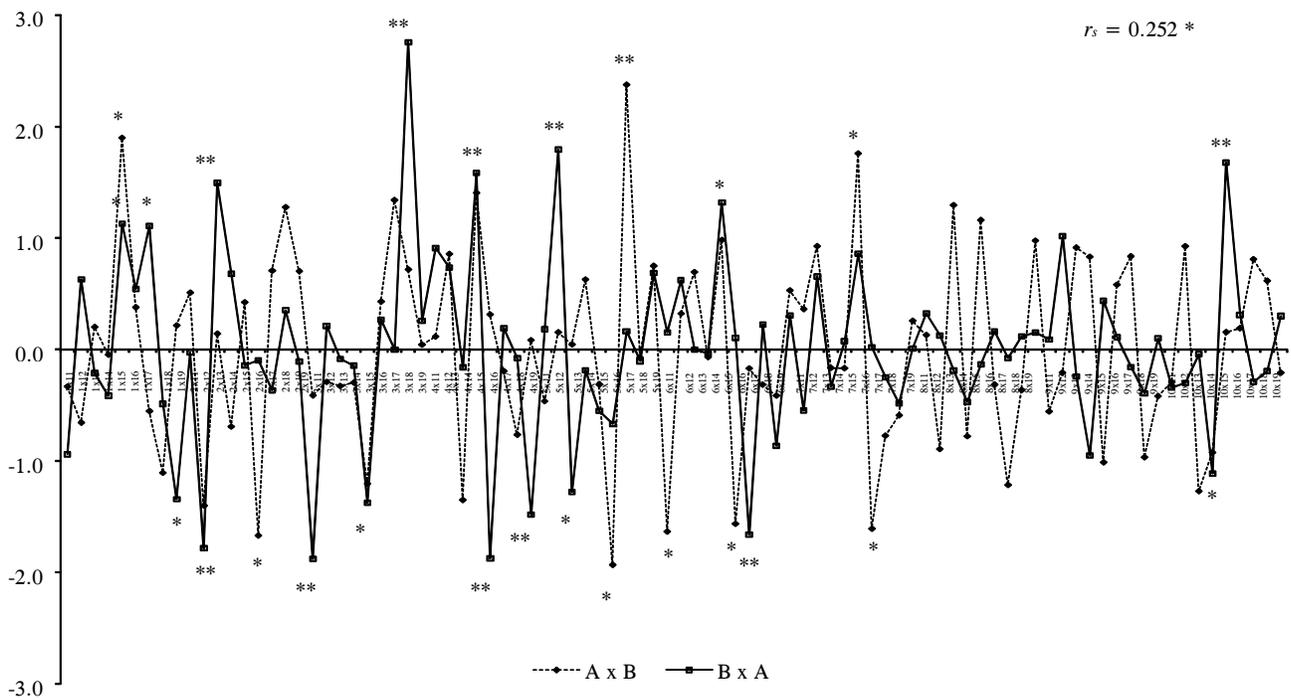


Figura 2. Efectos de aptitud combinatoria específica de 90 cruces directas (A x B) y recíprocas (B x A), formadas por el apareamiento de 10 líneas del Grupo Enano con 9 del grupo QPM, para rendimiento de mazorca, evaluadas en el ciclo agrícola primavera-verano 2004 (*, ** = Significativo a 0.05 y 0.01 de probabilidad de error, respectivamente).

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento otorgado al proyecto de investigación 41264 correspondiente al presente estudio.

BIBLIOGRAFÍA

- Bernardo R (2001)** Breeding potential of intra and interheterotic group crosses in maize. *Crop Sci.* 41:68-71.
- CIMMYT (1998)** A complete listing of improved maize germplasm from CIMMYT. Maize Program Special Report. Mexico, D.F. 94 p.
- Corey L A, D F Matzinger, C C Cockerham (1976)** Maternal and reciprocal effects on seedling characters in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Genetics* 82:677-683.
- Coutiño E B, V A Vidal M (2003)** Grain yield stability of corn hybrids using best linear unbiased predictors. *Agrociencia* 37:605-616.
- De León C H, F Rincón S, H Reyes V, D Sámano G, G Martínez Z, R Cavazos C, J D Figueroa C (2005)** Potencial de rendimiento y estabilidad de patrones heteróticos de maíz formados entre cinco grupos germoplásmicos. *Rev. Fitotec. Mex.* 28:135-143.
- Dhliwayo T, K V Pixley, V Kazembe (2005)** Combining ability for resistance to maize weevil among 14 Southern African maize inbred lines. *Crop Sci.* 45:662-667.
- Fan X M, J Tan, H M Chen, J Y Yang (2003)** Heterotic grouping for tropical and temperate maize inbreds by analyzing combining ability and SSR markers. *Maydica* 48:251-257.
- Fan X M, J Tan, J Y Yang, H M Chen (2004)** Combining ability and heterotic grouping of ten temperate, subtropical and tropical quality protein maize inbreds. *Maydica* 49:267-272.
- Haro R P A, M del C Julia, M H Reyes (2007)** Determinación materna del contenido de aceite en semillas de girasol. *Rev. Fitotec. Mex.* 30:39-42.
- Hoxha S, M R Shariflou, P Sharp (2004)** Evaluation of genetic diversity in Albanian maize using SRR markers. *Maydica* 49:97-103.
- Kang M S, Y Zhang, R Magari (1995)** Combining ability for maize weevil preference of maize grain. *Crop Sci.* 35:1556-1559.
- Kang M S, A Kushairi D, Y Zhang, R Magari (1999)** Combining ability for rind puncture resistance in maize. *Crop Sci.* 39:368-371.
- Li Y, Y S Shi, YC Song, J Y Du, R Tuberosa, T Y Wang (2004)** Analysis of genetic diversity in maize inbred lines based on AFLP markers. *Maydica* 49:89-95.
- Mickelson R H, H Cordova, K V Pixley, M S Bjarnason (2001)** Heterotic relationships among nine temperate and subtropical maize populations. *Crop Sci.* 41:1012-1020.
- Pollak L M, S Torres C, A Sotomayor R (1991)** Evaluation of heterotic patterns among Caribbean and tropical x temperate maize populations. *Crop Sci.* 31:1480-1483.
- SAS Institute (2004)** SAS/STAT® 9.1 User's Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc. USA. 5121 p.
- SAS Institute (2006)** Base SAS® 9.1.3 Procedures Guide. 2nd ed. Vol. 4. Cary, NC. SAS Institute Inc. USA. 398 p.
- Singh R K, B D Chaudhary (1985)** Biometrical Methods in Quantitative Genetic Analysis. Rev. Ed. Kalyani Publishers. New Delhi - Ludhiana. 318 p.
- Soengas P, B Ordás, R A Malvar, P Revilla, A Ordás (2003)** Performance of flint maize in crosses with testers from different heterotic groups. *Maydica* 48:85-91.
- Vasal K S, H Cordova, S Pandey, G Srinivasan (1999)** Tropical maize and heterosis. In: Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops. American Society of Agronomy, Inc. and Crop Science Society of America, Inc. pp:363-373.