

APTITUD COMBINATORIA DE LÍNEAS ENDOGÁMICAS PARA LA PRODUCCIÓN DE HÍBRIDOS DE MAÍZ (*Zea mays* L.) DE CRUZA SIMPLE EN CONDICIONES DE RIEGO

COMBINING ABILITY OF INBRED LINES FOR MAIZE (*Zea mays* L.) SINGLE CROSS HYBRID PRODUCTION UNDER IRRIGATION

Francisco J. **Sánchez-Ramírez**¹, Ma. del Carmen **Mendoza-Castillo**^{1*}, Moisés **Mendoza-Rodríguez**^{†2}, Fernando **Castillo-González**¹, Serafín **Cruz-Izquierdo**¹, Sergio **Castro-Nava**³, José D. **Molina-Galán**^{†1}

¹Postgrado en Recursos Genéticos y Productividad-Genética, Campus Montecillo, Colegio de Postgraduados. Km 36.5 Carretera México-Texcoco. 56230. Montecillo, Texcoco, Estado de México. (camen@colpos.mx). ²Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo. Km 38.5 Carretera México-Texcoco. 56230. Chapingo, Estado de México. ³Facultad de ingeniería y Ciencias, Universidad Autónoma de Tamaulipas. Centro Universitario Adolfo López Mateos. 87149. Ciudad Victoria, Tamaulipas.

RESUMEN

Dado que el maíz (*Zea mays* L.) presenta amplia diversidad genética, en un programa de mejoramiento genético es necesario conocer los componentes de variación genética para optimizar las estrategias de aprovechamiento. La aptitud combinatoria, los efectos maternos, el tipo de acción génica de las cruza y su potencial genético se estudiaron a través de la evaluación de las combinaciones simples entre 10 líneas (S_6 - S_8) desarrolladas para producir híbridos de cruza simple, con riego, en Tecámac y Montecillo, Estado de México, y Mixquiahuala, estado de Hidalgo, en los Valles Altos del Centro de México. El diseño experimental fue látice simple 10×10 ; el análisis genético se efectuó con el modelo I del Método I de Griffing. El rendimiento medio de grano (5.6 t ha^{-1}) mostró que la expresión fenotípica de las líneas fue sobresaliente. Las líneas L5, L6, L8, L10 y L9 destacaron por la expresión de su aptitud combinatoria general, aunque presentaron contrastes en el rendimiento de grano. La expresión genética del rendimiento de grano para las cruza sobresalientes en el estudio se fundamentó en dos posibilidades: 1) que la cruza haya sido formada por ambas líneas de ACG alta, en cuyo caso los efectos de ACE pudieron ser altos o no, y 2) que la cruza se realice con al menos una línea de ACG alta, pero cuyos efectos de ACE sean altos. Con base en el número de cruza sobresalientes, las líneas participantes destacadas fueron L10, que fue parte de casi 50 % de las cruza (10), L9, L8 y L6, que en todos los casos fungieron

ABSTRACT

Given that maize (*Zea mays* L.) displays broad genetic diversity, as part of a breeding program, knowledge of the components of genetic variation is necessary to optimize strategies for their use. Combining ability, maternal effects, type of genetic effects of the crosses and their genetic potential were studied through evaluation of simple mating combinations between 10 lines (S_6 - S_8) to produce single-cross hybrids, under irrigation, in Tecámac and Montecillo, of the Estado de Mexico and in Mixquiahuala, of the State of Hidalgo, in the High Valleys of Central Mexico. The experimental design was a simple 10×10 lattice. Genetic analysis was performed with model I of Griffing Method I. Average grain yield (5.6 t ha^{-1}) showed that phenotypical expression of the lines was outstanding. General combining ability of lines L5, L6, L8, L10 and L9 stood out, although there were contrasts in grain yield. Genetic expression of grain yield for the outstanding crosses in the study was based on two possibilities: 1) that the cross was formed by both high general combining ability (GCA) lines, in which case the effects of specific combining ability (SCA) may or may not be high, and 2) that the cross was achieved with at least one high GCA line whose SCA effects are high. Based on the number of outstanding crosses, the foremost lines that conformed these crosses were L10, L9, L8 and L6. Line L10 was part of almost 50 % of all the crosses (10) and in all cases they functioned as female or as male parental lines. The genetic structure of the crosses showed contrasts, which means that there is a possibility of using some specific genotypes as single-cross hybrids, open pollinated varieties, or incorporated into a recurrent selection scheme to take advantage of additive effects.

*Autor responsable ♦ Author for correspondence.

Recibido: julio, 2016. Aprobado: diciembre, 2016.

Publicado como ARTÍCULO en Agrociencia 51: 393-407. 2017.

como hembra o macho. La estructura genética de las cruzas mostró contrastes, lo que resaltó la posibilidad de emplear específicamente algunos genotipos, como híbridos de cruce simple, variedades de polinización libre o incorporarlos en un esquema de selección recurrente para el aprovechamiento de los efectos de aditividad.

Palabras clave: efectos maternos, componentes de variación genética, productividad, Valles Altos del Centro de México.

INTRODUCCIÓN

Entre los sistemas de apareamiento, los diseños dialélicos, definidos como conjuntos de cruzamientos simples posibles entre un grupo de n progenitores, son los más usados en maíz (*Zea mays* L.). Éstos los presentó Schmidt (1919; citado por Martínez, 1983) y se emplean para estimar las componentes de la variación genética en el rendimiento, otras características de las propias cruzas y su capacidad productiva (Martínez, 1983).

Los cruzamientos dialélicos son herramientas valiosas en el estudio de poblaciones biológicas, para obtener información que permite conocer la acción génica en caracteres cuantitativos de importancia agrícola y para establecer esquemas de mejoramiento en la selección de genotipos superiores (Gardner y Eberhart, 1966; Ávila *et al.*, 2009).

Los estudios de Sprague y Tatum (1942) y Griffing (1956) han contribuido más al uso frecuente de los diseños dialélicos en investigaciones genéticas, especialmente relacionados con el maíz híbrido. En el primer caso, los autores dividieron la aptitud combinatoria (AC) en general (ACG) y específica (ACE). La AC es la capacidad que poseen los individuos o una población de combinarse con otros, la ACG es el comportamiento medio de una línea en combinaciones híbridas y la ACE se refiere al efecto en donde ciertas combinaciones se expresan mejor o peor de lo esperado, con base en el comportamiento promedio de las líneas involucradas. Con respecto al tipo de acción génica que determina la AC de las líneas, la ACG está predominantemente asociada a la aditividad, en tanto que la ACE incluye a los efectos de dominancia y epistasis (Hallauer *et al.*, 2010). Griffing (1956) sistematizó el análisis estadístico para la estimación de los componentes de varianza cuando se utiliza un diseño dialélico basado en ACG y ACE.

Key words: maternal effects, components of genetic variation, productivity, High Valleys of Central México.

INTRODUCTION

Among mating systems, diallel designs, defined as sets of possible single crosses among a group of n parents, are the mating designs most often used in maize (*Zea mays* L.). Diallel models were presented by Schmidt (1919; cited by Martínez, 1983) and are used to estimate the components of genetic variation for any quantitative trait (such as yield) of the crosses as well as their productivity (Martínez, 1983).

Diallel crosses are useful tools in the study of biological populations for the estimation of main and interaction gene effects of quantitative traits of agricultural importance and also are used to establish breeding schemes with the aim of selecting superior genotypes (Gardner and Eberhart, 1966; Ávila *et al.*, 2009).

The studies of Sprague and Tatum (1942) and Griffing (1956) have contributed to the frequent use of diallel designs in genetic research, especially that concerning hybrid maize. Sprague and Tatum divided combining ability (CA) into general (GCA) and specific (SCA). CA is the capacity of individuals or a population to combine with others. GCA is the average behavior of a line through its hybrid combinations, and SCA refers to the effect in which certain combinations perform better or worse than expected, relative to the average behavior of the involved parental lines. Regarding the type of gene effects that determine the CA of the lines, GCA is predominantly associated with additive effects, while SCA includes effects of dominance and epistasis interactions (Hallauer *et al.*, 2010). Griffing (1956) systematized the statistical analysis for estimating the variance components when using a diallel crossing design based on GCA and SCA effects.

The complete diallel of interest for our study was formally proposed by Griffing (1956). This researcher defined diallel crosses as mating schemes of a set of p parental lines, with which a maximum of p^2 combinations are obtained. These combinations are divided into three groups: 1) the p parents; 2) the $p(p-1)/2$ direct F_1 crosses; and 3) the $p(p-1)/2$ reciprocal F_1 crosses. With these three groups, he

El dialélico completo, de interés para nuestro estudio, fue propuesto formalmente por Griffing (1956), quien definió a las cruas dialélicas como esquemas de apareamiento de un conjunto de p líneas progenitoras, donde se obtiene un máximo de p^2 combinaciones, que se dividen en tres grupos: 1) los p progenitores; 2) las $p(p-1)/2$ cruas F_1 directas; y 3) las $p(p-1)/2$ cruas F_1 recíprocas. Con estos tres grupos desarrolló cuatro métodos de análisis dialélicos que incluyen: I) las p^2 combinaciones posibles; II) los progenitores y las cruas F_1 directas; III) las cruas F_1 directas y recíprocas; y IV) las cruas F_1 directas.

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

El efecto materno, asociado con ADN extra nuclear del progenitor femenino, con frecuencia es ignorado al emplear el sistema de cruas dialélicas. Sin embargo, Mahgoub (2011) considera que el fenotipo de un individuo puede estar determinado también por este componente materno. Una forma de identificar tal contribución, de los progenitores a su descendencia, es mediante el estudio de las cruas recíprocas; de ellos, el dialélico completo es el sistema de apareamiento más común para demostrar este fenómeno (Martínez, 1983).

Con base en lo anterior, el objetivo de este estudio fue determinar la aptitud combinatoria, e identificar los efectos maternos de un grupo de líneas endogámicas (S_6 - S_8) a través de sus cruas, determinar el tipo de acción genética (dominancia o aditividad) de éstas y valorar su potencial genético, para su aprovechamiento en el programa de mejoramiento MMR (Dr. Moisés Mendoza Rodríguez[†]) que permita

desarrollar cuatro métodos de diallel analysis, which include i) the possible p^2 combinations, II) the parents and direct F_1 crosses, III) the direct and reciprocal F_1 crosses, and IV) the direct F_1 crosses.

The more frequently used Griffing designs are II and IV. Design II excludes the reciprocal crosses, while IV excludes reciprocal crosses and parental lines. However, when for any reason the researcher expects maternal effects, it is indispensable to study them; for this purpose, the basic linear model for the analysis of diallel experiments ($Y_{ijk} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + e_{ijk}$) can be developed even more as: $Y_{ijk} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + m_i - m_j + r_{ij} + e_{ijk}$; where Y_{ijk} is the observed phenotypical value of the cross, with parents i and j , in block k ; μ is a common effect in all the observations; g_i and g_j are the GCA effects of parents i and j ; s_{ij} is the effect of the SCA of the cross (i, j); m_i and m_j represent the maternal effects of the parents (i, j); r_{ij} is the reciprocal effect of the cross (i, j) and e_{ijk} is the random environmental effect corresponding to the observation (i, j, k).

The maternal effect associated with extra nuclear DNA of the female parent is frequently ignored when using the diallel cross system. However, Mahgoub (2011) suggests that the phenotype of an individual can also be determined by this maternal component. One way to quantify this contribution from parents to their descendants is to study reciprocal crosses, of which the complete diallel is the convenient mating system to demonstrate a phenomenon such as this (Martínez, 1983).

Based on the above, the objective of this study was the assessment of combining ability and maternal effects of a group of inbred lines (S_6 - S_8) through their crosses to determine the type of genetic effects (additive or dominant) for their use in the MMR breeding program (Dr. Moisés Mendoza Rodríguez[†]) that would permit increasing grain productivity. The hypothesis proposes that there is predominance of non-additive effects over additive effects, as well as the existence of maternal effects and the expression of superior crosses, developed from outstanding lines.

MATERIALS AND METHODS

All possible combinations of 10 inbred lines (S_6 - S_8) developed for maize production were evaluated under irrigated conditions in the High Valleys of Central México. The study was

incrementar la producción de grano. La hipótesis plantea la predominancia de los efectos no aditivos sobre los aditivos, así como la existencia de efectos maternos y la expresión de cruza de comportamiento superior, desarrollados a partir de líneas sobresalientes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las combinaciones posibles entre 10 líneas endogámicas (S_6-S_9), desarrolladas para la producción de maíz, se evaluaron en condiciones de riego en los Valles Altos del Centro de México. El estudio se realizó durante el ciclo primavera-verano 2014, en tres localidades de esa área ecológica (Cuadro 1).

En el ciclo primavera-verano de 2013, las 10 líneas progenitoras de maíz se sembraron en el Campo Agrícola Experimental del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, las líneas se seleccionaron previamente, en una prueba de mestizos durante 2012; con estos genotipos se desarrolló el esquema de cruza dialélico; con la semilla obtenida (F_1) en 2014 se establecieron los ensayos de evaluación bajo el diseño experimental látice simple 10×10 , con cuatro repeticiones, en tres localidades (Cuadro 1); el experimento se desarrolló bajo punta de riego en Tecámac. La unidad experimental fue un surco de 5 m de longitud y 0.8 m de separación.

Durante la estación de crecimiento y en la cosecha se obtuvo información de características cuantitativas asociadas con la fenología, morfología y el rendimiento. Los valores fueron promedio de cinco mazorcas de cada unidad experimental. Los datos se analizaron con correlación de Pearson (Restrepo y González, 2007), los caracteres con correlación positiva mayor con el rendimiento de grano se identificaron. Ellos fueron el peso de las mazorcas primarias ($Pmz1$), el peso del grano por mazorca (Pgr) y la longitud de la mazorca (Lmz); estos caracteres se analizaron con componentes de la variación.

El rendimiento de grano por unidad experimental (Rto_1) se determinó con la ecuación: $Rto_1 = ((PMz1 + PMz2) \times Id \times$

carried out in the spring-summer 2014 growing season in three locations of this ecological area (Table 1).

In the spring-summer growing season of 2013, the 10 maize parental lines were planted in the Agriculture Experimental station of the Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. In 2012 the lines had been previously selected by a topcross test. With these genotypes, the diallel cross scheme was developed. With seed obtained (F_1) in 2014, the field evaluation assays were set up in a simple 10×10 lattice experimental design with four replications in three locations (Table 1). The experiment was carried out under only one planting irrigation in Tecámac. The experimental unit was one 5 m long, 0.8 m wide row.

During the growing season and harvest, information on quantitative characteristics associated with phenology, morphology and grain yield was recorded. Values were the average of five ears from each experimental unit. The data were analyzed with Pearson correlation (Restrepo and González, 2007), and traits with higher and positive correlation with grain yield were identified. These traits were primary ear weight ($Pmz1$), grain weight per ear (Pgr) and ear length (Lmz). These traits were further analyzed for estimation of variance components.

Grain yield per experimental unit (Rto_1) was determined with the equation: $Rto_1 = ((PMz1 + PMz2) \times Id \times (100 - \%Hum) / 100) / 0.86$; where $PMz1$ and $PMz2$ were weights of the primary and secondary ears harvested per experimental unit; Id , grain-ear index; $\% Hum$, moisture content of the ear sample in the field, and 0.86, a correction factor to readjust yield to 14 % moisture (Pérez, 2001). With this result and the size of the experimental unit, grain yield (Rto) in $t\ ha^{-1}$ was estimated.

Genetic analysis was performed with grain yield using PROC GLM, with Model I (fixed effects) of Method I (complete diallel) of Griffing (1956), considering that parents were selected based on their performance in a topcross test.

The combined analysis of variance was performed with the linear model $Y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \delta_{k(l)} + \nu_{ij} + v_{ij} + (\alpha\nu)_{ijl} + (\alpha\nu)_{ijl} + e_{ijkl}$ where Y_{ijkl} is the observed phenotypical value of the cross (i, j)

Cuadro 1. Localidades para la evaluación de cruza dialélicas.
Table 1. Locations where diallel crosses were field evaluated.

Localidad	T (°C)	Pp (mm)	Alt (m)	Fs	Ds Plantas por ha	Riegos (número)
Montecillo, Estado de México	16.4	550.2	2240	10/04		5
Tecámac, Estado de México	17.1	443.5	2265	01/06	65 000	2
Mixquiahuala, estado de Hidalgo	18.3	428.3	2009	26/04		3

T: temperatura media anual; Pp: precipitación anual; Alt: altura sobre el nivel del mar; Fs: fecha de siembra; Ds: densidad de siembra ♦ T: annual mean temperature; Pp: annual precipitation; Alt: altitude; Fs: sowing date and Ds: sowing density.

$(100 - \%Hum) / 100) / 0.86$; donde $PMz1$ y $PMz2$ fueron los pesos de las mazorcas primarias y secundarias cosechadas por unidad experimental; Id , el índice de desgrane; $\% Hum$, la humedad de la muestra en campo y 0.86 un factor de corrección, para reajustar el rendimiento a 14 % de humedad (Pérez, 2001). Con este resultado y el tamaño de la unidad experimental se estimó el rendimiento de grano en $t ha^{-1}$ (Rto).

El análisis genético se realizó con el rendimiento de grano mediante el PROC GLM, y se efectuó con el Modelo I (efectos fijos) del Método I (dialélico completo) de Griffing (1956), considerando que los progenitores fueron seleccionados con base en su comportamiento en una prueba de mestizos.

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

El análisis dialélico se realizó con SAS versión 9.3 (SAS, 2010). La prueba de significancia de los efectos principales (ACG, ACE, EMat, ERec) e interacciones (ACG×Loc, ACE×Loc, EMat×Loc y ERec×Loc) se realizaron con las pruebas de F propuestas por Martínez (1983) para el Diseño I de Griffing.

Para conocer la estabilidad de la expresión de cada genotipo, el análisis se realizó con el valor medio entre las localidades; no obstante, dada la interacción significativa localidades y aptitud combinatoria, se incluyó el análisis específico por localidad.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de varianza

Los cuadrados medios del análisis de varianza combinado fueron significativos ($p \leq 0.01$) entre cruza y localidades (Cuadro 2) para rendimiento de

within replication k in location l ; μ is the general mean; α_l is the effect of location l ; $\delta_{k(l)}$ is the effect of the block or replication k in location l ; v_{ij} is the effect of the cross $= g_i + g_j + s_{ij}$, where g_i and g_j are the effects of GCA of parents i and j , respectively; s_{ij} is the effect of the SCA of the cross (i, j); $v_{ij} = m_i - m_j + r_{ij}$, where m_i and m_j are the maternal effects of parents i and j , correspondingly, and r_{ij} is the reciprocal effect of the cross (i, j); $(\alpha v)_{ijl} = (\alpha g)_{il} + (\alpha g)_{jl} + (\alpha s)_{ijl}$ where $(\alpha v)_{ijl}$ is the interaction effect between crosses and the environment; $(\alpha g)_{il}$ and $(\alpha g)_{jl}$ are the interaction effects between the GCA effects of g_i and g_j with the environment, respectively; $(\alpha s)_{ijl}$ is the interaction between the s_{ij} effect and the environment; $(\alpha v)_{ijl} = (\alpha m)_{il} + (\alpha m)_{jl} + (\alpha r)_{ijl}$, where $(\alpha v)_{ijl}$ is the interaction effect between v_{ij} and the environment; $(\alpha m)_{il}$ and $(\alpha m)_{jl}$ are the interaction effects between m_i and m_j with the environment; $(\alpha r)_{ijl}$ is the interaction effect between r_{ij} and the environment; and e_{ijkl} is the random effect of the error corresponding to the observation (i, j, k, l).

The diallel analysis was computed with SAS version 9.3 software (SAS, 2010). Tests of significance for principal effects (GCA, SCA, EMat, ERec) and interactions (GCA×Loc, SCA×Loc, EMat×Loc and ERec×Loc) were carried out with F tests proposed by Martínez (1983) for the Griffing Design I.

To determine the stability of the expression of each genotype, the analysis was performed with the mean value over locations. Nevertheless, given the significant interaction between locations and combining ability, the specific analysis by location was included.

RESULTS AND DISCUSSION

Analysis of variance

Mean squares of the combined analysis of variance were significant ($p \leq 0.01$) for crosses and locations (Table 2) for grain yield (Rto), and the variables $Pmz1$, Pgr and Lmz showed high correlation with Rto . Differences among crosses are attributed to the expression of genetic variability associated with the types of gene effects expressed in each cross and to heterosis, due to interaction of the participating lines.

The contrasting expression among locations for different traits is attributable to environmental effects on genotypes, that is, the inability of some genotypes to overcome differential ecological effects associated with moisture, temperature, and phytopathological and soil conditions. This determined the significant interaction of crosses by locations ($Cruzas \times Loc$). Hallauer *et al.* (2010) point out that single crosses,

Cuadro 2. Cuadrados medios del análisis de varianza combinado para el rendimiento de grano y tres variables con mayor correlación con éste en un esquema completo de cruza dialélica.**Table 2. Mean squares of the combined analysis of variance for grain yield and three variables that correlated most with yield in a complete scheme of diallel crosses.**

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

** $p \leq 0.01$ y * $p \leq 0.05$, FV: fuente de variación, GL: grados de libertad, Rto: rendimiento de grano, Pmzl: peso de mazorcas primarias, Pgr: peso de grano por mazorca, Lmz: longitud de mazorca, ACG: aptitud combinatoria general, ACE: aptitud combinatoria específica, EMat: efectos maternos, ERec: efectos recíprocos, Loc: localidad y CV: coeficiente de variación ❖ ** $p \leq 0.01$ and * $p \leq 0.05$; FV: source of variation; GL: degrees of freedom; Rto: grain yield; Pmzl: weight of primary ears; Pgr: grain weight per ear; Lmz: ear length; ACG: general combining ability; ACE: specific combining ability; EMat: maternal effects; ERec: reciprocal effects; Loc: location; and CV: coefficient of variation.

grano (Rto) y las variables Pmzl, Pgr y Lmz mostraron correlación mayor con éste. Las diferencias entre las cruza se atribuyen a la expresión de la variabilidad genética, asociada con los tipos de acción génica que se expresaron en cada una y a la heterosis, producto de la interacción de las líneas participantes.

La expresión contrastante de las variables entre las localidades se atribuyó al efecto ambiental sobre los genotipos; es decir, a la incapacidad de algunos para amortiguar el efecto ecológico diferencial asociado con las condiciones hídricas, térmicas, fitopatológicas y edáficas. Esto se manifestó en la interacción significativa de cruza y localidades (*Cruzas×Loc*). Al respecto, Hallauer *et al.* (2010) señalan que las cruza simples, comparadas con las cruza trilineales y dobles, generalmente presentan mayor interacción con el ambiente, dada su homogeneidad.

Las diferencias entre las cruza fueron significativas por lo cual, la suma de cuadrados fue fraccionada entre ACG y EMat de los progenitores y ACE y ERec de los cruzamientos (Cuadro 2). Para ACG y ACE se encontraron diferencias significativas ($p \leq 0.01$) en todas las variables, lo cual indica contrastes debidos a efectos aditivos y no aditivos.

compared with trilinear and double crosses, given their homogeneity, generally have greater interaction with the environment.

Because differences among crosses were significant ($p \leq 0.01$), sum of squares was fractioned into GCA and EMat of the parents and SCA and ERec of the crosses (Table 2). GCA and SCA were significant ($p \leq 0.01$) for all variables, which means that contrasts were due to additive and non-additive effects.

The EMat were not significant ($p > 0.05$), that is, the traits Rto, Pmzl, Pgr and Lmz expressed only nuclear inheritance and did not show significant effects due to extra nuclear genetic information. ERec had significant differences ($p \leq 0.05$) for Rto and Pmzl, which were attributable to interaction effects of nuclear and cytoplasmic DNA. Cockerham (1963) denominated these effects non-maternal.

The significant interaction *Cruzas×Loc* led to the decomposition of interaction effects: *GCA×Loc*, *SCA×Loc*, *EMat×Loc* and *ERec×Loc* (Table 2). *GCA×Loc* and *SCA×Loc* interactions were significant ($p \leq 0.01$), except in the variable Pgr and *ACE×Loc*; *EMat×Loc* and *ERec×Loc* were not significant. The significant interactions showed that

Los EMat no fueron significativos ($p > 0.05$), es decir, los caracteres Rto, Pmzl, Pgr y Lmz expresaron sólo herencia nuclear y no mostraron efectos significativos debidos a información genética extra nuclear. Los ERec presentaron diferencias significativas ($p \leq 0.05$) en Rto y Pmzl, las que se atribuyen a los efectos de interacción entre el ADN nuclear y el citoplásmico. Estos los denominó Cockerham (1963) efectos no maternos.

La interacción significativa Cruzas $\times$ Loc condicionó el fraccionamiento de los efectos de interacción: ACG $\times$ Loc, ACE $\times$ Loc, EMat $\times$ Loc y ERec $\times$ Loc (Cuadro 2). Las interacciones ACG $\times$ Loc y ACE $\times$ Loc fueron significativas ($p \leq 0.01$), excepto en la variable Pgr y ERec $\times$ Loc; las interacciones EMat $\times$ Loc y ERec $\times$ Loc no fueron significativas. Las interacciones mostraron que los efectos de ACG y ACE fueron específicos para los ambientes de evaluación; por lo tanto, se incluyó el análisis en cada localidad.

La suma de cuadrados del ANAVA indicó que la contribución a la varianza del rendimiento de grano, atribuible a las cruzas, estuvo explicada por ACE 54 %, ACG 34 %, ERec 8.7 % y EMat 2.3 %; es decir, para Rto los efectos no aditivos fueron más importantes que los aditivos, aunque estos últimos fueron también significativos en la expresión de la variación genética del rendimiento. Una tendencia similar se observó para Pgr. Según Ávila *et al.* (2009) la superioridad de los efectos no aditivos se puede deber a la heterosis resultante de las combinaciones híbridas entre los progenitores, la cual pudo asociarse con divergencia genética entre las líneas (Legesse *et al.*, 2009). Para Pmzl los efectos de ACG y ACE fueron similares, mientras que para Lmz el efecto de ACG fue mayor que el de ACE; la contribución a la varianza de ERec fue limitada (< 6 %). Estudios similares también muestran que el rendimiento de grano está controlado principalmente por efectos no aditivos (Ávila *et al.*, 2009; Pérez-López *et al.*, 2014; Rodríguez-Pérez *et al.*, 2016).

Los resultados mostraron que los efectos de ACG, ACE y ERec difirieron con respecto al carácter evaluado y al genotipo estudiado. No obstante, son deseables aquellas líneas cuya ACG para el rendimiento de grano esté correlacionada con la ACG para componentes del rendimiento (Fan *et al.*, 2008).

GCA and SCA effects were specific for the evaluation environments. Therefore, analysis for each location was included.

The ANOVA sum of squares indicated that the contribution of grain yield variance attributable to the crosses, was explained by SCA (54 %), GCA (34 %), ERec (8.7 %) and EMat (2.3 %). That is, for Rto, non-additive effects were more important than additive effects, although the latter were also significant in the expression of genetic variation of yield. A similar trend was observed for Pgr. According to Ávila *et al.* (2009), superiority of non-additive effects may be due to heterosis resulting from hybrid combinations, which could be associated with genetic divergence among parental lines (Legesse *et al.*, 2009). For Pmzl, GCA and SCA effects were similar, whereas for Lmz, GCA effects were higher than those of SCA; ERec effects contributed little (< 6 %) to the variance among crosses. Similar studies have also shown that grain yield is controlled mainly by non-additive effects (Ávila *et al.*, 2009; Pérez-López *et al.*, 2014; Rodríguez-Pérez *et al.*, 2016).

These results show that the effects of GCA, SCA and ERec had different degrees of relevance for each considered trait and genotype studied. Nevertheless, those lines whose GCA for grain yield correlates with GCA for yield components are desirable (Fan *et al.*, 2008).

The non-significant maternal effect (EMat) would mean that crosses can be used in both directions (direct and reciprocal) with no significant differences. This is backed by Cockerham (1963) and Hallauer *et al.* (2012), who pointed out that in plants maternal effects are minimal and it is generally not necessary to consider them. However, there could have been erroneous interpretations and some uncertainty could have been generated in the results if they had not been evaluated (Mahgoub, 2011). In contrast, Fan *et al.* (2013) considered maternal effects important for crops such as maize because grain yield is widely determined by the endosperm.

Grain yield and GCA of parental lines

Phenotypical expression of parental lines was outstanding. Even though they are highly homozygous (S_6 - S_8), their average grain yield was higher than the necessary minimum for seed production (5.6 t ha^{-1} , general average; Table 3). In this regard, Espinosa *et*

Los efectos maternos (EMat) no significativos en este estudio mostraron que el aprovechamiento de las cruza podría realizarse en ambos sentidos (directo y recíproco), sin que haya diferencias significativas. Esto se apoya en lo señalado por Cockerham (1963) y Hallauer *et al.* (2010), respecto a que en plantas los efectos maternos son mínimos y que generalmente es innecesaria su consideración. Sin embargo, podrían haber interpretaciones erróneas y generar incertidumbre de los resultados si no se hubieran evaluado (Mahgoub, 2011). Al contrario, Fan *et al.* (2013) consideran los efectos maternos importantes para cultivos como el maíz, donde el rendimiento de grano está determinado ampliamente por el endospermo.

Rendimiento de grano y ACG de las líneas

La expresión fenotípica de las líneas fue sobresaliente, ya que aun cuando son altamente homocigóticas (S_6 - S_8) mostraron un valor medio de rendimiento superior al mínimo necesario (5.6 t ha^{-1} , valor promedio general; Cuadro 3). De acuerdo con Espinosa *et al.* (2002), para la rentabilidad económica de la producción de semilla, las líneas utilizadas como progenitores femeninos, de híbridos de cruce simple, deben expresar una producción mínima necesaria de 3.0 t ha^{-1} .

al. (2002) stated that, to be economically profitable, the lines used as female parents for seed production of single cross hybrids should yield at least 3.0 t ha^{-1} .

Based on the mean value of the three locations, yield of the lines showed an interval of variation between 8.3 to 3.8 t ha^{-1} ; particularly, yield potential was greater in Mixquiahuala, Hidalgo (6.3 t ha^{-1} on average) than in Tecámac, Estado de México (4.8 t ha^{-1} on average).

This performance was associated with specific conditions of each location. In Mixquiahuala, although water availability was lower than usual, reduced from six to three applications (with wastewater) because of water shortages in the irrigation district, timely supply (at sowing and during flowering and grain filling) produced better expression of genotypes (lines and single crosses). In Montecillo, an atypical incidence of *Fusarium* spp. in the experimental plot caused a significant reduction (20 %) in yield. This event was unexpected because yield could have been similar to that of Mixquiahuala because of optimal crop management. In Tecámac, the irrigation system was also affected, and only two water applications (at sowing and flowering) caused lower grain yield, relative to the rest of the locations.

In Mixquiahuala, lines exhibited variation for Rto, from 9.7 (L6) to 3.9 (L2) t ha^{-1} (Table 3). In

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

Table 3. Grain yield and general combining ability of parent lines in three locations of the High Valleys of Central Mexico.

Línea	Montecillo		Mixquiahuala		Tecámac		$\bar{x}$	
	Rto t ha^{-1}	g_i	Rto t ha^{-1}	g_i	Rto t ha^{-1}	g_i	Rto t ha^{-1}	g_i
L1	6.7**	-0.22 ⁽⁸⁾	5.7	-0.66 ⁽¹⁰⁾	5.3**	-0.29 ⁽⁸⁾	5.9**	-0.39 ⁽⁸⁾
L2	4.2	-0.38 ⁽⁹⁾	3.9	-0.49 ⁽⁶⁾	4.6	-0.32 ⁽⁹⁾	4.2	-0.40 ⁽⁹⁾
L3	4.4	-0.03 ⁽⁵⁾	4.2	-0.62 ⁽⁹⁾	3.7	-0.18 ⁽⁷⁾	4.1	-0.28 ⁽⁶⁾
L4	4.8	-0.01 ⁽⁴⁾	4.7	-0.55 ⁽⁸⁾	3.0	-0.52 ⁽¹⁰⁾	4.2	-0.36 ⁽⁷⁾
L5	7.0**	0.19 ⁽³⁾	8.0**	0.17 ⁽⁵⁾	6.0**	0.40 ⁽¹⁾	7.0**	0.25 ⁽⁴⁾
L6	9.1**	0.60 ⁽²⁾	9.7**	0.92 ⁽²⁾	6.2**	0.18 ⁽⁴⁾	8.3**	0.57 ⁽¹⁾
L7	6.7**	-0.63 ⁽¹⁰⁾	7.2**	-0.54 ⁽⁷⁾	6.3**	-0.03 ⁽⁶⁾	6.7**	-0.40 ⁽¹⁰⁾
L8	5.7	0.76 ⁽¹⁾	7.2**	0.25 ⁽⁴⁾	4.6	0.25 ⁽³⁾	5.8	0.42 ⁽³⁾
L9	4.3	-0.14 ⁽⁶⁾	4.0	0.31 ⁽³⁾	3.0	0.15 ⁽⁵⁾	3.8	0.11 ⁽⁵⁾
L10	4.4	-0.14 ⁽⁷⁾	8.4**	1.05 ⁽¹⁾	4.8**	0.37 ⁽²⁾	5.9**	0.43 ⁽²⁾
DHS	2.86	0.67	2.95	0.98	1.58	0.56	2.56	0.74

** $p \leq 0.01$ y * $p \leq 0.05$; Rto: rendimiento de grano, g_i : efecto de ACG y DHS: diferencia honesta significativa. El valor en paréntesis muestra el orden de las líneas con respecto al efecto de su ACG (1: mayor y 10: menor) ♦ ** $p \leq 0.01$ and * $p \leq 0.05$; Rto: grain yield; g_i : effect of GCA; and DHS: Honest significant difference. The value in parentheses shows the order of the lines in terms of the effect of their GCA (1: highest and 10: lowest).

Con base en el valor medio de las tres localidades, el rendimiento de las líneas mostró un intervalo de variación de 8.3 a 3.8 t ha⁻¹. En particular, el rendimiento mostró potencial mayor en Mixquiahuala, Hidalgo (6.3 t ha⁻¹ en promedio) y menor en Tecámac, Estado de México (4.8 t ha⁻¹ en promedio).

El comportamiento anterior se asoció con particularidades de las localidades. En Mixquiahuala, aunque con condiciones hídricas menores a las comunes, dada la reducción de 6 a 3 riegos (con “aguas negras”) por la disponibilidad limitada de agua en el distrito de riego, suministrados en los momentos oportunos (en siembra, durante la floración y en el llenado de grano), se obtuvo la mejor expresión de los genotipos (líneas y cruza simples). En Montecillo, la incidencia “atípica” de *Fusarium* spp. en el lote experimental, causó reducción significativa en el rendimiento (20 %), inesperada porque el rendimiento podría haberse igualado al de Mixquiahuala, por las condiciones óptimas para el cultivo. En Tecámac el sistema de riego estuvo afectado, por lo que la aplicación de dos riegos únicamente, en la siembra y en la floración, causó restricción hídrica y provocó rendimiento de grano menor, respecto al resto de las localidades.

En Mixquiahuala las líneas mostraron variación de Rto, de 9.7 (L6) a 3.9 (L2) t ha⁻¹ (Cuadro 3); en Montecillo el intervalo fue 9.1 (L6) a 4.2 (L2) t ha⁻¹ y en Tecámac 6.3 (L7) a 3.8 (L9) t ha⁻¹. A pesar del rendimiento satisfactorio de las líneas, fue posible discriminar su expresión e identificar a las superiores. Acorde al valor medio de las tres localidades, las líneas L5, L6 y L7 mantuvieron un Rto igual o superior a 6.0 t ha⁻¹ y el de L2, L3, L4 y L9 fue menor a 5 t ha⁻¹.

Para ACG, dada la interacción con localidades, el comportamiento en cada sitio se analizó. En Montecillo (Cuadro 3) las líneas L6, L5, L1 y L7 mostraron Rto superior (9.1, 7.0, 6.7 y 6.7 t ha⁻¹, respectivamente) y solo L6 y L5 fueron sobresalientes en Rto y ACG. La línea L8 con Rto de 5.7 t ha⁻¹ presentó la ACG mayor (0.76). Por lo tanto, las líneas L5, L6 y L8 de efectos positivos se consideraron de ACG superior.

En Mixquiahuala (Cuadro 3) las líneas L6, L10, L5, L7 y L8 presentaron Rto mayor (9.7, 8.4, 8.0, 7.2 y 7.2 t ha⁻¹). De acuerdo con Rto y los efectos de ACG, para esta localidad se determinó que las líneas de ACG alta fueron L5, L6, L8, L9 y L10.

Montecillo the interval was 9.1 (L6) to 4.2 (L2) t ha⁻¹, and in Tecámac 6.3 (L7) to 3.8 (L9) t ha⁻¹. Despite the satisfactory yield of the lines, it was possible to discriminate superior lines based on yield expression. In accord with the mean value over locations, lines L5, L6 and L7 consistently yielded an Rto equal to or higher than 6.0 t ha⁻¹, while L2, L3, L4 and L9 had yields below 5 t ha⁻¹.

Given the significance of the interaction GCA by locations, expression at each site was analyzed. In Montecillo (Table 3), lines L6, L5, L1 and L7 had higher Rto (9.1, 7.0, 6.7 and 6.7 t ha⁻¹, respectively), but only L6 and L5 had outstanding Rto and significant GCA. Line L8 with an Rto of 5.7 t ha⁻¹ had the highest GCA (0.76). Therefore, lines L5, L6 and L8 were considered to have superior GCA.

In Mixquiahuala (Table 3), lines L6, L10, L5, L7 and L8 had higher Rto (9.7, 8.4, 8.0, 7.2 and 7.2 t ha⁻¹). According to Rto and GCA effects, it was determined that, for this location, the lines with significant GCA were L5, L6, L8, L9 and L10.

In Tecámac (Table 3), lines with higher Rto were L7, L6, L5, L1 and L10, but only three of them (L5, L6 and L10) had positive GCA effects. Lines L8 and L9 would be added as lines with high GCA and medium yield.

The above, plus the mean for Rto and GCA, made it possible to differentiate and classify the parental lines based on performance into the following groups: 1) high GCA and superior Rto, L5 and L6; 2) high GCA and medium Rto, L8 and L10; 3) positive GCA and low Rto, L9; 4) low GCA and medium Rto, L1 and L7; and 5) low GCA and low Rto, L2, L3 and L4.

Classification of the lines based on their GCA and Rto was adequate because those with high GCA are expected to form crosses with higher yields due to the contribution of their favorable alleles (Reyes *et al.*, 2004; Legesse *et al.*, 2009; Escorcia-Gutiérrez *et al.*, 2010; Pérez-López *et al.*, 2014). On the other hand, lines with low GCA mated among themselves would not be expected to originate outstanding crosses.

Rto and GCA are not directly related since in Montecillo lines L1 and L7 had high Rto and negative g_i , and L8 had medium Rto but positive g_i . That is, of the lines with higher Rto, only some had higher GCA effects. These results partially contrast with those of Reyes *et al.* (2004), who

En Tecámac (Cuadro 3), las líneas de Rto mayor fueron: L7, L6, L5, L1 y L10; pero sólo tres (L5, L6 y L10) presentaron coeficientes de ACG positivos, a las cuales se adhirieron L8 y L9 como líneas de ACG alta, pero de rendimiento medio.

De acuerdo con lo anterior y el valor medio de Rto y ACG fue posible diferenciar y clasificar el comportamiento de las líneas en: 1) ACG alta y Rto superior L5 y L6, 2) ACG alta y Rto medio L8 y L10, 3) ACG positiva y Rto bajo L9, 4) ACG baja y Rto medio L1 y L7, y 5) ACG baja y Rto bajo L2, L3 y L4.

La clasificación de las líneas con base en su ACG y Rto fue adecuada porque se espera (Reyes *et al.*, 2004; Legesse *et al.*, 2009; Escorcía-Gutiérrez *et al.*, 2010; Pérez-López *et al.*, 2014) que las de ACG alta formen cruza con rendimiento superior, por la probabilidad mayor de interactuar positivamente entre ellas debido a la contribución de sus alelos favorables. Al contrario, las líneas de ACG baja se esperaba que apareadas entre sí originaran cruzamientos poco sobresalientes.

Rto y ACG no se relacionaron directamente, pues en Montecillo L1 y L7 presentaron Rto alto y g_i negativo y L8 Rto medio pero g_i positivo. Es decir, entre las líneas con Rto mayor solo algunas tuvieron los efectos de ACG mayores. Estos resultados contrastaron parcialmente con los de Reyes *et al.* (2004) quienes encontraron que las líneas endogámicas con Rto mayor fueron también las de ACG alta. En contraste, los resultados coincidieron con los de Pérez-López (2014), quienes asociaron tal respuesta a la selección integral de las líneas, que juntó con el criterio de rendimiento superior se seleccionaron genotipos con características complementarias importantes para el fitomejoramiento, como precocidad, altura de la planta, peso de la mazorca, número de hileras, lo que pudo conducir a las discrepancias entre Rto y ACG.

Rendimiento de grano y ACE de las cruza

Aunque, la interacción ACE×Loc fue significativa (Cuadro 2), el análisis de la expresión del rendimiento de las cruza y su ACE se hizo con base en el valor medio de las tres localidades, esto permitió reconocer la estabilidad o adaptación específica de las cruza y el efecto de la ACE.

Por localidad, el valor medio de rendimiento de las 90 cruza posibles, siguió la misma tendencia que en las líneas: Mixquiahuala (8.5 t ha^{-1}) > Montecillo

found that inbred lines with high Rto were also those with high GCA. However, results of our research agree with those of Pérez-López *et al.* (2014), who also found this type of performance (high *per se* grain yield but not necessarily high GCA effects) and attributed it to selection of lines by multi-trait criteria: superior grain yield with other desirable characteristics such as earliness, plant height, ear weight, number of rows, which could lead to good inbreds but not necessarily with high GCA.

Grain yield and SCA of the crosses

Although SCA×Loc interaction was significant (Table 2), the analysis of yield expression of crosses and their SCA was based on the mean value of the three locations. This allowed recognizing the specific stability or adaptation of the crosses and the effect of SCA.

By location, the mean yield of the 90 possible crosses followed the same trend as yield of lines: Mixquiahuala (8.5 t ha^{-1}) > Montecillo (6.8 t ha^{-1}) and Tecámac (6.0 t ha^{-1}). This performance was dependent on the environmental conditions of each respective location (Table 4).

In general and based on the mean value, grain yield of the 22 crosses with outstanding yield, which included the ten highest yielding crosses of each location, was between 8.7 and 7.3 t ha^{-1} . In contrast, the lowest yielding cross produced 4.9 t ha^{-1} (Table 4).

The SCA values were predominantly positive for the superior yielding crosses and negative for low-yielding crosses. This expression was similar to other studies on combining ability (Reyes *et al.*, 2004; Pérez-López *et al.*, 2014). The SCA variation interval was 1.21 to -1.31 , which in the extreme positive case the value did not match the highest expression of Rto, but it did coincide in the extreme negative case with lower Rto. Nevertheless, despite the existence of variation for this effect, the values were smaller compared with those obtained by Reyes *et al.* (2004) and Escorcía *et al.* (2010), but similar to those obtained by Legesse *et al.* (2009). This may have been due to genetic divergence among the lines, which was also observed through comparisons of yield of the best lines and their respective crosses.

(6.8 t ha⁻¹) y Tecámac (6.0 t ha⁻¹). Este comportamiento fue dependiente de las condiciones ambientales de las localidades (Cuadro 4).

En general y con base en el valor medio, el rendimiento de grano de las 22 cruza con rendimiento sobresaliente en el estudio, que incluyeron las diez cruza de rendimiento superior en cada localidad, fue entre 8.7 y 7.3 t ha⁻¹. Al contrario, aquélla con rendimiento inferior mostró 4.9 t ha⁻¹ (Cuadro 4).

Los valores de ACE fueron predominantemente positivos para las cruza de rendimiento superior y negativos para las de rendimiento inferior, esta

According to mean yield, the eight superior crosses (>8.0 t ha⁻¹) were outstanding because they had superior Rto in at least two locations, but none of the ten superior crosses were superior at all the locations. No perfect direct relationship was observed between SCA and Rto; crosses L9×L6 and L9×L10, with high Rto showed high positive SCA values, but crosses L3×L9 and L5×L7 had higher SCA values. In contrast, cross L6×L10, with a medium Rto, had negative SCA.

Although SCA values could not entirely explain yield expression, there was a direct trend between

Cuadro 4. Efecto de aptitud combinatoria específica en veintidós cruzamientos con mayor y cinco con rendimiento menor de grano en cada localidad de estudio y el valor medio entre las mismas.

Table 4. Effect of specific combining ability in 22 crosses with the highest grain yield and five with the lowest grain yield in each location of study and their mean values.

Núm.	Montecillo			Mixquiahuala			Tecámac			$\bar{x}$	
	Cruza	Rto t ha ⁻¹	s_{ij}	Cruza	Rto t ha ⁻¹	s_{ij}	Cruza	Rto t ha ⁻¹	s_{ij}	Rto	s_{ij}
1	L9×L6	8.3	1.08	L9×L6	11.0	1.50	L9×L6	6.8	0.59	8.7	1.06
2	L9×L10	6.9	0.43	L9×L10	11.5	1.84	L9×L10	7.4	0.99	8.6	1.09
3	L10×L8	9.2	1.86	L10×L8	9.1	-0.42	L10×L8	7.1	0.68	8.5	0.71
4	L10×L5	7.1	0.33	L10×L5	11.1	1.65	L10×L5	7.0	0.40	8.4	0.79
5	L10×L6	7.0	-0.16	L10×L6	11.2	0.94	L10×L6	6.9	0.47	8.4	0.42
6	L8×L10	8.0	0.64	L8×L10	10.2	0.67	L8×L10	6.6	0.09	8.3	0.47
7	L6×L8	8.4	0.36	L6×L8	9.5	0.09	L6×L8	6.4	0.08	8.1	0.18
8	L5×L9	7.2	0.37	L5×L9	9.9	1.15	L5×L9	7.2	0.76	8.1	0.76
10	L3×L9	7.9	1.34	L3×L9	9.3	1.34	L3×L9	6.8	0.95	8.0	1.21
11	L5×L7	7.1	0.86	L5×L7	9.7	1.76	L5×L7	7.0	0.81	7.9	1.14
12	L9×L8	8.6	1.30	L9×L8	7.6	-1.19	L9×L8	7.4	1.16	7.9	0.42
13	L5×L6	6.8	-0.71	L5×L6	9.8	0.45	L5×L6	7.1	0.65	7.9	0.13
14	L6×L10	7.0	-0.17	L6×L10	10.2	-0.04	L6×L10	6.3	-0.12	7.8	-0.11
15	L5×L8	8.3	0.65	L5×L8	8.8	0.16	L5×L8	6.3	-0.20	7.8	0.20
16	L10×L9	6.2	-0.29	L10×L9	9.7	0.03	L10×L9	7.1	0.76	7.7	0.17
18	L2×L6	6.5	-0.41	L2×L6	10.5	1.81	L2×L6	5.7	-0.05	7.6	0.45
20	L4×L8	8.9	1.41	L4×L8	8.2	0.18	L4×L8	5.5	-0.09	7.5	0.50
21	L10×L7	5.5	-0.43	L10×L7	9.5	0.67	L10×L7	7.5	1.33	7.5	0.52
22	L9×L4	5.5	-1.03	L9×L4	10.8	2.76	L9×L4	6.1	0.65	7.5	0.79
25	L3×L10	8.4	1.84	L3×L10	8.9	0.18	L3×L10	5.0	-1.03	7.4	0.33
28	L10×L3	6.4	-0.20	L10×L3	8.6	-0.11	L10×L3	7.2	1.12	7.4	0.27
30	L1×L8	8.2	0.95	L1×L8	7.5	-0.31	L1×L8	6.3	0.46	7.3	0.37
86	L3×L5	6.0	-0.85	L3×L5	6.5	-1.33	L3×L5	5.5	-0.55	6.0	-0.91
87	L7×L1	6.0	0.16	L7×L1	6.0	-1.09	L7×L1	5.8	0.31	5.9	-0.21
88	L3×L7	6.3	0.23	L3×L7	5.9	-1.19	L3×L7	4.9	-0.74	5.7	-0.57
89	L2×L1	5.0	-1.09	L2×L1	6.2	-0.92	L2×L1	4.9	-0.33	5.4	-0.78
90	L1×L7	5.3	-0.57	L1×L7	4.9	-2.12	L1×L7	4.3	-1.23	4.9	-1.31
	DHS	3.3			4.9			2.7		3.6	

Rto: rendimiento de grano; s_{ij} : efecto de ACE, DHS: diferencia honesta significativa, Núm: orden ascendente de los genotipos (1-90) con base en el valor medio de rendimiento de las tres localidades estudiadas. En negritas, las diez cruza de rendimiento superior en cada localidad ♦ Rto: grain yield; s_{ij} : effect of SCA; DHS: honest significant difference; No: ascending order of the genotypes (1-90) based on the mean yield of the three localities studied. In bold type, the ten crosses with the highest yields in each location.

expresión coincidió con estudios de aptitud combinatoria similares (Reyes *et al.*, 2004; Pérez-López *et al.*, 2014). El intervalo de variación de la ACE fue de 1.21 a -1.31 , que en el valor positivo no coincidió con la expresión de Rto superior pero sí en el caso negativo con el Rto inferior. No obstante, a pesar de la variación para este efecto, los valores fueron pequeños comparados con los que obtuvieron Reyes *et al.* (2004) y Escorcia *et al.* (2010), pero similares a los de Legese *et al.* (2009). Esto pudo deberse a la divergencia genética entre las líneas, que también se observó mediante la comparación del rendimiento de las mejores líneas y de sus cruas respectivas.

De acuerdo con el valor medio de rendimiento, las ocho cruas superiores ($>8.0 \text{ t ha}^{-1}$) sobresalen por presentar Rto superior en al menos dos localidades; ninguna cruza con rendimiento entre las diez cruas superiores en cada localidad. Entre la ACE y el Rto no se observó relación directa, pues las cruas L9×L6 y L9×L10, con Rto superior, mostraron valores positivos y altos; pero L3×L9 y L5×L7, con Rto medio, mostraron valores ACE mayores. Al contrario, L6×L10 con Rto medio mostró ACE negativa.

Con base en lo anterior, los valores de ACE no permitieron explicar completamente la expresión del rendimiento; pero se observó una tendencia asociada con ACG de las líneas para las cruas. De las noventa cruas posibles, 22 fueron sobresalientes (Cuadro 4); de estas, ocho con Rto superior ($>8.0 \text{ t ha}^{-1}$) se formaron solo por líneas de ACG alta (L5, L6, L8 y L10) o al menos positiva (L9). En el resto de las cruas sobresalientes ($<8.0 \text{ t ha}^{-1}$), en la mayoría participó al menos una línea de ACG baja, aunque también hubo algunas en las que participaron dos líneas de ACG alta, como L9×L8, L5×L8), e incluso las dos líneas con Rto mayor y ACG alta, L5×L6.

La expresión genética del rendimiento de grano, para las cruas sobresalientes estuvo fundamentado en dos posibilidades: 1) que la cruza esté formada por ambas líneas de ACG alta, en cuyo caso los efectos de ACE pueden ser altos o no, y 2) que la cruza se forme con al menos una línea de ACG alta pero cuyos efectos de ACE sean altos, al menos en una localidad. Este resultado coincidió parcialmente con los de Reyes *et al.* (2004) y Pérez-López *et al.* (2014) y forma parte de la variación genética en la

GCA of parental lines and yield expression of their crosses. Of the 90 possible crosses, 22 were outstanding (Table 4), and of these, eight had superior Rto ($>8.0 \text{ t ha}^{-1}$) and were formed only by high GCA lines (L5, L6, L8 and L10) or at least one positive GCA line (L9). Of the rest of the outstanding crosses ($<8.0 \text{ t ha}^{-1}$), most of them had at least one low GCA line, but also there were some crosses which were made by two high GCA lines, such as L9×L8 and L5×L8. There were also crosses between two lines with higher Rto and high GCA, for example, L5×L6.

The genetic expression of grain yield, for the outstanding crosses, was attributable to two possibilities: 1) that the cross was formed by two high GCA lines, in which case the effects of SCA may or may not be high, and 2) that the cross is formed with at least one high GCA line, but whose SCA effect is high in at least one location. These results coincide partially with those of Reyes *et al.* (2004) and Pérez-López *et al.* (2014) and are part of the genetic variation for expression of maize traits in such a way that satisfactory yields are also possible with crosses of low GCA lines, as shown by Rodríguez-Pérez *et al.* (2016).

Regarding low yielding crosses, SCA effects were negative, and the four crosses with inferior yield performance were formed by low GCA lines: L1, L2, L3 and L7. There was only one cross (L3×L5) where one high GCA line participated.

Taking the 22 outstanding crosses for grain yield, GCA of the parental lines was identified and classified based on their participation in outstanding crosses. Line L10 participated in practically 50 % (10 crosses), followed by L9, L8 and L6, which, with the exception of the last (with high Rto), were classified previously as high GCA lines (L8 and L10) or positive GCA (L9), but medium or low per se yield. Moreover, considering the yield expression of cross L5×L6, whose lines were of high GCA and high Rto, it was determined that yield per se of a line was not indicative of its GCA nor does it guarantee that its crosses will express superior yield.

No significant maternal effects among lines was confirmed (Table 4); there were at least five pairs of crosses with similar yield. That is, both direct and reciprocal crosses, such as L9×L10 and L10×L9, L10×L8 and L8×L10, L1×L7 and L7×L1, showed equivalent expressions.

expresión de los caracteres del maíz, donde también son posibles rendimientos satisfactorios a partir del cruzamiento de líneas con ACG baja, como lo mostraron Rodríguez-Pérez *et al.* (2016).

En cuanto al rendimiento inferior, los efectos de ACE fueron negativos, y las cuatro cruza inferiores estuvieron formadas por líneas de ACG baja: L1, L2, L3 y L7. También se encontró una donde participó una línea de ACG alta: L3×L5.

De acuerdo con la expresión del rendimiento de los 22 cruzamientos sobresalientes se identificó y clasificó la ACG de las líneas con base en el número de cruza sobresalientes. Así, la línea L10 participó casi en 50 % (10 cruza), le siguieron L9, L8 y L6 que, con excepción de la última (con Rto alto), fueron clasificadas previamente como de ACG alta (L8 y L10) o positiva (L9) pero con rendimiento medio o bajo. Además, considerando la expresión del rendimiento de la cruza L5×L6, cuyas líneas fueron de ACG alta y Rto alto, se determinó que el rendimiento *per se* de una línea no fue indicativo de su ACG y que tampoco garantiza que mediante su cruzamiento se obtenga expresión superior de rendimiento.

Los efectos maternos limitados dentro del grupo de líneas se confirmó (Cuadro 4), pues dentro de las cruza existieron al menos cinco pares con rendimiento similar. Es decir, tanto la cruza directa y recíproca mostraron expresiones equivalentes, como L9×L10 y L10×L9, L10×L8 y L8×L10, L1×L7 y L7×L1.

Estructura genética de las cruza

La estructura genética de una cruza permite conocer los tipos de acción génica que en ella operan; si en un genotipo los efectos de aditividad son más importantes que los efectos no aditivos (dominancia y epistasis), se recomienda hacer mejoramiento por selección recurrente. Al contrario, si los efectos no aditivos son predominantes, la hibridación es la mejor opción (Rodríguez-Pérez *et al.*, 2016). Con base en lo anterior se realizó el siguiente análisis, con las diez cruza con la media de rendimiento superior entre localidades y aquella con la expresión inferior, de las 90 posibles (Cuadro 5). En este análisis no se consideraron los efectos maternos y recíprocos, por su aportación baja a la variación del rendimiento.

Genetic structure of the crosses

The genetic structure of a cross can reveal the types of genetic effects that operate in the cross. If additive effects are more important in a genotype than non-additive effects (dominance and epistasis), we recommend breeding through recurrent selection. On the other hand, if the non-additive effects are predominant, hybridization is the best option (Rodríguez-Pérez *et al.*, 2016). Based on the above, the following analysis was carried out on ten crosses (of the 90 possible) that had the highest mean yield over locations, as well as on the cross with the lowest expression (Table 5). Maternal and reciprocal effects were not considered in this analysis because of their low contribution to yield variation.

With exception of L3×L9, effects of GCA and SCA were positive for the crosses of superior yield, and for the cross with the lowest yield, all effects were negative.

The genetic structure of the crosses had contrasting composition, which highlights the possibility of using specific genotypes. Crosses L9×L6 and L9×L10, L5×L9 and L3×L9, where $s_{ij} > g_i + g_j$, and additive effects were lower than non-additive effects, can be used only as hybrids because inbreeding depression in segregant generations would be expected; this is an undesirable characteristic in maize production.

Crosses L10×L8 and L10×L5, where $g_i + g_j = s_{ij}$, can be used as hybrids or can be incorporated into a process of recurrent selection. Crosses L10×L6, L8×L10, L6×L8 and L8×L5, where $g_i + g_j > s_{ij}$ and additive effects were greater than dominance, can be used as open pollinated varieties with no detriment to yield of advanced generations.

The results of genetic structure coincided with the explanation of the sum of squares of the analysis of variance, which indicated that the contribution to grain yield variance was mainly determined by non-additive effects, which, however, were not negligible.

CONCLUSIONS

Predominance of non-additive effects (dominance and epistasis) over additive effects in the complete system of crosses allowed determining that using the parents in a system of hybridization is the most adequate scheme for a genetic breeding program.

Con excepción de L3×L9, los efectos de ACG y ACE fueron positivos para las cruzas de rendimiento superior, y para la craza con rendimiento inferior todos los efectos fueron negativos.

La estructura genética de las cruzas mostró comportamientos contrastantes lo cual resaltó la posibilidad de emplear específicamente algunos genotipos. Las cruzas L9×L6 y L9×L10, L5×L9 y L3×L9, donde $s_{ij} > g_i + g_j$, en las que los efectos aditivos fueron menores que los no aditivos, sólo pueden usarse como híbridos, porque se esperarían efectos de depresión endogámica en las generaciones filiales, que es una característica indeseable en la producción de maíz.

Las cruzas L10×L8 y L10×L5, donde $g_i + g_j = s_{ij}$, pueden emplearse como híbridos o incorporarse a un proceso de selección recurrente. Las cruzas L10×L6, L8×L10, L6×L8 y L8×L5, donde $g_i + g_j > s_{ij}$, en las que los efectos aditivos fueron mayores que los de dominancia, pueden aprovecharse como variedades de polinización libre, sin detrimento del rendimiento en generaciones avanzadas.

Los resultados de la estructura genética coincidieron con la explicación de la suma de cuadrados del análisis de varianza, la cual indicó que la contribución a la varianza del rendimiento de grano estuvo principalmente determinada por efectos no aditivos. Sin embargo, los efectos aditivos no fueron despreciables.

CONCLUSIONES

La predominancia del efecto no aditivo (dominancia y epistasia) sobre el aditivo en el sistema completo de cruzas permitió definir que el aprovechamiento de los progenitores a través del sistema de hibridación es el más indicado para el programa de mejoramiento genético.

Las líneas no mostraron efectos maternos (extranucleares); por lo que, pueden aprovecharse para beneficiar la producción de semilla de las cruzas sobresalientes, utilizándose indistintamente como hembras o machos.

Las líneas y las cruzas con rendimiento superior mostraron potencial de aprovechamiento en la producción de grano para las localidades de evaluación ubicadas en los Valles Altos del Centro de México.

Cuadro 5. Estructura genética de diez cruzas con rendimiento de grano mayor y la del menor, con el valor medio de la evaluación en tres localidades de los Valles Altos del Centro de México.

Table 5. Genetic structure of ten crosses with the highest grain yield and the cross with the lowest grain yield, with the mean value of the evaluation in three locations of the High Valleys of Central Mexico.

Cruza	Y_{ij} t ha ⁻¹	μ t ha ⁻¹	g_i	g_j	$g_i + g_j$	s_{ij}
L9×L6	8.7	6.9	0.11	0.57	0.68	1.06
L9×L10	8.6	6.9	0.11	0.43	0.54	1.09
L10×L8	8.5	6.9	0.43	0.42	0.85	0.71
L10×L5	8.4	6.9	0.43	0.25	0.68	0.79
L10×L6	8.4	6.9	0.43	0.57	0.99	0.42
L8×L10	8.3	6.9	0.42	0.43	0.85	0.47
L6×L8	8.1	6.9	0.57	0.42	0.98	0.18
L5×L9	8.1	6.9	0.25	0.11	0.36	0.76
L8×L5	8.0	6.9	0.42	0.25	0.67	0.40
L3×L9	8.0	6.9	-0.28	0.11	-0.17	1.21
L7×L1	5.9	6.9	-0.40	-0.39	-0.79	-0.21

Y_{ij} : valor fenotípico observado de la craza (i, j); μ : media general, g_i y g_j : efecto de la ACG del progenitor i y j , respectivamente, s_{ij} : efecto de ACE de la craza (i, j) $\diamond Y_{ij}$: observed phenotypical value of the cross (i, j); μ : general mean; g_i and g_j : effect of the general combining ability of parents i and j , respectively; s_{ij} : effect of the cross SCA (i, j).

The lines did not show significant maternal (extranuclear) effects, and therefore outstanding crosses can be programmed for seed production, using females or males indistinctly.

Lines and crosses with superior yields showed potential for use in the production of grain for the locations evaluated in the High Valleys of Central Mexico.

—End of the English version—



LITERATURA CITADA

- Ávila P., M., S. A. Rodríguez H., M. E. Vázquez B., F. Borrego E., A. J. Lozano R., y A. López B. 2009. Aptitud combinatoria y efectos recíprocos en líneas endogámicas de maíz de Valles Altos del Centro de México. *Agric. Téc. Méx.* 35: 285-293.
- Cockerham, C. C. 1963. Estimation of genetics variances. In: W. D. Hanson, and H. F. Robinson (eds). *Statistical Genetics and Plant Breeding a Symposium and Workshop Sponsored*

- by The Committee on Plant Breeding and Genetics of the Agricultural Board at the North Carolina State College, Raleigh, N.C., March 20-29, 1961. National Academy of Sciences-National Research Council. No. 982. pp: 53-94.
- Escorcia-Gutiérrez N., J. D. Molina-Galán, F. Castillo-González, y J. Mejía-Contreras. 2010. Rendimiento, heterosis y depresión endogámica de cruza simples de maíz. *Rev. Fitotec. Mex.* 33: 271-279.
- Espinosa C., A., M. Sierra M., y N. Gómez M. 2002. Producción y tecnología de semillas mejoradas de maíz por el INIFAP en el escenario sin la PRONASE. *Agron. Mesoam.* 14: 117-121.
- Fan, X. M., H. M. Chen, J. Tan, C. X. Xu, Y. D. Zhang, L. M. Luo, Y. X. Huang, and M. S. Kang. 2008. Combining abilities for yield and yield components in maize. *Maydica* 53: 39-46.
- Fan, X. M., Y. D. Zhang, W. H. Yao, Y. Q. Bi, L. Liu, H. M. Chen, and M.S. Kang. 2013. Reciprocal diallel crosses impact combining ability, variance estimation and heterotic group classification. *Crop Sci.* 54: 89-97.
- Gardner, C. O., and S. Eberhart A. 1966. Analysis and interpretation of variety cross diallel and related population. *Biometrics* 22: 439-452.
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.* 9: 463-493.
- Hallauer A. R., M. Carena and J. B. Miranda F. 2010. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Springer-Verlag, New York Inc. 664 p.
- Mahgoub M. G. 2011. Partitioning of general and specific combining ability effects for estimating maternal and reciprocal effects. *J. Agric. Sci.* 3: 213-222.
- Martínez G. A. 1983. *Diseño y Análisis de Experimentos de Cruzas Dialélicas*. Centro de Estadística y Cálculo. Colegio de Postgraduados. 252 p.
- Legesse B. W., K. V. Pixley, and A. M. Botha. 2009. Combining ability and heterotic grouping of highland transition maize inbred lines. *Maydica* 54: 1-9.
- Pérez-López F. J., R. Lobato-Ortíz, J. J. García-Zavala, J. D. Molina-Galán., J. J. López-Reynoso, y T. Cervantes-Santana. 2014. Líneas homocigóticas de maíz de alto rendimiento como progenitoras de híbridos de cruza simple. *Agrociencia* 48: 425-437.
- Pérez C. J. P. 2001. Metodología para la evaluación de cosecha de maíz en parcelas comerciales. *Campo Experimental Pachuca, Hidalgo*. INIFAP, CIR-CENTRO. Desplegable para productores No. 5. 5 p.
- Reyes L. D., J. D. Molina G., M. Oropeza R., y E. Moreno P. 2004. Cruzas dialélicas entre líneas autofecundadas de maíz derivadas de la raza Tuxpeño. *Rev. Fitotec. Mex.* 27: 49-56.
- Restrepo B., L. F., y J. González L. 2007. De Pearson a Spearman. *Rev. Colomb. Cienc. Pecu.* 20: 183-192.
- Rodríguez-Pérez G., F. Zavala-García, J. E. Treviño-Ramírez, C. Ojeda Zacarías, M. Mendoza-Elos, S. A. Rodríguez-Herrera, y F. Cervantes-Ortíz. 2016. Aptitud combinatoria y heterosis entre líneas de dos tipos de maíz para grano. *Interciencia* 41: 48-54.
- SAS Institute. 2010. *SAS/STAT User's Guide: Version 9.2* SAS Institute, Inc. Cary, North Carolina, USA. 1689 p.
- Sprague, G. F., and A. Tatum L. 1942. General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *J. Amer. Soc. Agron.* 34: 923-32.