



MEJORAMIENTO DEL PROGENITOR PARCIALMENTE ENDOGÁMICO DE MAÍZ B-3A PARA TOLERANCIA AL ACAME

IMPROVEMENT OF THE PARTIALLY INBRED MAIZE PROGENITOR B-3A FOR LODGING TOLERANCE

José L. Ramírez-Díaz^{1*}, Alejandro Ledesma-Miramontes¹, Víctor A. Vidal-Martínez², Ivone Alemán-de-la-Torre¹, Noel O. Gómez-Montiel³, J. Ariel Ruiz-Corral¹ y Yolanda Salinas-Moreno¹

¹Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Tepatitlán de Morelos, Jalisco, México. ²INIFAP, Santiago Ixcuintla, Nayarit, México. ³INIFAP, Iguala, Guerrero, México.

*Autor para correspondencia (ramirez.joseluis@inifap.gob.mx)

RESUMEN

En híbridos sobresalientes de maíz (*Zea mays* L.) puede ocurrir que uno de los progenitores tenga alguna deficiencia agronómica que limite su aprovechamiento. El objetivo de esta investigación fue mejorar la tolerancia al acame del progenitor B-3A mediante el aprovechamiento de su variación intralínea a través de generaciones de autofecundación, sin modificar la aptitud combinatoria para rendimiento de grano de la línea original. Se seleccionaron 150 familias de autohermanos del progenitor B-3A S₃; cada familia seleccionada se sembró en parcelas de un surco con 22 plantas. En cada generación se realizó selección dentro de familias para tolerancia al acame, aplicando un jalón y una sacudida fuerte en los tres primeros entrenudos del tallo, y se seleccionaron sólo plantas que no se hayan doblado, inclinado o arrancado de raíz. En la generación S₁₀ se cruzaron 15 sublíneas con el probador B-4A y 21 con B-6A. Las cruza recobradas B-3A × B-4A y la original se evaluaron en ensayos uniformes en secano en Tepatitlán y Tlajomulco, Jal.; y en San José de Mojarras, Nay., y en punta de riego en Peña del Panal, Mich. Las cruza recobradas B-3A × B-6A se evaluaron en las mismas localidades, excepto que Tepatitlán se cambió por Iguala, Gro. En ambos experimentos se empleó el diseño bloques completos al azar con dos repeticiones y parcelas de un surco con 25 plantas. Se concluyó que la selección a partir de una línea S₃ para seleccionar por tolerancia al acame en generaciones sucesivas de autofecundación no es un método eficiente, pues en la generación S₁₀ sólo dos sublíneas tuvieron 100 % menos acame que la cruza original. La aptitud combinatoria de la línea B-3A, para rendimiento de grano se mantuvo de la generación S₃ a S₁₀, ya que entre el rendimiento de grano de la cruza original y las recobradas no hubo diferencias estadísticas significativas.

Palabras clave: *Zea mays*, selección familiar, aptitud combinatoria, acame de tallo.

SUMMARY

In outstanding maize hybrids (*Zea mays* L.), one of the parents may have an agronomic deficiency that limits its use. This research tested the lodging tolerance of the B-3A progenitor by taking advantage of intra-line variation through selfing generations, without modification of the combining ability for grain yield of the original line. One hundred and fifty self-sibs from progenitor S3 B-3A were selected; each selected family was planted in single-row plots with 22 plants each. In each generation, selection for lodging tolerance within families was performed by pulling and shaking vigorously at the first three internodes of the stalk; only plants that did not bend, incline or torn from the root were selected. In the S10 generation, 15 sub-lines were crossed to the

tester B-4A, and 21 to the tester 6A. The recovered B-3A × B-4A and the original crosses were evaluated in uniform yield trials in Tepatitlán and Tlajomulco, Jalisco, and Santa María del Oro, Nayarit under rainfed conditions, and in Peña del Panal, Michoacán under irrigation. The recovered crosses B-3A × B-6A were planted in the same locations, except that Tepatitlán was exchanged for Iguala, Guerrero. Randomized complete blocks designs with two replications and single-row plots with 25 plants each were used in both yield trials. It was concluded that starting selection from an S₃ line for lodging resistance through consecutive selfing generations is not an efficient method, since at the S₁₀ generation only two sub-lines had 100 % less lodging than the original cross. Combining ability for grain yield of the B-3A line remained from S₃ through S₁₀ generation as no statistically significant differences in grain yield were observed between the original cross and the recovered one..

Index words: *Zea mays*, family selection, combining ability, stalk lodging.

INTRODUCCIÓN

Mejorar progenitores de híbridos comerciales de maíz (*Zea mays* L.) es una práctica común en los programas de mejoramiento genético, pues llega a ocurrir que uno de ellos presente una característica agronómica desfavorable de importancia económica que limita el uso intensivo de sus híbridos. Existen varios métodos para mejorar líneas (Hallauer y Miranda, 1988), el más común es la retrocruza (Márquez, 1988), con variantes como el mejoramiento convergente (Gómez-Montiel *et al.*, 2013) y selección visual por pedigrí aprovechando la variación intralínea (Gómez-Montiel *et al.*, 2013; Tokatlidis, 2000).

El progenitor B-3A es una línea S₃ de excelente aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE) para rendimiento de grano, participa en los híbridos comerciales H-380A (Ramírez *et al.*, 2015), H-381A y H-382A, pero tiene poca tolerancia al acame, y ésta es una limitante importante, ya que históricamente los incrementos en rendimiento de grano se han logrado aumentando la densidad de población, y esta tendencia continúa, pero una restricción es que el acame de las plantas se eleva al aumentar

la densidad de población (Duvick, 2005; Egli 2015; Liu *et al.*, 2012; Sher *et al.*, 2017).

El acame de las plantas es un problema complejo y multifactorial, causado por factores genéticos, vientos fuertes, plagas de la raíz (De la paz *et al.*, 2007; Lugo-García *et al.*, 2012; Pérez *et al.*, 2006), barrenadores del tallo, especialmente del género *Diatrea* spp. y *Calendra* sp. (Ortega, 1987), enfermedades de la raíz y tallo (Figueroa-Rivera *et al.*, 2010), tamaño y forma de la raíz (Stamp y Kiel, 1992), uso de altas densidades de población (Liu *et al.*, 2012; Sher *et al.*, 2017), competencia por luz (Xue *et al.*, 2016), y morfología del tallo (Peiffer *et al.*, 2013; Robertson *et al.*, 2015; Robertson *et al.*, 2016).

En la selección de líneas para tolerancia al acame de tallo se utilizan métodos tan simples como el de *kick test* (patada), y el más usado es el del penetrómetro, que consiste en medir la resistencia del tallo a la penetración con una aguja metálica (Peiffer *et al.*, 2013). Las nuevas metodologías consideran la estructura del tallo y han informado que medir la flexibilidad del tallo es más eficiente que el uso del penetrómetro (Robertson *et al.*, 2016); recientemente Xue *et al.* (2017) propusieron varias opciones para mejorar la tolerancia al acame al sembrar en altas densidades de población.

Con base en los resultados positivos de la selección visual de líneas (Ordás *et al.*, 2012), y el aprovechamiento de la variación intralínea (Gómez-Montiel *et al.*, 2013; Tokatlidis, 2000), se consideró que el progenitor B-3A tenía aún variabilidad genética para mejorar su tolerancia al acame, sin modificar la aptitud combinatoria de rendimiento de grano al avanzar la endogamia en el proceso de selección, lo cual era posible, pues la correlación genética entre una línea S_3 y su cruce de prueba es 0.93 (Bernardo, 1991), y la de ACG entre líneas seleccionadas en generaciones tempranas y avanzadas es alta (Carlone y Russell, 1989; Lile y Hallauer, 1994). El objetivo de esta investigación fue mejorar la tolerancia al acame del progenitor B-3A mediante el aprovechamiento de su variación intralínea a través de generaciones de autofecundación, manteniendo la aptitud combinatoria para rendimiento de grano de la línea original.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material genético consistió de sublíneas seleccionadas a partir de la línea S_3 de maíz de grano amarillo B-3A, las cuales se cruzaron con las líneas probadoras B-4A y B-6A, cuyo origen genético está descrito en Ramírez *et al.* (2007), Ramírez *et al.* (2015) y Ramírez *et al.* (2017).

El mejoramiento de la línea B-3A para tolerancia al acame se hizo a través de generaciones sucesivas de autofecundación mediante selección recurrente simple sin recombinación. Se seleccionaron inicialmente 150 familias de autohermanos de la línea B-3A. En cada generación de autofecundación se seleccionó entre familias para enfermedades foliares y dentro de familias para tolerancia al acame; para ello, en cada planta autofecundada se aplicó un "jalón-sacudida", que consiste en seleccionar sólo plantas autofecundadas erectas y con mazorca completamente sana que hayan resistido un jalón y una sacudida fuerte aplicada en los tres primeros entrenudos del tallo, sin que éste se haya doblado, inclinado o arrancado de raíz. La selección de sublíneas se hizo en los ciclos agrícolas primavera-verano (PV) y otoño-invierno (OI). En PV se seleccionó en condiciones de temporal en la localidad de San Miguel Cuyutlán, municipio de Tlajomulco, Jal., ubicada a 1350 metros sobre el nivel del mar (msnm), y en OI se seleccionó en condiciones de riego en la localidad de Santiago Ixcuintla, Nay., ubicada a 20 msnm.

Después de siete generaciones de autofecundación de la línea B-3A se seleccionaron seis familias de un total de 150 familias de autohermanos, equivalente a 4 % de presión de selección, dentro de las cuales se seleccionaron 21 sublíneas S_{10} . Con las sublíneas seleccionadas, en el ciclo OI 2012-2013, en la localidad de La Huerta, Jal. (350 msnm), se formaron cruces de prueba con los probadores B-4A y B-6A, los cuales corresponden a la contraparte heterótica de B-3A (Ramírez *et al.*, 2015; Ramírez *et al.*, 2017).

En el ciclo PV de 2013, las cruces de cada probador se evaluaron en ensayos uniformes individuales, pues sólo 14 cruces fueron comunes con los dos probadores. Con el probador B-4A se evaluaron 15 sublíneas más la cruce original B-3A \times B-4A, mientras que con B-6A se evaluaron 21 sublíneas más la cruce original B-3A \times B-6A. Las 15 cruces recuperadas B-3A \times B-4A se evaluaron en temporal en las localidades de Tepatitlán, Jal. (1810 msnm), Tlajomulco, Jal. (1350 msnm) y San José de Mojarras, Nay. (1084 msnm), y en punta de riego en Peña del Panal, municipio de Tarímbaro, Mich. (1897 msnm).

Las cruces recuperadas B-3A \times B-6A se evaluaron en las mismas localidades, excepto que la localidad de Tepatitlán, Jal. se cambió por la de Iguala, Gro. (751 msnm). En ambos experimentos se usó el diseño experimental bloques completos al azar con dos repeticiones. La parcela experimental consistió de un surco de 4.0 m distanciado 0.8 m de sus adyacentes, con 25 plantas, equivalente a 78,125 plantas por hectárea. El manejo agronómico de los experimentos en cada sitio de prueba se hizo siguiendo las recomendaciones generadas para el cultivo de maíz por el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas

y Pecuarias (INIFAP, 2017a; INIFAP, 2017b; INIFAP, 2017c, INIFAP, 2017d).

Las variables estudiadas fueron: a) rendimiento de grano en peso seco (kg ha^{-1}), b) número de días a floración masculina, contados desde la siembra hasta que el 50 % de las plantas estuvieran liberando polen, c) número de días a floración femenina, contados desde la siembra hasta que el 50 % de las plantas exhibieron jilotes con estigmas expuestos con longitud mayor de 3.0 cm, d) altura de planta (cm), medida desde el ras del suelo hasta la punta de la espiga, e) altura de mazorca (cm), medida desde el ras del suelo hasta el nudo de la mazorca principal, f) porcentaje de acame de raíz, se calculó a partir del número de plantas acamadas de raíz dividida entre el número total de plantas de cada parcela (NTPL) y multiplicado por 100, y g) porcentaje de acame de tallo, calculado a partir del número de plantas acamadas de tallo dividido entre el NTPL y multiplicado por 100. Las plantas acamadas de raíz fueron aquellas desviadas 30° de la vertical o con cuello de ganso, mientras que las acamadas de tallo fueron plantas dobladas o quebradas abajo del nudo de la mazorca principal.

Se hicieron análisis combinados en cada grupo de cruza y se consideró a las localidades y cruza como efectos fijos y a las repeticiones como aleatorios. Al considerar que la variable acame de tallo estaba expresada en porcentaje, se hicieron análisis de varianza con los datos originales y transformados mediante la función arco seno propuesta por Snedecor y Cochran (1974), pero se presentan los originales porque el coeficiente de determinación (R^2) fue muy similar en ambos análisis de la varianza. Se calcularon las correlaciones entre las variables de estudio y en la comparación de medias se aplicó la prueba Tukey y de Dunnett para comparar las medias de las cruza recuperadas con las originales B-3A \times B-4A y B-3A \times B-6A, respectivamente. Ambas pruebas se aplicaron al 0.05 de probabilidad

de error. Además, se calculó la ACG para rendimiento de grano y acame de tallo, estimada por la diferencia entre el valor de la cruza y la media general de las cruza (Sprague y Tatum, 1942), pero dado que se utilizaron líneas como probadores se considera como aptitud combinatoria específica (Márquez, 1988).

RESULTADOS

Cruza recuperadas B-3A \times B-4A

En el análisis de la varianza conjunto hubo diferencias estadísticas significativas entre ambientes ($P \leq 0.01$) para todas las variables (Cuadro 1). Entre genotipos sólo hubo diferencias ($P \leq 0.05$) en el número de días a floración masculina, mientras que la interacción genotipo \times ambiente resultó significativa ($P \leq 0.05$) para el porcentaje de acame de tallo, lo que indica que se tuvo una respuesta diferencial de las cruza al acame en función del ambiente de evaluación.

La media de rendimiento de grano más alta ($12,701 \text{ kg ha}^{-1}$) de las cruza recuperadas B-3A \times B-4A se obtuvo en la localidad de Peña del Panal, y le siguieron las localidades de Tlajomulco, Tepatlán y San José de Mojarras (Cuadro 2), con diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre ellas. Las cruza tuvieron ciclo de madurez intermedio-tardío, la media más alta de acame de raíz se registró en Peña del Panal (5.5 %) y fue estadísticamente superior al resto de las localidades, mientras que la media de acame de tallo más alta se obtuvo en San José de Mojarras (52.9 %) y fue estadísticamente ($P \leq 0.05$) diferente al resto de localidades, y entre estas últimas no hubo diferencias significativas (Cuadro 2).

Al comparar las medias por genotipo, sólo hubo diferencias significativas ($P \leq 0.05$) en el número de días a floración masculina, donde, de acuerdo con la prueba de Dunnett, la cruza CR (3A \times 4A)-9 fue significativamente más

Cuadro 1. Cuadrados medios y valores de probabilidad de cruza recuperadas formadas con sublíneas de B-3A y el probador B-4A.

Factor de Variación	REND	FM [†]	FF [†]	AR	AT	AP	AM
Ambientes	329,122,484	10,539	10,268	211.3	389.67	22,310	2452
Probabilidad de F	$\leq .0001$	$\leq .0001$	$\leq .0001$	0.03	$\leq .0001$	0.0008	0.018
Genotipo	912,078.3	1.63	2.24	9.47	135.7313	112.3328	42.8
Probabilidad de F	0.4897	0.057	0.08	0.97	0.22	0.24	0.78
Genotipo \times Ambiente	993,820.7	0.72	1.50	13.8	182.2049	64.09253	71.2
Probabilidad de F	0.4063	0.72	0.33	0.95	0.02	0.86	0.29
CV (%)	10.4	1.3	1.5	273.2	54.1	3.4	6.1
R^2	0.95	0.998	0.997	0.53	0.92	0.93	0.77

[†]En el análisis de varianza no se incluyó la localidad de Tlajomulco. REND: rendimiento de grano; FM: días a floración masculina; FF: días a floración femenina; AR: porcentaje de acame de raíz; AT: porcentaje de acame de tallo; AP: altura de planta; AM: altura de mazorca.

Cuadro 2. Rendimiento de grano y características agronómicas de cruzas recobradas formadas con sublíneas de B-3A y el probador B-4A, en las localidades de evaluación.

Localidad	REND	FM [†]	FF [†]	AR	AT	AP	AM
Peña del Panal, Mich.	12,701 a	84.0 a	84.8 a	5.5 a	0.8 b	270 c	131 b
Tlajomulco, Jal.	10,500 b			1.0 b	2.6 b	307 a	139 a
Tepatlán, Jal.	8881 c	87.0 b	87.0 b	0.4 b	2.5 b	286 b	121 c
San José de Mojarras, Nay.	5096 d	54.2 b	54.9 c	0.0 b	52.9 a	245 d	121 c
DSH (0.05)	638	0.6	0.7	3.1	6.7	6	5

[†]No se tomaron datos de FM y FF en la localidad de Tlajomulco. Medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey 0.05). REND: rendimiento de grano (kg ha⁻¹); FM: días a floración masculina; FF: días a floración femenina; AR: porcentaje de acame de raíz; AT: porcentaje de acame de tallo; AP: altura de planta (cm); AM: altura de mazorca (cm); DSH: diferencia significativa honesta.

tardía (76 d) ($P \leq 0.05$) que la original B3A \times B-4A (74 d), y no hubo diferencias significativas en rendimiento de grano entre las cruzas recobradas y la original, y las diferencias entre la mejor y la peor cruza oscilaron entre -10 y 5 %, respectivamente. En acame de tallo no hubo significancia entre las cruzas, pero es de resaltar que las cruzas CR(3A \times 4A)-8 y CR(3A \times 4A)-6 tuvieron valores de acame total, raíz más tallo, de 7 y 9 %, respectivamente, valores inferiores al 18 % de la cruza original B3A \times B-4A (Cuadro 3).

Hubo una asociación negativa entre los efectos de ACE del rendimiento de grano y el acame de tallo (Figura 1), cuyo coeficiente de correlación fue negativo ($r = -0.70$) y significativo ($P \leq 0.05$), donde la cruza original tendió a ubicarse en la media de las cruzas recobradas. Asimismo, la correlación entre acame de tallo y altura de planta fue negativa ($r = -0.55$) y significativa ($P \leq 0.05$).

Cruzas recobradas de B-3A \times B-6A

En el análisis de varianza conjunto hubo diferencias estadísticas significativas para todas las variables entre ambientes, excepto para porcentaje de acame de raíz (Cuadro 4). Entre genotipos hubo diferencias significativas en el número de días a floración masculina y femenina, y altura de planta y de mazorca; el rendimiento de grano y porcentaje de acame no tuvieron significancia. La interacción genotipo \times ambiente resultó significativa ($P \leq 0.05$) para el número de días a floración masculina y femenina, porcentaje de acame de tallo y altura de planta y de mazorca (Cuadro 4).

El promedio de rendimiento de grano fue significativo ($P \leq 0.05$) entre localidades y el más alto se obtuvo en Peña del Panal (12,868 kg ha⁻¹) y le siguieron las localidades de Tlajomulco, Iguala y San José de Mojarras (Cuadro 5). El número de días a floración masculina y femenina entre ambientes resultó significativo ($P \leq 0.05$) y el más alto se registró en Peña del Panal, seguido de Iguala y San José de Mojarras. En acame de tallo las diferencias fueron significativas entre ambientes; el promedio más alto se registró

en San José de Mojarras (65.6 %), seguido por Tlajomulco (9.5 %) y Peña del Panal (0.6 %). En altura de planta hubo significancia ($P \leq 0.05$) entre ambientes, y el promedio más alto se registró en Tlajomulco, seguido por Iguala, Peña del Panal y San José de Mojarras; sin embargo, la tendencia en altura de mazorca fue diferente, ya que el promedio más alto se registró en Tlajomulco, seguido por Peña del Panal y San José de Mojarras con diferencias significativas ($P \leq 0.05$), lo cual confirma la interacción genotipo \times ambiente significativa para estas características (Cuadros 4 y 5).

Al comparar las medias de genotipos, sólo hubo diferencias significativas en el número de días a floración masculina y femenina y altura de planta y de mazorca, pues con base en la prueba de Dunnett, la cruza CR(3A \times 6A)-17 fue significativamente ($P \leq 0.05$) más tardía (68 d) que la original B-3A \times B-6A (66 d), y la cruza CR(3A \times 6A)-9 fue significativamente diferente ($P \leq 0.05$) en altura de planta (287 cm) y mazorca (142 cm) que la original B-3A \times B-6A, que tuvo valores de 270 y 131 cm, respectivamente, y no hubo diferencias estadísticas entre genotipos para rendimiento de grano y porcentaje de acame de tallo, pero es de resaltar que sobresalió la cruza CR(3A \times 6A)-10, en la cual se combinaron un mayor rendimiento de grano (9145 kg ha⁻¹) con menor porcentaje de acame total (11.7 %) que el registrado en la cruza original B-3A \times B-6A, que fueron de 8153 kg ha⁻¹ y 20.5 %, respectivamente (Cuadro 6).

Los efectos de ACE del rendimiento de grano y los valores del acame de tallo tuvieron una asociación negativa (Figura 2), con un coeficiente de correlación negativo ($r = -0.32$), pero no significativo, y sólo la correlación entre el rendimiento de grano y número de días a floración femenina fue negativa ($r = -0.57$) y significativa ($P \leq 0.05$). Se observó que la media de rendimiento de la cruza original B-3A \times B-6A se ubicó casi en la media de las cruzas recobradas.

DISCUSIÓN

Las diferencias observadas en rendimiento de grano

Cuadro 3. Cruzas recobradas con sublíneas de B-3A usando como probador la línea B-4A. Promedio de cuatro localidades.

Genealogía	REND	FM [†]	FF [†]	AR	AT	AP	AM
CR(3A × 4A)-12	9886	74	75	2	14	271	126
CR(3A × 4A)-10	9602	76	77	2	12	281	131
CR(3A × 4A)-8	9545	75	76	0	7	281	128
CR(3A × 4A)-6	9511	75	76	3	6	282	127
CR(3A × 4A)-11	9495	75	76	2	14	280	130
CR(3A × 4A)-9	9485	76	77	1	11	279	131
CR(3A × 4A)-13	9395	75	76	3	18	279	130
CR(3A × 4A)-5	9369	75	75	1	13	276	124
CR(3A × 4A)-2	9288	75	76	0	16	275	130
CR(3A × 4A)-7	9243	76	76	4	14	280	130
CR(3A × 4A)-4	9121	75	75	1	18	276	126
CR(3A × 4A)-3	9055	75	76	2	17	269	126
CR(3A × 4A)-1	9048	75	76	3	18	278	129
CR(3A × 4A)-14	8800	75	76	2	21	276	128
CR(3A × 4A)-15	8482	75	75	2	20	274	125
Media de cruzas recobradas	9288	75	76	1.7	14.6	277	128
Cruza original B3A × B-4A	9388	74	74	2.5	16.1	279	129
Media general	9295	75	76	1.7	14.7	277	128
CV (%)	10.4	1.3	1.5	273.2	68.9	3.4	6.1
DSH (0.05)	1727	2.0	2.4	8.4	18	17	14
Probabilidad de F	0.4897	0.057	0.082	0.97	0.22	0.24	0.78

[†]Los valores de FM y FF corresponden al promedio de las localidades de Tepatitlán, Santa María del Oro y Peña del Panal. REND: rendimiento de grano; FM: días a floración masculina; FF: días a floración femenina; AR: porcentaje de acame de raíz; AT: porcentaje de acame de tallo; AP: altura de planta; AM: altura de mazorca; ns: no significativo; DSH: diferencia significativa honesta.

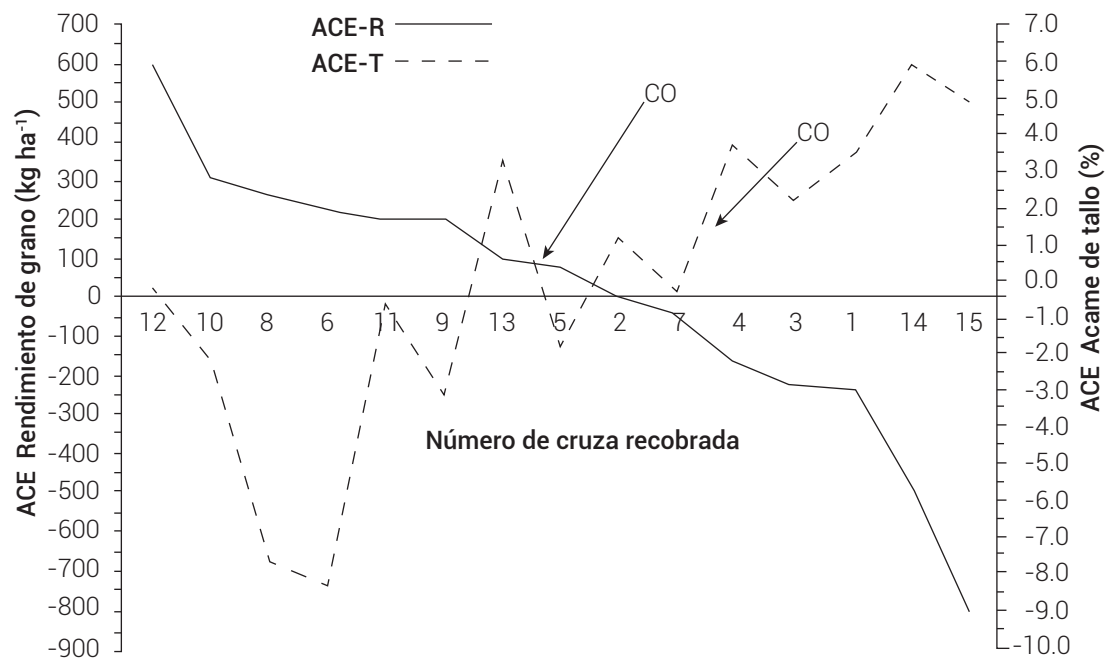


Figura 1. Aptitud combinatoria específica para rendimiento de grano (ACE-R) y porcentaje de acame de tallo (ACE-T) de cruzas recobradas formadas con sublíneas de B-3A y el probador B-4A. CO: cruce original B-3A × B-4A.

Cuadro 4. Cuadrados medios y valores de probabilidad de cruzas recobradas formadas con sublíneas de B-3A y el probador B-6A.

Factor de Variación	REND	FM [†]	FF [†]	AR ^{††}	AT ^{††}	AP	AM
Ambientes	512,643,515	10904	10725	68.05	54541	23253	3740
Probabilidad de F	0.0003	<.0001	<.0001	0.10	0.001	0.001	0.012
Genotipos	1,535,486	1.73	2.661	3.55	179.6	183.3	73.67
Probabilidad de F	0.2184	0.06	0.016	0.65	0.22	0.01	0.034
Genotipo x Ambiente	1,144,389	1.77	2.661	2.16	313.3	137.3	80.55
Probabilidad de F	0.5856	0.03	0.005	0.99	0.0017	0.03	0.002
CV (%)	13.4	1.5	1.7	202.7	46.7	3.4	4.9
R ²	0.94	0.997	0.996	0.564	0.94	0.92	0.84

[†]En el análisis de varianza no se incluyó la localidad de Tlajomulco. ^{††}En el análisis de la varianza no se incluyó la localidad de Iguala. REND: rendimiento de grano; FM: días a floración masculina; FF: días a floración femenina; AR: porcentaje de acame de raíz; AT: porcentaje de acame de tallo; AP : altura de planta; AM: altura de mazorca.

Cuadro 5. Rendimiento de grano y características agronómicas de cruzas recobradas formadas con sublíneas de B-3A y el probador B-6A en las localidades de prueba.

Localidad	REND	FM [†]	FF [†]	AR ^{††}	AT ^{††}	AP	AM
Peña del Panal, Mich.	12868 a	84.2 a	84.7 a	2.4	0.6 c	271.0 b	132 b
Tlajomulco, Jal.	7833 b			0.5	9.5 b	304.4 a	143 a
Iguala, Gro.	7295 b	59.4 b	60.3 b			276.3 b	121 c
San José de Mojarra, Nay.	4705 c	55.0 c	55.7 c	0.1	65.6 a	248.4 c	129 b
DSH (0.05)	614	0.5	0.6	1.0	6.0	5.3	4

[†]En el análisis de varianza no se incluyó la localidad de Tlajomulco. ^{††}En el análisis de la varianza no se incluyó la localidad de Iguala. Medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey 0.05). REND: rendimiento de grano; FM: días a floración masculina; FF: días a floración femenina; AR: porcentaje de acame de raíz; AT: porcentaje de acame de tallo; AP: altura de planta (cm); AM: altura de mazorca (cm); ns: no significativo; DSH: diferencia significativa honesta.

entre ambientes se deben a que las cruzas recobradas y originales se evaluaron en ambientes contrastantes en altitud y humedad, ya que oscilaron desde 751 msnm (Iguala, Gro.) hasta 1847 msnm (Peña del Panal, Mich.), y comprendieron sistemas de temporal y punta de riego. El acame de tallo fue más importante que el de raíz y, consistentemente, en San José de Mojarra se registró el porcentaje de acame más alto (Cuadros 1, 2, 4 y 5), debido a que en la etapa R5 hubo ataque de *Fusarium* spp. en el tallo; esta enfermedad es una de las más importantes en Nayarit, que constituye un sitio ideal para seleccionar para tolerancia al acame de tallo.

No hubo diferencias estadísticas en rendimiento de grano entre las cruzas originales B-3A × B-4A y B-3A × B-6A y sus cruzas recobradas formadas a partir de sublíneas S₁₀ de B-3A (Cuadros 1, 3, 4 y 6); este resultado confirma que la aptitud combinatoria en las líneas de maíz se mantiene desde las primeras generaciones de autofecundación (Carlone y Russell, 1989; Lile y Hallauer, 1994; Sprague, 1946; Wellhausen y Wortman, 1954), y está en concordancia con las correlaciones genéticas de 0.93 y 0.97 entre la

línea y su cruza de prueba, evaluadas en las generaciones S₃ y S₄, respectivamente (Bernardo, 1991). Por tanto, los programas de mejoramiento genético de maíz con recursos limitados y sin acceso a tecnologías más caras de hibridación, como los dobles haploides, pueden formar híbridos comerciales de maíz competitivos mediante líneas S₃ ó S₄ de probadas ACG y ACE, pero con una buena estrategia en el mantenimiento de las líneas parentales (Chávez et al., 2005).

Con respecto a la selección para acame de tallo, no hubo diferencias estadísticas entre las cruzas recobradas y la original (P ≤ 0.22) (Cuadros 1 y 4), lo que indica que el método del “jalón-sacudida” no fue eficiente para seleccionar plantas con tolerancia al acame de tallo en generaciones avanzadas de líneas S₃, debido probablemente a que éstas de inicio presentan mucha uniformidad (F = 0.875), o posiblemente la varianza aditiva para acame (plantas tolerantes) era muy poca entre y dentro de familias. No obstante, las cruzas recobradas CR(3A × 4A)-8, CR(3A × 4A)-6 y CR(3A × 6A)-10 fueron las más prometedoras porque combinaron media de rendimiento de grano mayor que el

Cuadro 6. Rendimiento de grano de cruzas recobradas formadas con sublíneas de B-3A usando como probador la línea B-6A. Promedio de cuatro localidades.

Genealogía	REND	FM [†]	FF [†]	AR ^{††}	AT ^{††}	AP	AM
CR(3A × 6A)-10	9145	66	66	0.0	11.7	272	129
CR(3A × 6A)-11	8915	66	66	0.0	19.3	278	130
CR(3A × 6A)-12	8751	66	67	0.0	27.5	277	131
CR(3A × 6A)-6	8679	66	67	1.3	32.7	276	131
CR(3A × 6A)-8	8490	66	66	2	30.3	281	134
CR(3A × 6A)-15	8410	67	68	1.3	25.0	278	134
CR(3A × 6A)-5	8304	66	66	1.3	22.7	271	130
CR(3A × 6A)-1	8265	66	68	1.7	28.8	278	131
CR(3A × 6A)-7	8222	66	67	0.7	25.7	279	130
CR(3A × 6A)-20	8198	66	67	1.3	18.8	269	129
CR(3A × 6A)-16	8117	66	67	1.3	19.8	279	135
CR(3A × 6A)-13	8108	67	67	0.7	25.3	275	132
CR(3A × 6A)-14	8090	67	67	0.7	29.7	279	133
CR(3A × 6A)-18	8042	66	68	1.3	23.7	269	130
CR(3A × 6A)-4	8022	66	67	1.2	32.7	273	129
CR(3A × 6A)-2	7898	66	67	0.0	27.5	277	133
CR(3A × 6A)-3	7690	66	67	0.7	30.7	268	129
CR(3A × 6A)-9	7686	66	68	0.5	21.5	287	142
CR(3A × 6A)-21	7653	66	67	0.3	31.2	273	128
CR(3A × 6A)-19	7581	66	67	0.7	30.2	270	130
CR(3A × 6A)-17	7440	68	69	2.7	20.2	272	130
Media de cruzas recobradas	8176	66	67	0.9	25.5	275	131
B-3A × B-6A	8153	66	67	2.5	20.5	270	131
Media general	8175	66	67	1	25.2	275	131
CV (%)	13.4	1.5	1.7	202.7	46.7	3.4	4.9
DSH (0.05)	2040	2.2	2.5	4.4	25.5	17	12
Probabilidad de F	0.22	0.6	0.016	0.65	0.22	0.01	0.034

[†]En el análisis de varianza no se incluyó la localidad de Tlajomulco. ^{††}En el análisis de la varianza no se incluyó la localidad de Iguala. REND: rendimiento de grano Kg ha⁻¹; FM: días a floración masculina; FF: días a floración femenina; AR: porcentaje de acame de raíz; AT: porcentaje de acame de tallo; AP: altura de planta (cm); AM: altura de mazorca (cm); ns: no significativo; DSH: diferencia significativa honesta.

testigo y acame de tallo hasta 100 % menor que las cruzas originales (Cuadros 3 y 6), lo que indica que hubo sublíneas superiores en acame, pero en muy baja frecuencia.

Si se desea mejorar la tolerancia al acame de tallo en líneas S_{gr} o con endogamia superior, e incrementar la frecuencia de líneas tolerantes, es mejor introgresar germoplasma de un donador reconocido por su buena ACG para rendimiento y tolerancia al acame de tallo, usar el método de retrocruza y aplicar técnicas cuantitativas en la selección como las usadas por Peiffer *et al.* (2013) y Robertson *et al.* (2016), aun cuando en la selección visual haya

resultado alentadora (Gómez-Montiel *et al.*, 2013; Ordás *et al.*, 2012; Tokatlidis, 2000).

La correlación entre el rendimiento de grano y el acame de tallo fue mayor en las cruzas recobradas de B-3A × B-4A (-0.70) que en B-3A × B-6A (-0.32), probablemente porque en las cruzas recobradas de B-3A × B-6A los daños al tallo se presentaron en etapas más tempranas que en las cruzas recobradas de B-3A × B-4A; al respecto, Scauflaire *et al.* (2011) informaron que las infecciones por *Fusarium* spp. al tallo y mazorca se inician en algunas plantas desde la antesis y ésta avanza conforme se alcanza la etapa de

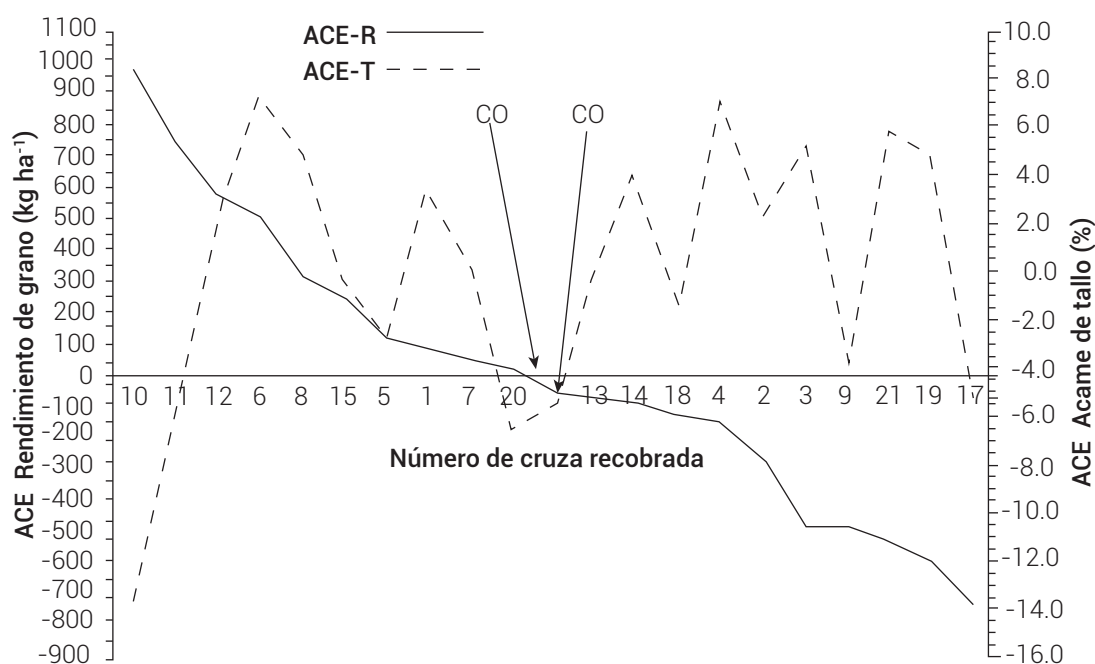


Figura 2. Aptitud combinatoria específica para rendimiento de grano (ACE-R) y porcentaje de acame de tallo (ACE-T) de cruza recobrada formada con sublíneas de B-3A y el probador B-6A. CO: cruza original B-3A × B-6A.

madurez, lo que puede infectar hasta 100 % de las plantas.

Con respecto al mejoramiento del rendimiento de grano en maíz, estudios sobre la relación fuente-demanda indican que se ha logrado poca ganancia genética en el número de granos por mazorca y el número de mazorcas por planta, por lo que, los incrementos históricos en rendimiento de maíz han estado más asociados con incrementos en la densidad de población, tolerancia a factores adversos y prácticas de cultivo (Duvick 2005; Egli, 2015), lo que muestra que a pesar de la complejidad que implica mejorar para tolerancia al acame, dicho mejoramiento debe hacerse por la relación tan estrecha entre el acame y las altas densidades de población (Liu *et al.*, 2012; Sher *et al.*, 2017; Xue *et al.*, 2017).

El comportamiento de los valores de la ACE del rendimiento de grano de las cruza recobrada fue similar en ambos probadores, y en ambos casos la cruza original se ubicó casi en la media de la población (Figuras 1 y 2), por lo que en el avance endogámico la línea tuvo variaciones pequeñas positivas y negativas en capacidad de combinación, que aunque no fueron significativas, indican que en la selección de sublíneas, éstas deben evaluarse en cruza para identificar las de mayor ACE y evitar perder aptitud combinatoria para rendimiento de grano con respecto a la línea original. Otro aspecto importante del comportamiento centrista de la cruza original se relaciona con el mantenimiento de las líneas progenitoras S_3 , pues éstas

podrían mantenerse alternando una o dos generaciones de autofecundación, para purificar la línea de posibles contaminantes, con un incremento de semilla mediante cruza fraternales, para así mantener la aptitud combinatoria de la línea y recuperar su vigor mediante los tamaños de muestra propuestos por Chávez *et al.* (2005) o Carlone y Russell (1988).

CONCLUSIONES

La selección a partir de una línea S_3 para tolerancia al acame en generaciones sucesivas de autofecundación no fue un método eficiente, pues en la generación S_{10} sólo dos sublíneas tuvieron 100 % menos acame que la cruza original. La aptitud combinatoria de la línea B-3A para rendimiento de grano se mantuvo de la generación S_3 a la S_{10} , ya que no hubo diferencias estadísticas significativas entre el rendimiento de grano de la cruza original y el de las recobradas.

BIBLIOGRAFÍA

- Bernardo R. (1991) Correlation between testcross performance of lines at early and late selfing generations. *Theoretical and Applied Genetics* 82:17-21, doi: 10.1007/BF00231272
- Carlone Jr. M. R. and W. A. Russell (1988) Evaluation of S_2 maize lines reproduced for several generations by random mating within lines. I. Comparisons between the original and maintained S_2 lines. *Crop Science* 28:916-920.

- Carlone Jr. M. R. and W. A. Russell (1989) Evaluation of S_2 maize lines reproduced for several generations by random mating within lines. II. Comparisons for testcross performance of original and advanced S_2 and S_8 lines. *Crop Science* 29:899-904.
- Chávez A., C. L. de Souza Jr. and A. P. de Souza (2005) Use of partly inbred S_3 lines for the development of maize single-crosses. *Maydica* 50:113-121.
- De la Paz G. S., J. J. Sánchez G. y J. A. Ruiz C. (2007) Pérdidas por plagas rizófagas en el maíz y su estratificación en el estado de Jalisco. *Scientia-CUCBA* 9:9-22.
- Duvick D. N. (2005) Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L.). *Maydica* 50:193-202.
- Egli D. B. (2015) Is there a role for sink size in understanding maize population-yield relationships? *Crop Science* 55:2453-2462.
- Figuerola-Rivera M. G., R. Rodríguez-Guerra, B. Z. Guerrero-Aguilar, M. M. González-Chavira, J. L. Pons-Hernández, J. F. Jiménez-Bremont, J. G. Ramírez-Pimentel, E. Andrio-Enríquez y M. Mendoza-Elos (2010) Caracterización de especies de *Fusarium* asociadas a la pudrición de raíz de maíz en Guanajuato, México. *Revista Mexicana de Fitopatología* 28:124-134.
- Gómez-Montiel N. O., M. A. Cantú-Almaguer, M. Sierra-Macías, C. A. Hernández-Galeño, A. Espinosa-Calderón y M. González-Camarillo (2013) Maíz híbrido H-565, nueva versión del H-507 para el trópico bajo de México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 4:819-824.
- Hallauer A. R. and J. B. Miranda (1988) Quantitative Genetics in Maize Breeding. Iowa State University Press. Ames, IA, USA. 468 p.
- INIFAP, Instituto Nacional de Investigaciones, Forestales, Agrícolas y Pecuarias (2017a) Agenda Técnica Agrícola de Nayarit. Instituto Nacional de Investigaciones, Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Ciudad de México. 92 p.
- INIFAP, Instituto Nacional de Investigaciones, Forestales, Agrícolas y Pecuarias (2017b) Agenda Técnica Agrícola de Jalisco. Instituto Nacional de Investigaciones, Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Ciudad de México. 268 p.
- INIFAP, Instituto Nacional de Investigaciones, Forestales, Agrícolas y Pecuarias (2017c) Agenda Técnica Agrícola de Guerrero. Instituto Nacional de Investigaciones, Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Ciudad de México. 116 p.
- INIFAP, Instituto Nacional de Investigaciones, Forestales, Agrícolas y Pecuarias (2017d) Agenda Técnica Agrícola de Michoacán. Instituto Nacional de Investigaciones, Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Ciudad de México. 269 p.
- Lile S. M. and A. R. Hallauer (1994) Relation between S_2 and later generation testcrosses of two corn populations. *The Journal of the Iowa Academy of Science* 101:19-23.
- Liu S., F. Song, F. Liu, X. Zhu and H. Xu (2012) Effect of planting density on root lodging resistance and its relationship to nodal root growth characteristics in maize (*Zea mays* L.). *Journal of Agricultural Science* 4:182-189, doi: 10.5539/jas.v4n12p182
- Lugo-García G. A., L. D. Ortega-Arenas, A. Aragón-García, H. González-Hernández, J. Romero-Nápoles, Á. Reyes-Olivas y M. Á. Morón (2012) Especies de gallina ciega (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociadas al cultivo de maíz en Ahome, Sinaloa, México. *Agrociencia* 46:307-320.
- Márquez S. F. (1988) Genotecnia Vegetal. Métodos, Teoría. Resultados. Tomo II. AGT Editor. México, D. F. 665 p.
- Ordás B., M. Caicedo, M. C. Romay, P. Revilla and A. Ordás (2012) Effect of visual selection during the development of inbred lines of maize. *Crop Science* 52:2538-2545, doi: 10.2135/cropsci2012.01.0050
- Ortega C. A. (1987) Insectos Nocivos del Maíz. Una Guía para su Identificación en el Campo. CIMMYT. México, D. F. 106 p.
- Peiffer J. A., S. A. Flint-Garcia, N. De Leon, M. D. McMullen, S. M. Kaeppler and E. S. Buckler (2013) The genetic architecture of maize stalk strength. *PLoS ONE* 8:e67066, doi: 10.1371/journal.pone.0067066
- Pérez D. J. F., F. Romero R., L. Soltero D. y R. Álvarez Z. (2006) Susceptibilidad en híbridos de maíz a diabrotica (*Diabrotica virgifera zeae*) en México. *Agricultura Técnica en México* 32:143-151.
- Ramírez D. J. L., M. Chuela B., V. A. Vidal M., J. Ron P. y F. Caballero H. (2007) Propuesta para formar híbridos de maíz combinando patrones heteróticos. *Revista Fitotecnia Mexicana* 30:453-461.
- Ramírez D. J. L., M. Chuela B., V. A. Vidal M., H. L. Vallejo D., R. Ramírez Z., N. O. Gómez M., M. G. Vázquez C., A. Ledesma M., S. Ruiz R., J. J. Wong P., A. Peña R., C. A. Reyes M., B. Coutiño E., J. A. Ruiz C., A. D. Terrón I., Y. Salinas M., I. Alemán T. y R. E. Preciado O. (2015) H-380A. Híbrido Simple de Maíz de Grano Amarillo para Riego, Punta de Riego y buen Temporal para la Zona Subtropical de México. Folleto Técnico Núm. 1. Campo Experimental Centro-Altos de Jalisco. Tepatlán de Morelos, Jal. 28 p.
- Ramírez D. J. L., I. Alemán T., M. Chuela B., V. A. Vidal M., A. Ledesma M., H. L. Vallejo D., R. Ramírez Z., N. O. Gómez M., S. Ruiz R., A. Peña R., C. A. Reyes M., Y. Salinas M., M. G. Vázquez C., J. A. Ruiz C., A. Trujillo C. y R. E. Preciado O. (2017) H-386A. Híbrido Trilineal de Maíz de Grano Amarillo para la Zona Subtropical de México. Folleto Técnico Núm. 5. Campo Experimental Centro - Altos de Jalisco. Tepatlán de Morelos, Jal. 36 p.
- Robertson D. J., M. Julias, B. W. Gardunia, T. Barten and D. D. Cook (2015) Corn stalk lodging: a forensic engineering approach provides insights into failure patterns and mechanisms. *Crop Science* 55:2833-2841, doi: 10.2135/cropsci2015.01.0010
- Robertson D. J., S. Y. Lee, M. Julias and D. D. Cook (2016) Maize stalk lodging: flexural stiffness predicts strength. *Crop Sciences* 56:1711-1718, doi: 10.2135/cropsci2015.11.0665
- Scauflaire J., O. Mahieu, J. Louvieaux, G. Foucart, F. Renard and F. Munaut (2011) Biodiversity of *Fusarium* species in ears and stalks of maize plants in Belgium. *European Journal of Plant Pathology* 131:59-66, doi: 10.1007/s10658-011-9787-1
- Sher A., A. Khan, L. J. Cai, M. I. Ahmad, U. Ashraf and S. A. Jamoro (2017) Response of maize grown under high plant density; performance, issues and management A critical review. *Advances in Crop Science and Technology* 5:275, doi: 10.4172/2329-8863.1000275
- Snedecor G. W. and W. G. Cochran (1974) Métodos Estadísticos. Compañía Editorial Continental. México, D. F. 703 p.
- Sprague G. F. (1946) Early testing of inbred lines of corn. *Journal of the American Society of Agronomy* 38:108-117.
- Sprague G. F. and L. A. Tatum (1942) General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *Journal of the American Society of Agronomy* 34:923-932.
- Stamp P. and C. Kiel (1992) Root morphology of maize and its relationship to root lodging. *Journal of Agronomy and Crop Science* 168:113-118, <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.1992.tb00987.x>
- Tokatlidis I. S. (2000) Variation within maize lines and hybrids in the absence of competition and relation between hybrid potential yield per plant with line traits. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 134:391-398.
- Wellhausen E. J. and L. S. Wortman (1954) Combining ability of S_3 and derived S_3 lines of corn. *Agronomy Journal* 46:86-89, doi:10.2134/agronj1954.000219620004600020009x
- Xue J., L. Gou, Y. Zhao, M. Yao, H. Yao, J. Tian and W. Zhang (2016) Effects of light intensity within the canopy on maize lodging. *Field Crops Research* 188:133-141, doi: 10.1016/j.fcr.2016.01.003
- Xue J., R. Z. Xie, W. F. Zhang, K. R. Wang, P. Hou, B. Ming, L. Gou and S. K. Li (2017) Research progress on reduced lodging of high-yield and -density maize. *Journal of Integrative Agriculture* 16:2717-2725.