

Estimación de parámetros genéticos de maíz bajo mejoramiento por selección recíproca recurrente

José Isabel Melendres-Martínez¹

Roberto Valdivia-Bernal^{1§}

Clemente Lemus-Flores¹

Raúl Medina Torres¹

Mariano García-López¹

Margarito Ortiz-Caton¹

Alejandro Espinosa-Calderón²

Margarita Tadeo-Robledo³

¹Ciencias Biológicas Agropecuarias y Pesquera (CBAP)-Universidad Autónoma de Nayarit. Xalisco, Nayarit. (joseisabelmelendresmartinez@hotmail.com; clementelemus@hotmail.com; mariano30abril@hotmail.com; margaritooc1@hotmail.com). ²Campo Experimental Valle de México-INIFAP. Carretera Los Reyes-Texcoco km 13.5, Coatlínchan, Texcoco, Estado de México, México. CP. 56250. (espinoale@yahoo.com.mx). ³Ingeniería Agrícola-Facultad de Estudios Superiores Cuautitlán-UNAM. Carretera Cuautitlán-Teoloyucan km 2.5, Cuautitlán Izcalli, Estado de México. CP. 54714. (tadeorobledo@yahoo.com.mx).

§Autor por correspondencia: beto49_2000@yahoo.com.mx.

Resumen

En el desarrollo de híbridos trilineales de maíz se requiere conocer los parámetros genéticos de las poblaciones que se usan para derivar sus líneas progenitoras. En este estudio se estimó la varianza aditiva directamente del componente genotípico del Anova en la evaluación aleatoria de 182 líneas S_1 derivadas de la población 'P' (productores). Ésta participa en un patrón heterótico PxA (agricultores) en mejoramiento continuo mediante el método de la selección recíproca recurrente (SRR). En 2014 se evaluaron las líneas en Xalisco, Compostela y Santa María del Oro, Nayarit. El Anova combinado detectó diferencias significativas entre las líneas para la mayoría de las variables estudiadas. Altas estimas de varianza aditiva resultaron para rendimiento de grano y otras características agronómicas. Altas estimas de heredabilidad en sentido estricto fueron observadas debido a las altas estimas de varianza aditiva. El rendimiento de grano mostró una alta heredabilidad de 0.63, similar a la mayoría de las estimas estudiadas en maíz. Una alta heredabilidad fue observada en todos los caracteres de los componentes de rendimiento. Las estimas de heredabilidad variaron del 0.54 al 0.87 y se encuentran en los rangos similares que se han observado en la mayoría de los estudios realizados en maíz. Los valores son adecuados para el progreso en los caracteres evaluados de la población P; lo que permitirá para el caso de híbridos trilineales encontrar combinaciones intra-cruzas simples que se pueden usar como cruza simple hembra en la producción de grano y semilla.

Palabras clave: heredabilidad, híbridos trilineales de maíz, variabilidad genética aditiva.

Recibido: agosto de 2018

Aceptado: octubre de 2018

Introducción

El tipo de semilla mejorada más apropiada para el cultivo del maíz en México, es el híbrido trilineal. Más de 50% de la semilla mejorada de maíz que se cultiva en México es del tipo de híbrido trilineal (Luna *et al.*, 2012). Tiene buen rendimiento de grano y su producción de semilla la hace ventajosa y con buenos beneficios económicos porque la semilla que se cosecha proviene de una cruce simple. Se reconoce que una cruce simple, por tener solo dos progenitores, explota mayormente el vigor híbrido (Tiessen, 2012). Razón por la cual se tienen buenas producciones de semilla en campo. Esta buena producción no solo beneficia a la empresa que la comercializa, sino también al agricultor que la produce en campo. Se obtienen mejores ganancias en la medida que tienen mayor producción porque el productor de semilla mejorada recibe un valor agregado.

Sin embargo, la cruce simple usada como hembra, tiene que combinarse con una línea progenitora usada como macho, para formar el híbrido trilineal. El híbrido así formado ya tiene tres progenitores y hay una tendencia a perder el vigor híbrido (Preciado y Terrón, 1997; Luna *et al.*, 2012). Los mejoradores de plantas, entonces, buscan combinaciones de líneas que les asegure buen rendimiento tanto en la cruce simple hembra como en el híbrido trilineal que se forma al cruzarse con otra línea que funciona como macho progenitor.

La estrategia actual del mejorador de plantas es desarrollar híbridos trilineales de maíz que tengan una cruce simple que sea productiva en la producción de semilla y a la vez, que conserve su heterosis en la producción de grano. Esto se puede lograr identificando líneas emparentadas derivadas de una población, pero aun así tengan buena producción al cruzarlas. Este tipo de cruces simples se cruzan con una línea macho derivada de otra población no emparentada con la primera. Las líneas de la cruce simple usada como hembra tendrían un comportamiento como de 'líneas hermanas'. Así el híbrido trilineal tendría una producción similar a un híbrido modificado.

La selección e identificación de este tipo de líneas progenitoras de híbridos de maíz se hace con el uso de varios métodos de mejoramiento y el uso de poblaciones mejoradas o con buenos atributos de calidad agronómica y de aptitud combinatoria. En este sentido, uno de estos métodos es la selección recíproca recurrente (SRR), que mejora simultáneamente dos poblaciones heteróticas y es usado ampliamente en maíz (Comstock, 1949; Hallauer y Miranda, 1981). El método es cíclico y sistemático; en cada ciclo de avance, no sólo mejora cada una de las dos poblaciones por sí solas, sino también mejora el patrón heterótico de las poblaciones. Por un lado, se pueden desarrollar híbridos varietales de cualquier ciclo de avance, los cuales han sido desarrollados y liberados comercialmente (Valdivia *et al.*, 2014). Por otro lado, también son apropiados para ser incluidos en programas de selección con la participación de agricultores en busca de desarrollar su propia semilla (Valdivia *et al.*, 2007). Además, es de esperarse que en cada ciclo de avance, las poblaciones mejoradas sean excelentes fuentes para el desarrollo de líneas de alta calidad genética y agronómica.

Como premisa, el fitomejorador debe conocer el comportamiento genético de las poblaciones bajo mejoramiento continuo para predecir y diseñar estrategias de mejoramiento con el propósito de identificar líneas élite para la formación de híbridos trilineales de maíz, principalmente, la variación genotípica de las poblaciones y su heredabilidad. La estimación de la varianza aditiva es el parámetro más importante en la estimación de la heredabilidad.

En la Universidad Autónoma de Nayarit (UAN) se lleva a cabo un programa de mejoramiento genético en maíz basado en el método de la selección recíproca recurrente (SRR). Dos poblaciones heteróticas se formaron en la década de los años 1990s y se han estado mejorando por el método de la SRR. Con apoyo de agricultores de Nayarit mediante el método ‘productor-experimentador’ (Valdivia *et al.*, 2007), reconocido como mejoramiento genético participativo. Las poblaciones son ‘P’ y ‘A’, mayormente con la conformación de PxA en la generación de progenies. Poblaciones que se originaron en un estudio dialélico con los mejores maíces sembrados en la época de los años 1990s. Bajo este contexto, el objetivo del presente trabajo de investigación fue estimar los parámetros genéticos de la varianza aditiva y la heredabilidad enfocados en la población ‘P’, como fuente para derivar líneas progenitoras de la cruce simple que se usa como hembra en los híbridos trilineales.

Materiales y métodos

Ubicación del experimento

La presente investigación se llevó a cabo en tres sitios. Compostela, Nayarit que se ubica geográficamente a los 20° 52’ latitud norte y 105° 22’ longitud oeste. Xalisco, Nayarit, a los 21° 22’ latitud norte y 104° 24’ longitud oeste. Santa María del Oro, Nayarit a los 21° 09’ latitud norte y 104° 23’ longitud oeste.

Material genético

Las poblaciones heteróticas ‘P’ y ‘A’ se formaron bajo un esquema de cruzamiento dialélico. Los genotipos se separaron por aptitud combinatoria específica. Una vez formado el patrón heterótico, las dos poblaciones fueron mejoradas por el método de la SRR. En los dos primeros ciclos de selección se usaron progenies de medios hermanos. A partir de tercer ciclo se usaron progenies de líneas autofecundadas S_1 (Valdivia *et al.*, 2014). En este tercer ciclo, diferentes plantas S_0 fueron aleatoriamente identificadas de la población ‘P’, en total se lograron 182 líneas S_1 . Las progenies desarrolladas se utilizaron en la estimación de los parámetros genéticos. Así, las líneas son una muestra representativa de la población ‘P’ y considerada en equilibrio Hardy-Weinberg.

Evaluación de experimentos

Las 182 líneas S_1 se evaluaron en experimentos sembrados el 5, 7 y 9 de julio de 2013 en los sitios de Santa María del Oro, Compostela y Xalisco, Nayarit. Se utilizó un diseño experimental de látice duplicado 10x10 distribuidos en parcelas de un surco de 4 m de longitud. El manejo de los experimentos se realizó de acuerdo a la tecnología de producción recomendada por el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP).

Datos tomados

Se registraron datos de características agronómicas; rendimiento de grano (RENDG) (kg ha^{-1}), días a floración femenina, altura de mazorca (cm), porcentaje de pudrición de mazorcas (PM), longitud de mazorca (LM), diámetro de mazorca (DM) (cm), número de hileras por mazorca (NH), número de granos por hilera (GH), número total de granos por mazorca (NG) y tamaño de grano (TG).

Análisis estadístico y genético

Se realizó un análisis combinado bajo un diseño de bloques completamente al azar; el diseño de látice no fue más eficiente comparado con el de bloques completos al azar. Las características agronómicas que resultaron significativas ($p < 0.05$) fueron usadas para estimar los componentes de varianza. La comparación entre medias no fue necesaria para este estudio. El Anova apropiado para las estimaciones se presenta en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Análisis de varianza de líneas S₁ de maíz repetido en tres ambientes.

Fuente	Grados de libertad	Cuadrados medios (CM)	Esperanza de CM
Ambientes (E)	a-1		
Repeticiones/E	a (r-1)		
Líneas S ₁	n-1	M4	$\sigma^2 + r\sigma^2ga + re \sigma^2g$
A x Líneas S ₁	(a-1)(n-1)	M3	$\sigma^2 + r \sigma^2ga$
Error	a(r-1)(n-1)	M2	σ^2
Totales	arn-1		

a, r, n= refieren al número de ambientes, repeticiones dentro de ambientes y líneas, respectivamente.

Estimas de variabilidad genética

Se tomaron datos por parcela y sus medias fueron analizadas ordinariamente en tres ambientes. Pruebas directas de 'F' y estimas de componentes de varianza se hicieron de los cuadrados medios obtenidos del Anova, modelo II es apropiado para este análisis debido a que los datos son una muestra aleatoria y representativa de la población 'P'. Los componentes de varianza son usados para trasladar los datos en las estimas de varianza genética. Debido a que solo se tiene una sola ecuación, la suposición de no dominancia es considerada y las frecuencias génicas se consideran como $p = q = 1$; así, el componente de varianza de las líneas proporciona una estima directa de la varianza aditiva. Con la varianza aditiva, se estimaron la heredabilidad y el error estándar de la heredabilidad (Hallauer y Miranda, 1981).

Estima de la varianza genotípica σ^2g

La varianza genotípica, σ^2g , es la porción de la variación total explicada por el efecto de los genotipos en su evaluación en diferentes ambientes. Es el componente de varianza que se traslada para estimar el componente genético de la varianza. Para el caso de líneas S₁, da una estima directa de la varianza genética aditiva (σ^2A). Esto se da bajo el supuesto de que los efectos dominantes y de epistasis se minimizan con la endogamia; así como también, se supone que la población de referencia, de la cual se desarrollaron las líneas en estudio, está en equilibrio Hardy-Weinberg; así, las frecuencias génicas son $p = q = 0.5$.

$$\sigma^2g = (M4 - M3)/ra$$

Donde= M4 y M3= son los cuadrados medios (CM) de los factores de variación de líneas y de la interacción, AxL, respectivamente; r y a= son el número de repeticiones y ambientes, respectivamente.

Estima de la varianza fenotípica (σ^2_f)

La varianza fenotípica, (σ^2_f), explica la variación total entre los genotipos evaluados en diferentes ambientes. Se calcula mediante la fórmula.

$$(\sigma^2_f) = ((\sigma^2/ra) + (\sigma^2_{ga/a}) + (r \sigma^2_g))$$

Donde: σ^2 = es la varianza del error del Anova o CME; σ^2_{ga} = es la varianza de la interacción líneas por ambientes; σ^2_g = es la varianza genotípica.

Estima de la varianza interacción (σ^2_{ga})

Es el componente de varianza de la interacción de líneas por el ambiente y se estima de la siguiente manera.

$$\sigma^2_{ga} = (M3 - M2)/r$$

Donde: M3 y M2= son los CM de los factores de variación de la interacción, AxL y del CM del error, respectivamente; r= es el número de repeticiones.

Estima de la varianza aditiva (σ^2_A)

La varianza aditiva, (σ^2_A), es debida a los efectos promedio de alelos en el mismo locus, son efectos aditivos que son heredados y se transfieren de generación a generación, de padres a hijos. Como el nivel de endogamia de las líneas S₁, probadas es la misma, facilita su análisis y traslación en la varianza aditiva. En función de las suposiciones implicadas antes mencionadas. Así, el componente de varianza del Anova da una directa estima de la varianza aditiva, $\sigma^2_g = \sigma^2_A$.

Estima de la heredabilidad (h^2)

Con la información de los componentes genéticos de varianza, se procedió a estimar la heredabilidad en sentido estrecho. Su fórmula es: $h^2 = \sigma^2_A / \sigma^2_f = \sigma^2_A / ((\sigma^2/ra) + (\sigma^2_{ga/a}) + (r \sigma^2_g))$.

Donde: h^2 = heredabilidad en sentido estrecho; σ^2_A = varianza aditiva; σ^2 = varianza del error; σ^2_{ga} = varianza de la interacción líneas por ambiente; σ^2_g = varianza genotípica.

Estima del error estándar de la heredabilidad (SE)

También se puede tener una aproximación de la estimación del error estándar de la heredabilidad.

$SE(h^2) = SE(\sigma^2_g) / \sigma^2/ra + \sigma^2_{ga/a} + \sigma^2_g$, la cual se puede calcular mediante el uso de los CM del ANOVA. Donde= $SE(h^2) = ((2/(ra)^2) * ((M4)^2 / (n+1)) + (M3)^2 / ((e-1) * (n-1) + 2))^{0.5}$

Donde: σ^2_g = varianza genotípica; σ^2 = varianza del error; σ^2_{ga} = varianza de la interacción líneas por ambiente.

Cálculo de las estimaciones

La varianza genotípica para rendimiento de grano se estimó mediante la fórmula.

$$\sigma^2_g = (M4 - M3)/ra = (6\ 872\ 436 - 2\ 513\ 714)/(2*3) = 726\ 454$$

Donde: M4 y M3= son los CM de los factores de variación de líneas y de la interacción AxL, respectivamente; r y a= son el número de repeticiones y ambientes, respectivamente.

La varianza de la interacción (σ^2_{ga}) se estimó con la siguiente fórmula.

$$\sigma^2_{ga} = (M3 - M2)/r = (2\ 513\ 714 - 2\ 144\ 502)/2 = 163\ 451$$

Donde: M3 y M2= son los CM de los factores de variación de la interacción, AxL y del CM del error, respectivamente; r= es el número de repeticiones.

La varianza fenotípica es la variación total y se estima con la fórmula.

$$\sigma^2_f = (2\ 144\ 502/(2*3)) + (184\ 606/2) + 726\ 454 = 1\ 145\ 406$$

La estima de la heredabilidad se hace con los datos de las estimas de los componentes genéticos de varianza. Se estimó la heredabilidad y en sentido estrecho porque se tuvo una estima directa de la varianza aditiva.

$$h^2 = 726\ 454/1\ 145\ 406 = 0.634$$

También se puede tener una aproximación de la estimación del error estándar de la heredabilidad.

$$SE(h^2) = \{SE(\sigma^2_g)\} / \{(\sigma^2/re + \sigma^2_{ge}/e + \sigma^2_g)\}$$

$$SE\ \sigma^2_g = \{2/(2*3)^2 * [(6\ 872\ 436^2)/(100+1)) + (2\ 513\ 714^2)/((3-1)*(100-1) + 2)]^{0.5}\}$$

$$SE\ \sigma^2_g = \{(0.0556)*[(467\ 627\ 490\ 833 + 31\ 912\ 567)]^{0.5}\} = 983\ 265$$

$$SE(h^2) = 983\ 265/1\ 145\ 406 = 0.85$$

Resultados y discusión

Análisis de varianza

En el Cuadro 2 se observa que el rendimiento de grano y todas las otras variables de planta y mazorca resultaron ser diferentes significativamente ($p < 0.05$). Así, todas las variables que resultaron significativas se usaron para estimar los componentes de varianza.

Cuadro 2. Cuadrados medios de los análisis de varianza de la evaluación de 182 líneas S₁ de maíz en tres ambientes de Nayarit.

FV	GL	Cuadrados medios											
		REND	FF	AM	PM	LM	DM	NH	GH	NG	TG		
Ambiente (A)	a - 1	2											
Repeticiones/A	a (r-1)	3											
Líneas S ₁	n-1	99	6 872 436	23.9	519	2.5	10.2	0.38	8.3	63	20.5	0.18	
A x L	(a-1)(n-1)	198	2 513 714	13.8	158	909	2.4	0.1	1.5	18	5.87	0.05	
Error	a(r-1)(n-1)	297	4 395 987	10.7	141	766	2	0.09	1.5	15	5.46	0.04	
Total	arn-1	599											
	Pr>F		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	
	Media		5 908	67.2	81	11.4	13.1	4.3	16	27	406	1.61	
	CV		24.8	4.9	14.7	24.4	10.8	7.1	8.4	14	18.2	13.3	

**= significancia al 0.05; FV= fuente de variación; GL= grados de libertad; REND= rendimiento de grano (kg ha⁻¹); FF= días a floración femenina; AM= altura de mazorca (cm); PM= porcentaje de pudrición de mazorcas; LM= longitud de mazorca (cm); DM= diámetro de mazorca (cm); NH= número de hileras por mazorca; GH= número de granos por hilera; NG= número total de granos por mazorca; TG= tamaño de grano.

La variable rendimiento de grano resultó significativa; por lo tanto, se procedió a estimar los componentes de varianza (Cuadro 3). Los componentes de varianza permitieron las estimaciones de los diferentes parámetros genéticos. La varianza genotípica (σ^2_g) dio una estimación directa de la varianza aditiva (σ^2_A) de 726 454, suficiente variación genética para realizar mejora de rendimiento de grano en la población ‘P’, así como desarrollar líneas que al combinarse entre sí mostrarán buenos rendimientos en las cruza simples que pueden formarse (Maphumulo *et al.*, 2015). Así, la producción de semilla de esa cruce simple como hembra del híbrido trilineal logrará buena producción de semilla. La heterosis se puede mantener y hasta mejorarse cuando se cruce con la línea progenitora macho, de otra población diferente, como la ‘A’, tal como se utiliza en el esquema de la SRR con las poblaciones heteróticas ‘PxA’.

Cuadro 3. Estimación de componentes de varianza para rendimiento de grano en 182 líneas S₁ de maíz en Nayarit.

Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios (CM)	Esperanza de CM
Ambientes (A)	a-1	2	87 347 048
Repeticiones/A	a(r-1)	3	26 810 443
Líneas S ₁	n-1	181	6 872 436 M4 $\sigma^2 + r \sigma^2_{ga} + re \sigma^2_g$
A*líneas S ₁	(a-1)(n-1)	362	2 513 714 M3 $\sigma^2 + r \sigma^2_{ga}$
Error	a(r-1)(n-1)	543	2 144 502 M2 σ^2
Total	arn-1	109*1	

La varianza fenotípica (σ^2_f) o variación total estimada fue de $(2\ 144\ 502 / (2 * 3)) + (184\ 606 / 2) + 726\ 454 = 1\ 145\ 406$. Componente de varianza usado en la estima de la heredabilidad. Se estimó en sentido estrecho (h^2) porque se tuvo una estima directa de la varianza aditiva: $726\ 454 / 1\ 145\ 406 = 0.634$. La estimación aproximada del error estándar de la heredabilidad SE (h^2) fue de $983\ 265 / 1\ 145\ 406 = 0.85$. Con los datos calculados del error estándar implica que la heredabilidad estimada de 0.634 para rendimiento de grano puede tener una variación de 0.85.

La heredabilidad en sentido estrecho muestra un valor alto para ser una característica de rendimiento de grano. Indica que 63% de la variación encontrada, es genética y altamente heredable. Los híbridos trilineales que se desarrollen, por la parte de la población 'P', serán de suficiente calidad genética para las condiciones ambientales y de manejo donde fueron evaluadas las líneas estudiadas. En la literatura los rangos que se han obtenido, en promedio, en muchos estudios varían de 0.2 a 0.5 y suponiendo no efectos epistáticos (Hallauer y Miranda, 1981). Corresponden, mayormente, a estimas obtenidas con diseños genéticos y antes de los años 1980s. Aunque los diseños genéticos son más apropiados para estimar las varianzas genéticas de las poblaciones, son procedimientos que requieren más tiempo, esfuerzo y financiamiento. También después de varios ciclos de selección, las estimas pueden no ser válidas para predecir ganancias genéticas debido a los cambios esperados en la frecuencia de genes con la selección (Lamkey y Hallauer, 1987).

En consecuencia, la variabilidad entre líneas S_1 seleccionadas al azar es un método que puede ser usado convenientemente para estimar la variabilidad genética de una población de referencia (Hallauer y Miranda, 1981). Por el contrario de un diseño genético formal, es rápido, poco esfuerzo y dinero debido a que es parte del mejoramiento de poblaciones que se realiza con métodos de selección recurrente.

Estimas altas de heredabilidad que se estimaron para rendimiento en este estudio con la evaluación de 182 líneas S_1 , pudiera explicarse de varias maneras. Que no se cumplieran algunas suposiciones, tales como no efectos de dominancia, no epistasis, falta de equilibrio de Hardy-Weinberg. Se reconoce que con la varianza aditiva existe un posible bias de efectos de dominancia de magnitud 1/4 de varianza de dominancia (Cockerham y Matzinger, 1985). Lamkey y Hallauer (1987) compararon estimas de heredabilidad y otros parámetros genéticos para rendimiento de grano de maíz con el uso de varianzas entre progenies con datos de 121 experimentos obtenidos de siete programas de selección recurrente. Encontraron estimas de heredabilidad 68% para hermanos completos, 58.5% para medios hermanos, 79.8% para líneas S_1 , 77.3% para líneas S_2 , 53.3%, en cruzas de prueba con una línea como probador, 62.7% con cruzas de prueba con un probador de amplia base genética y 54.9% con hermanos completos recíprocos (SRR). La posible presencia de efectos dominantes fue la explicación dada para las altas estimas de heredabilidad encontradas.

Por otro lado, en los últimos años se han hecho estudios de estimación de parámetros genéticos que incluyen varianzas genotípicas y heredabilidades para rendimiento de grano de maíz. Tres categorías de heredabilidad en sentido amplio (H^2) son consideradas (Khan *et al.*, 2018); de 0% a 30% baja, de 30% a 60% moderada; y más de 60% alta. Los estudios muestran diferentes situaciones en los valores de H^2 , combinaciones de rendimiento de grano y las características agronómicas en cuanto a H^2 altas, moderadas y bajas. Bajas heredabilidades han sido reportados para rendimiento de grano y altas heredabilidades para caracteres agronómicos (Ali *et al.*, 2010; Olakojo y Olaoye, 2011; Wuhaib *et al.*, 2017). También moderadas y bajas heredabilidades para rendimiento de grano (Sujprihati *et al.*, 2003; Bekele y Rao, 2013; Ullah *et al.*, 2015). La mayoría de estos estudios de heredabilidad en sentido amplio encuentran moderadas y altas estimas de heredabilidad para caracteres agronómicos del maíz y el rendimiento de grano (Aminu *et al.*, 2012; Vashista *et al.*, 2013; Rahman *et al.*, 2016; Mieso, 2017). Khan *et al.* (2018) encontró moderadas heredabilidades en sentido amplio para rendimiento de grano y características agronómicas. Bello *et al.* (2012) encontró altas heredabilidades en rendimiento y caracteres agronómicos. Altas H^2 que las heredabilidades en sentido estrecho en características agronómicas (Tengan *et al.*, 2012).

Sin embargo, hay una mala interpretación en sus estimas debido a que son estudios de evaluación de genotipos en experimentos normales y pocos de progenies. Esto es, son del orden del modelo I o de efectos fijo. Seguramente la confusión se ha originado de los estudios de investigadores de la biología molecular. Tiessen (2012) afirma que son experimentos que miden la repetibilidad o confiabilidad o calidad de los ensayos y no la heredabilidad en sentido amplio. Incluso sugiere que los dos términos se usen indistintamente.

En el Cuadro 4 se presentan la estimación de los componentes de varianza, varianza aditiva, heredabilidad y el error estándar de la heredabilidad para las características agronómicas medidas en las 182 líneas de la población 'P'. Altos valores de varianza aditiva se estimaron para número de granos por mazorca, pudrición de mazorca y altura de mazorca. Bajas estimas de varianza aditiva fueron obtenidas en días a floración femenina, longitud de mazorca, diámetro de mazorca, número de hileras por mazorca, granos por hileras y tamaño de grano. Mayor progreso es de esperarse en las estimaciones más altas en varianza aditiva en la selección de estas características en la población 'P'.

Cuadro 4. Estimación de componentes de varianza para características agronómicas en 182 líneas de maíz de la población 'P' evaluadas en tres sitios en Nayarit.

Componentes	FF	AM	PM	LM	DM	NH	GH	NG	TG
$\sigma^2_g = \sigma^2A$	23.9	519	2508	10.2	0.38	8.3	62.9	2053	0.19
σ^2_{ga}	13.8	158	909	2.4	0.1	1.5	17.9	5871	0.05
σ^2	1.68	60	267	1.3	0.05	1.13	7.5	2444	0.02
$\sigma^2+r\sigma^2ga+\sigma^2g$	0.13	-10	63	0.39	0.01	0.03	0.4	152	0
$\sigma^2/ra+\sigma^2ga/a+\sigma^2g$	10.7	141	766	2	0.09	1.5	15.2	5452	0.05
h^2	0.48	0.748	0.642	0.738	0.723	0.814	0.739	0.718	0.718
SE h^2	3.51	80	415	1.76	0.06	1.39	10.17	3403	0.03

FF= días a floración femenina; AM= altura de mazorca (cm); PM= porcentaje de pudrición de mazorcas; LM= longitud de mazorca (cm); DM= diámetro de mazorca (cm); NH= número de hileras por mazorca; GH= número de granos por hilera; NG= número total de granos por mazorca; TG= tamaño de grano.

Por otro lado, las estimaciones de la heredabilidad en sentido estrecho son altas; excepto para los días a floración femenina. La mayoría de las estimas de heredabilidad encontradas son similares a lo que se han reportado en maíz (Noor *et al.*, 2013; Ewool y Akromab, 2017). Las variaciones observadas, son más genéticas que ambientales, lo que asegura que las transmisiones de genes favorables para esas características sean más heredables.

Conclusiones

La mayoría de los parámetros genéticos estimados, resultaron favorables para que se identifiquen líneas progenitoras de calidad genética. Así como las cruza simples que pueden formar y que pueden ser usadas como progenitores hembra en la producción de semilla de híbridos trilineales de maíz. La varianza aditiva para rendimiento de grano fue alta estimada en 726 454. Altos valores de la varianza aditiva se estimaron para número de granos por mazorca, pudrición de mazorca, altura de mazorca, número de granos por mazorca. Características agronómicas que pueden mejorarse en la población 'P' dentro de su programa y puede ser a plazo más corto. Bajas estimas de varianza

aditiva fueron obtenidas en días a floración femenina, longitud de mazorca, diámetro de mazorca, número de hileras por mazorca y tamaño de grano. Características que pueden mejorarse en la población a más largo plazo.

Las estimas de la heredabilidad en sentido estricto en la mayoría de los caracteres estudiados mostraron alta heredabilidad. Variaron 40% a 87%. Los valores son adecuados para tener progreso en los caracteres evaluados de la población 'P'. El rendimiento de grano mostró una heredabilidad de 63%. Lo que permitirá, para el caso del desarrollo de híbridos trilineales de maíz, encontrar combinaciones intra cruza simples, esto es, dos líneas o progenitores que combinan bien entre sí, pero funcionan como emparentadas que se pueden usar como cruza simple hembra y que al cruzarse con una línea como progenitor macho, mantendrá la heterosis. Al tener dos líneas que funcionan como emparentadas en la crusa simple hembra, como si fuera una sola línea, representa un comportamiento de un híbrido simple modificado.

Literatura citada

- Ajeel, W. A.; Kameel, A. H. and Al-Ahmad, S. A. 2010. Genetic variances, heritability, correlation and path coefficient analysis in yellow maize crosses (*Zea mays* L.). *Agric. Biol. J. North Am.* 1(4):630-637.
- Aminu, D. and Izge, A. U. 2012. Heritability and correlation estimates in maize (*Zea mays* L.). *Word J. Agric. Sci.* 8(6):598-602.
- Bekele, A. and Rao, T. N. 2013. Estimates of heritability, genetic advance and correlation study for yield and its attributes in maize (*Zea mays* L.). *J. Plant Sci.* 2(1):1-4.
- Bello, O. B.; Ige, S. A.; Azeez, M. A.; Afolabi, M. S.; Abdulmalik, S. Y. and Mahamood, J. 2012. Heritability and genetic advance for grain yield and its component characters in maize (*Zea mays* L.). *Inter. J. Plant Res.* 2(5):138-145.
- Cockerham, C. C. and Matzinger, D. F. 1985. Selection response based on selfed progenies. *Crop Sci.* 25(3):483-488.
- Comstock, R. E.; Robinson, H. F. and Harvey, P. H. 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Am. Soc. Agron.* 41:360-367.
- Ewool, B. M. and Akromah, R. 2017. Genetic variability, coefficient of variance, heritability and genetic advances of Pro-Vitamin A maize hybrids. *Inter. J. Agric. Innov. Res.* 6(1):84-90.
- Hallauer, A. R. and Miranda, Fo. J. B. 1981. Quantitative genetics in maize plan breeding. The Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA. 468 p.
- Hamid, K. M.; Ahmad, A.; Hussain, M. and ul-Hassan, M. 2018. Heritability and trait asociación studies in maize F₁ hybrids. *Inter. J. Bios.* 12(1):18-26.
- Keweti, S. M. 2017. Genetic study of some maize (*Zea mays* L.) genotypes in humid tropic of Ethiopia. *Iner. J. Sci. Res. Pub.* 7(1):281-287.
- Lamkey, K. R. and Hallauer, A. R. 1987. Heritability estimated from recurrent selection experiments in maize. *Maydica.* 32:61-78.
- Luna, M.; Hinojosa, A. R.; Ayala, O. G.; Castillo, F. G. y Mejía, J. C. 2012. Perspectivas de desarrollo de la industria semillera de maíz en México. *Rev. Fitotec.* 35(1):1-7.
- Maphumulo, S. G.; Derera, J.; Qwabe, F.; Fato, P.; Gasura P. and Mafongoya, P. 2015. Heritability and genetic gain for grain yield and path coefficient analysis of some agronomic traits in early-maturing maize hybrids. *Euphytica.* 206(1):225-244.

- Noor, M.; Shahwar, D.; Rahman, H.; Ullab, H.; Ali, F.; Iqbal, M.; Shab, L. A. and Ullab, I. 2013. Change in heritability estimates due to half-sib family selection in the maize variety Pahari. *Genet. Mol. Res.* 12(2):1872-1881.
- Olakojo, S. A. and Olaoye, G. 2011. Correlation and heritability estimates of maize agronomic traits for yield improvement and *Striga asiática* (L.) *Kuntze* tolerance. *Afr. J. Plant Sci.* 6(5):365-369.
- Preciado, O. R. E. y Terrón, I. A. D. 1997. Uso potencial de cruza simples emparentadas de ciclo vegetativo intermedio, para regiones sub tropicales de México. *Rev. Agron. Mesoam.* 8(2):72-77.
- Rahman, H.; Habibullah; Shah L.; Ali A. and Shah K. 2016. Heritability and genetic advance estimates for yield improvement in maize (*Zea mays*). *J. Agric. Biol. Sci.* 4(11):116-120.
- Sujiprihati, S. and Saleh, G. B.; Ali, E. S. 2003. Heritability, performance and correlation studies on single cross hybrids of tropical maize. *Asian J. Plant Sci.* 2(1):51-57.
- Tengan, K. M. L.; Obeng, A. K. and Akromah, R. 2012. Genetic variances, heritability, and correlation studies on selected phenotypic traits in a backcross breeding program involving normal and opaque-2 maize. *Agric. Biol. J. North Am.* 3(7):287-291.
- Tiessen, F. A. 2012. Filosofía del mejoramiento genético. *In: fundamentos de mejoramiento genético vegetal*. Editorial EAE. Editor Tiessen, F. A. CINVESTAV- Irapuato, México. www.ira.cinvestav.mx. atiessen@ira.cinvestav.mx. 500 p.
- Ullah, H.; Rahman, H.; Khalil, I. A.; Alam, I. and Saleem, N. 2015. Potential of S5 lines in test crosses for yield and yield associated traits in maize variety Azam. *Eur. Academic Res.* 12(11):16166-16178.
- Valdivia, B. R.; Caro, V. F. J.; Ortiz, C. M.; Betancourt, V. A.; Ortega C., A.; Vidal, M. V. A. y Espinosa, C. A. 2007. Desarrollo participativo de híbridos sintéticos de maíz y producción de semilla por agricultores. *Agric. Téc. Méx.* 33(2):135-143.
- Valdivia, B. R.; Espinosa, C. A.; Tadeo, R. M.; Caro, V. F. J.; Aguilar, C. J. A.; Vidal, M. V. A.; Ruelas, H. P. G. y López, G. G. 2014. "Cora 2012": híbrido intervarietal de maíz para Nayarit y regiones similares. *Rev. Mex. Cienc. Agríc.* 6(2):417-420.
- Vashitha, A.; Dixit N. N.; Dipika; Sharma S. K. and Marker S. 2013. Studies on heritability and genetic estimates in maize genotypes. *Biosc. Discovery.* 4(2):165-168.
- Wuhaib K. M.; Hadi B. H. and Hassan W. A. 2017. Estimation of genetic variation components, average degree of dominance and heritability for several traits of maize in four crosses. 2017. *J. Agric. Veterinary Sci.* 10(10):53-57.