

HETEROSIS EN SIETE LÍNEAS DE MAÍZ PARA TOLERANCIA AL ACHAPARRAMIENTO Y RENDIMIENTO DE GRANO

Guillermo Castañón Nájera¹, Héctor Hidalgo Cano² y Dan Jeffers³

RESUMEN

Se estudió el comportamiento de siete líneas de maíz y sus progenies (F1) directas durante los años 1997 y 1998. El germoplasma se evaluó mediante el porcentaje de infección por achaparramiento (PiA), transmitida por *Dalbulus maydis* y rendimiento de grano. Para la estimación de la heterosis y habilidad combinatoria se aplicó el modelo II de Gardner y Eberhart. Basado en la estimación de la heterosis y sus componentes, se detectó que hay dominancia parcial para la resistencia al achaparramiento. Para el rendimiento de grano, se encontró que las cruza más productivas fueron aquellas donde un padre resistente fue cruzado con otro susceptible. De acuerdo con los resultados, los genes que determinan resistencia al achaparramiento parecen operar en sentido opuesto a aquellos responsables del rendimiento de grano.

Palabras clave adicionales: Cruzas dialélicas, *Dalbulus maydis*, aptitud combinatoria, enfermedades parasíticas, modelo de Gardner y Eberhart.

ABSTRACT

Heterosis at seven maize lines for tolerance to the bushy stunt and grain yield

The performance of seven maize lines and their F1 progenies was studied during 1997 and 1998. The germoplasm was evaluated by the percentage of the *Maize bushy stunt* (MBS), transmitted by *Dalbulus maydis*, and grain yield (GY). For the heterosis estimation and combinatory ability, the Gardner and Eberhart model II was applied. Based upon the estimated of heterosis and its components, it was detected a partial dominance for MBS resistance. For grain yield it was found that the most productive crosses, were those coming from a resistant x a susceptible parent. According to the results, it is possible to establish that dwarfing resistance genes are independent from those that determine grain yield.

Additional key words: Diallel crosses, *Dalbulus maydis*, combining ability, parasitic diseases, Gardner and Eberhart model.

INTRODUCCIÓN

La anomalía conocida como achaparramiento del maíz, cuyo transmisor es la chicharrita (*Dalbulus maydis*), tiene importancia económica en las regiones cultivadas en México, el Caribe y Centro América (Henríquez y Jeffers, 1997).

Es frecuente observar plantas con achaparramiento en los estados de Sonora y Sinaloa. Esta enfermedad se ha encontrado también en la Mesa Central, vertiente del Golfo de México, incluyendo la Península de Yucatán, en donde el achaparramiento se observa como una enfermedad endémica. Jeffers, Fitopatólogo del Centro Internacional de Mejoramiento de

Maíz y Trigo (1997, comunicación personal), menciona que en Cárdenas, Tabasco, se colectó una nueva cepa de *Dalbulus maydis*, que es más agresiva que las descritas hasta ahora.

Según Urbina (1997), en Nicaragua se cuantificaron en ese año (1997) 27,682 ha, con pérdida parcial y total a causa del achaparramiento. En la región de Azuero, Panamá, durante 1992 se observó maíz con achaparramiento, siendo la época de siembra el factor determinante para la ausencia o presencia de la enfermedad (Gordon et al., 1993). Para esta región, los autores citados, encontraron que en siembras tempranas (del 1 al 15 de Agosto) la infección alcanzó 75,36%.

Recibido: Marzo 12, 2002

Aceptado: Noviembre 25, 2002

¹DACBioI, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa, Tabasco, México. e-mail: gcastanonn@yahoo.com.

² Monterrey, Nuevo León.

³Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo. El Batán, Texcoco, México.

El achaparramiento se presenta desde el nivel del mar hasta zonas de altura intermedia y en latitudes desde 40° N hasta los 30° S. Las condiciones apropiadas para el desarrollo de la chicharrita son lluvias escasas, altas temperaturas y baja humedad relativa del aire.

En la región sur-sureste de la República Mexicana, la mayor superficie en que se cultiva el maíz es temporal, por lo que su producción promedio es de apenas 2 t.ha⁻¹ (INEGI, 1996); debido a la mala distribución de la lluvia y a que las condiciones climáticas durante el crecimiento y desarrollo de la planta de maíz son las adecuadas para que se presente la chicharrita y transmita el virus del achaparramiento.

La probabilidad de pérdidas a causa del achaparramiento se incrementa en aquellas regiones donde se retrasan las siembras por causa del inicio irregular de las lluvias. Esto es común que suceda en la parte sur de México, además en esta región, el maíz se maneja como monocultivo, en donde hay alta infestación de zacate Johnson [*Shorghum halepense* (L.) Persj, que es un reservorio importante para el virus y áfidos transmisores de achaparramiento (Henríquez y Jeffers, 1997).

En cuanto a los métodos para la estimación de la heterosis y habilidad combinatoria, en la mayoría de los trabajos de investigación donde se ha estimado lo anterior, se aplicaron los métodos de Griffing (1956) y en muy pocos, se ha usado el modelo 11 de Gardner y Eberhart (1966). No obstante, se ha demostrado (Christie y Shattuck, 1992) que con este último se hacen mejores estimaciones de la aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE), y de algunos parámetros genéticos.

Para Gardner (1984), entre algunas de las ventajas que tiene el modelo II de Gardner y Eberhart (1966) con respecto a los diseños de Griffing (1956) son:

a) El modelo es completamente general y hace pocas suposiciones, b) Se puede obtener más información genética que con otros modelos, c) Pueden incluirse progenitores y sus cruas en cualquier generación, d) La heterosis se puede dividir en heterosis promedio, heterosis de línea o variedad, y heterosis específica, e) Con éste modelo se puede evaluar el progreso en programas de selección recurrente.

En México, trabajos en donde se ha aplicado

la metodología de Gardner y Eberhart (1966) son reportados por Martín del Campo (1980), Cortez et al. (1985), Peña et al. (1997), Balderrama et al. (1997), Peña et al. (1999), y De la Rosa et al. (2000). La poca aplicación del modelo II de Gardner y Eberhart (1966) con respecto a los de Griffing (1956), es posible que se deba a la falta de un programa de cómputo, a la fecha sólo Crossa et al. (1987) mencionan la existencia de uno escrito en Fortran y que se encuentra en la Universidad de Nebraska, EEUU.

Por la importancia del maíz como alimento para la población humana y animal, y con el objetivo de hacer una mejor selección de las combinaciones híbridas sobresalientes, la finalidad de esta investigación fue calcular la heterosis y habilidad combinatoria para porcentaje de infección por achaparramiento y rendimiento de grano en líneas de maíz y sus progenies, y detectar el tipo de combinación híbrida que da un buen nivel de resistencia a la infección por achaparramiento y alto rendimiento de grano.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se establecieron experimentos (con y sin infestación de chicharritas) en la Estación Experimental Poza Rica (EEPR) del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT). La EEPR, de acuerdo con Bazinger et al. (1997), se localiza al norte del estado de Veracruz, a 21° N y 60 msnm. En verano la temperatura máxima, mínima y radiación solar diaria son en promedio de 32 °C, 22 °C y 22 MJm⁻². El suelo es de tipo franco arcilloso (Troplofluvent) y clima Aw1(e), que corresponde a clima cálido tropical lluvioso con lluvias en verano (julio-septiembre), con temperatura media del mes más frío sobre 18 °C, extremo con oscilación anual de las temperaturas medias mensuales entre 7 y 14 °C, y 5,6% de lluvias en invierno.

El material genético consistió de siete líneas de maíz y sus 21 cruas directas, la característica más importante de acuerdo con Hidalgo et al. (1998) y el origen del material parental se dan en el Cuadro 1. La resistencia o susceptibilidad de los progenitores se obtuvo de la evaluación previa realizada en la misma estación (EEPR) durante el verano de 1996 (Hidalgo et al., 1998), donde un ensayo en que se encontraban las líneas del

presente estudio, fue infestado con chicharritas

transmisoras del achaparramiento del maíz.

Cuadro 1. Nivel de resistencia y origen de las líneas progenitoras de maíz con las que se formó el dialélico en 1996

Padre	Genealogía	Origen	Característica*
1	AC8223-4-2-1-2	CIMMYT	Resistente
2	AC8223-4-1-1-1	CIMMYT	Resistente
3	AC7929-38-3-2-1	CIMMYT	Moderadamente resistente
4	AC7421-46-2-1-2	CIMMYT	Susceptible
5	AC8149-5-1-2-1	CIMMYT	Susceptible
6	88-2-3-1-1	CECOT	Susceptible
7	Pob43C6HC232-2#-1-2-4	CECOT	Susceptible

* Respuesta al ataque de achaparramiento.

CECOT = Campo Experimental Cotaxtla, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP)

Para la primera evaluación, la siembra se realizó el 30 de junio y la inoculación se realizó el primero de agosto de 1997B. Se pusieron cuatro chicharritas transmisoras de CCS (*Spiroplasma kunkelii*) y MBS (*Maize bushy stunt*) por planta. La evaluación del daño por achaparramiento se cuantificó en octubre, 17 del mismo año.

El ensayo para la segunda evaluación por achaparramiento fue plantado el 10 de diciembre de 1997B. Del mismo modo que en el primer ensayo, se depositaron cuatro chicharritas por planta, pero éstas sólo portaban el MBS. En este experimento, la inoculación se realizó el 6 de enero de 1998 y la evaluación de síntomas se llevó a cabo el 4 de abril del mismo año.

El diseño experimental usado para el sorteo y siembra del germoplasma evaluado en ambos años de prueba fue en alfa-latice (0,1), la parcela experimental por entrada la formó un surco de 2,5 m de largo, 0,75 m de ancho y 0,25 m la distancia entre plantas. Se tuvieron dos repeticiones por experimento en cada año de prueba. Todas las plantas de cada entrada de las dos repeticiones en un experimento (localidad 1) se infestaron con chicharritas y las plantas de las dos repeticiones del otro experimento (localidad 2) se dejaron sin infestar. El mismo procedimiento de infestar (localidad 3) y no infestar (localidad 4) se repitió en el segundo año de evaluación con dos repeticiones en cada experimento.

Las variables medidas fueron porcentaje de infección por achaparramiento (PIA), que se transformó a arco seno \sqrt{PIA} y rendimiento de grano ($t\ ha^{-1}$) al 14% de humedad.

La información de cada carácter se analizó

como un análisis combinado de localidades (se consideró cada condición de infestación como un ambiente). Para el análisis dialélico del modelo II de Gardner y Eberhart (1966). En este modelo (Gardner, 1967), la heterosis se separa y presenta como se indica enseguida:

$$y_{ij} = \mu v + 1/2 (v_i + v_j) + \delta(\bar{h} + h_i + h_j + s_{ij})$$

donde:

y_{ij} = Media de las cruza i y j ; μv = Media de todas las líneas; v_i y v_j = Efecto de la variedad i como progenitor femenino y j como progenitor masculino; h = heterosis media; h_i , h_j = heterosis varietal; s_{ij} = heterosis específica; $\delta=0$ cuando $i = j$ y $\delta=1$ cuando $i \neq j$.

En tanto que la heterosis varietal (h_j) se estima como:

$$h_j = \frac{n-1}{n-2} \left[(\bar{y}_j - \bar{y}_c) - \frac{1}{2} (\bar{y}_{jj} - \bar{y}_v) \right]$$

donde:

n = Número de padres; \bar{y}_j Media de la variedad j en cruza; \bar{y}_c = Media de todas las cruza; \bar{y}_{jj} = Media de la variedad j per se; \bar{y}_v = Media de todas las variedades per se.

Las pruebas de F para el análisis de varianza correspondiente se calcularon como sigue: los efectos principales se probaron contra sus respectivas interacciones con el ambiente (localidad) y cada uno de los términos de interacción restante se probó contra el error experimental (EE).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el Cuadro 2 se observa la significación ($p \leq 0,01$ y $p \leq 0,05$) encontrada entre las localidades para porcentaje de achaparramiento (PIA) y rendimiento de grano (RG). Similar respuesta de significación ($p \leq 0,01$), se observó en entradas (E) para ambos caracteres estudiados.

La fuente de variación líneas (ACG) fue significativa ($p \leq 0,05$) sólo para PIA, esto indica que las líneas difieren en sus efectos aditivos para esta variable y cruas (ACE) mostró significación ($p \leq 0,01$) en RG, que se refiere a que hay efectos importantes de dominancia y/o epistasis para el carácter en cuestión. Resultados similares para RG

los reportan Cortez et al. (1985), Crossa et al. (1987) y Misevíc (1989), pero diferentes para la misma variable (RG) a los mostrados por Sinobas y Monteagudo (1996) en sus trabajos con otras poblaciones de maíz.

La contribución a la suma de cuadrados de entradas (E) por los efectos aditivos (líneas ó ACG) fue 2,5 veces mayor (71%) a lo aportado por los efectos no aditivos (cruas o ACE) que representan sólo el 29%, por esta razón es posible que ACE no haya mostrado significancia en la variable PIA. Lo anterior se deduce, por lo encontrado para RG, en donde ACG no fue significativa y ACE contribuyó con 95% a la suma de cuadrados de entradas (E).

Cuadro 2. Cuadrados medios y significación para porcentaje de infección por achaparramiento (PIA) y rendimiento de grano (RG) en padres y sus cruas en maíz. 1997 y 1998

FV	gl	PIA	Significancia	RG	Significancia
Localidad (L)	3	55741,15	**	226,45	**
Repetición/L	4	355,56	**	0,24	ns
Entradas (E)	27	611,50	**	12,99	**
Líneas (ACG)	6	1956,70	*	3,15	ns
Cruas (ACE)	21	227,15	ns	15,81	**
h	1	488,09	ns	220,64	*
hl	6	386,18	ns	2,28	**
he	14	140,36	ns	6,98	**
L x E	81	310,69	**	1,78	**
L x ACG	18	700,59	**	2,14	**'
L x ACE	63	199,29	**	1,68	**
L x	3	518,53	**	15,25	**
L x hl	18	202,87	**	0,47	Ns
L x he	42	174,95	**	1,22	**
EE	108	86,10		0,35	
Total	223				
CV (%)		32,46		16,94	
\bar{x}		28,59		3,47	

\bar{h} = Heterosis promedio, hl = Heterosis de líneas, he = Heterosis específica, EE =Error experimental, CV= Coeficiente de variación, \bar{x} =Media del carácter (PIA y RG).

Al fraccionar la ACE (cruas) de cada variable estudiada (PIA y RG) en heterosis promedio (\bar{h}), heterosis de líneas (hl) y heterosis específica (he), se encontró significación ($p \leq 0,05$ y $p \leq 0,01$) en los tres tipos de heterosis sólo para RG, sin importar la contribución que cada una de ellas hiciera a la suma de cuadrados de ACE. La posible explicación de estos resultados es el error que se usa para estimar los valores de F de cada tipo de heterosis (h , hl y he). La significancia de la heterosis media indica que

hay diferencias entre padres y cruas para el carácter RG (Cuadro 2). Lo anterior se puede interpretar como una evidencia de que los efectos no aditivos de los genes involucrados en la determinación del RG son importantes, por lo que pudieran explotarse mediante un programa de hibridación.

La significación observada en localidades x entrada (L x E), para ambas variables (PIA y RG), pudiera deberse en parte al efecto de infestar y no infestar las entradas (E) en ambos experimentos.

Es decir, como era de esperarse, el efecto de infestación provocó un comportamiento no paralelo del material experimental al pasar de uno a otro ambiente de evaluación.

La significancia de localidades x líneas (L x ACG) y localidades x cruzas (L x ACE) en ambos caracteres (PIA y RG) hace pensar que tanto ACG como ACE se modificaron o son poco estables en igual magnitud en los ambientes de evaluación para los siete padres y sus cruzas. Estos efectos de interacción observados se pudieran atribuir a la variación presentada en los ambientes de prueba (con y sin infestación) y/o al comportamiento diferencial presentado por algunos de los progenitores y sus respectivas cruzas.

Cuando se separó la interacción L x ACE se encontró que sólo L x hl no fue significativa en RG, en tanto que L x h y L x he, son significativas tanto en PIA como en RG. Es posible que la no significación para RG en L x hl, sea a causa de la poca contribución de ésta (7,9%) a la suma de cuadrados de L x ACE en la variable referida.

Con relación a los promedios de las cruzas sobresalientes con menos PIA o resistentes, estas fueron: 1x2 (AC8223-4-2-1-2 x AC8223-4-1-1-1), 2x5 (AC8223-4-1-1-1 x AC8149-5-1-2-1) y 1x5 (AC8223-4-2-1-2 x AC 8149-5-1-2-1) con promedios que fluctuaron desde 11,9, 16,8 hasta 19,81%, estas dos últimas cruzas junto con la 1x7, mostraron dominancia parcial de resistencia al achaparramiento. Las cruzas de mayor promedio de PIA o susceptibles son 4x7 (AC7421-46-2-1-2 x Pob43C6HC232-2#- 1-2-4), 2x4 (AC8223-4-1-1-1 x AC7421-46-2-1-2) y 3x6 (AC7929-38-3-2-1 x 88-2-3-1-1), con 38,5, 35,2 y 35,3%, respectivamente.

Nótese (Cuadro 3), que en estas cruzas participaron padres que en forma *per se* también fueron los de mayor PIA, es decir susceptibles (Hidalgo et al., 1998), y que no obstante que el progenitor 2 es resistente, al combinarse con el 4 que es susceptible, la craza o progenie de estos resultó susceptible lo que se explica por la magnitud del valor del efecto de línea (v_i) tan grande (8,54) que muestra el progenitor 4 y que resultó diferente del error estándar.

Estos resultados coinciden con los reportados por Gogran y Rosenkranz (1968), quienes encontraron ausencia de dominancia para resistencia o susceptibilidad al achaparramiento

en maíz.

En cuanto a los promedios de RG de cruzas y padres se encontró que este varió desde 1,42 t ha⁻¹ para la craza 1x2 (AC8223-4-2-1-2 x AC8223-4-1-1-1), hasta 5,38 t ha⁻¹ del cruzamiento 2x6 (AC8223-4-1-1-1 x 88-2-3-1-1). De los padres, el 1 y 2 fueron los menores con 1,12 y 1,50 t·h⁻¹. Estos rendimientos de grano inferiores al promedio del resto de padres, es posible que se deba al efecto de los genes de resistencia, reportes en los que se apoya esta suposición son el de Zúñiga et al. (1999) quienes encontraron que los progenitores más resistentes a los virus X y Y no fueron los más rendidores de tubérculo en papa, por lo que de sus resultados infirieron que la resistencia y el rendimiento operan con sistemas diferentes de genes. Davis y Crane (1976) en maíz, encontraron relación negativa entre el rendimiento y la resistencia al acame. Por otro lado, Cox et al. (1999) reportaron que dos de los siete genes de resistencia a roya del tallo están asociados con la reducción del rendimiento de grano en trigo. Los resultados encontrados muestran que hay heterosis para RG y que ésta es mayor cuanto menos parentesco existe en el material que se cruza, y su respuesta *per se* al carácter citado es contrastante.

Los efectos v_i (Cuadro 3) de las líneas 1 y 2 indican que éstas si son resistentes a PIA ya que sus valores de y fueron negativos (-16,89 y -19,89) y diferentes de cero. Los padres (líneas 4, 5 y 7) presentaron efectos y positivos y significativos, lo que quiere decir que es germoplasma susceptible al achaparramiento. Los progenitores 3 y 6, no obstante tener signos cruzados en los valores de sus v_i (positivo para el padre 3 y negativo para el padre 6), no son diferentes de cero, por lo que también para ellos pudiera decirse que la clasificación dada por Hidalgo et al. (1998) es correcta.

En cuanto a los efectos de heterosis varietal en progenitores y sus cruzas para porcentaje de infección por achaparramiento (PIA) y rendimiento de grano (RG) dadas en el Cuadro 3 puede observarse que las cruzas 1x2 (AC8223-4-2-1-2 x AC8223-4-1-1-1) y 2x5 (AC8223-4-1-1-1 x AC8149-5-1-2-1), que fueron las de menor promedio de PIA, los valores de h para los padres 1 y 2 fueron de 1,15 y 6,50 y -6,08 (padre 5) siendo estos valores diferentes de cero, respectivamente. Estos resultados coinciden con lo

encontrado por Ulrich et al. (1990) quienes mostraron que al cruzar líneas resistentes a mancha gris de la hoja de maíz, dieron progenies resistentes o con menor infección que entre la progenie de la cruce resultante entre líneas susceptible x susceptible a la misma

enfermedad. Grogan y Rosenkranz (1968) encontraron resultados similares al cruzar línea susceptible con resistente al achaparramiento, indicando que sus resultados mostraron un patrón de herencia simple a dicha enfermedad.

Cuadro 3. Promedios de porcentaje de infección de achaparramiento (PIA), rendimiento de grano (RG), efectos de línea (v_i), heterosis varietal (h_j) y específica (s_{ij}) de siete líneas de maíz y sus cruzas 1997 y 1998

Cruza	PIA				RG			
	\bar{x}	v_i	h_j	s_{ij}	\bar{x}	v_i	h_j	s_{ij}
1	14,26	-16,89**	1,15		1,13	-0,63**	0,07	
1x2	11,90			-5,10	1,42			-2,53**
1 x 3	22,76			0,59	4,37			0,80**
1 x 4	28,95			2,55	4,78			1,00**
1 x 5	19,81			0,92	4,55			0,47*
1 x 6	25,93			3,60				
1 x 7	20,60			-2,58	4,46			0,54**
2	11,22	-19,89**	6,50		3,46			-0,28
2x3	27,64			1,62	1,50	0,26**	0,28**	
2 x 4	35,22			4,97	3,97			0,00
2 x 5	16,84			5,90*	4,26			0,08
2x6	27,75			1,57	5,05			0,57**
2 x 7	29,97			2,94	5,38			1,06**
3	32,89	1,75	0,84		4,96			0,82**
3x4	28,61			6,74**	2,73	0,98**	-0,72**	
3 x 5	28,76			0,86	3,84			0,04
3x6	35,33			3,99	3,58			-0,51**
3x7	32,0			-0,16	3,45			0,48**
4	39,68	8,54**	1,68		3,91			0,16
4 x 5	34,52			2,39	1,66	-0,09	0,03	
4 x 6	30,32			-5,25	3,96			-0,34
4 x 7	38,54			2,12	3,84			-0,31
5	40,19	9,05**	-6,08		3,38	0,88**	0,17	-0,59**
5x6	28,12			0,06	2,65	0,88**	-0,17	
5 x 7	30,56			1,65	4,56			0,11
6	30,33	-0,82	2,29		3,98			-0,29
6 x 7	28,38			-3,98	1,67	-0,09	0,16	
7	49,40	18,26**	-6,39		3,67			
					0,95	-0,081**	0,3**	
xl	31,14				1,76			
xc	27,74				4,05			
ES		1,01	1,36	2,68		0,06	0,09	0,17

ES = Error estándar, *,** diferente de 0 al 0,05 y 0,01, xl =Media de padres, \bar{x} = Media de cruzas

Para RG, las líneas más productivas (3 y 5) dieron efectos v_i positivos y significativos. En tanto que las líneas 1, 2 y 7 presentaron valores de v_i significativos y negativos (-0,63, -0,26 y -0,81), esto indica que para estas tres líneas su producción media *per se* es menor al promedio general de RG de todos los padres (xl). Los padres 2 y 7 fueron de valor positivo (0,28 y 0,34) y significativo en

heterosis varietal (h_j), y la línea 3 dio valor h_j negativo y significativo (-0,72).

Al estimar la heterosis específica (s) para RG (Cuadro 3) se encontró que los efectos positivos y significativos, y mayor rendimiento de grano se dieron al cruzar un padre resistente (R) con otro moderadamente resistente (MR) o susceptible (S), las seis cruzas que mostraron esta respuesta fueron

la 1x3 (AC8223-4-2-1-2 x AC7929-38-3-2-1), 1x4 (AC8223-4-2- 1-2 x AC742 1-46-2-1-2), 1x5 (AC8223-4-2- 1-2 x AC8 149-5-1-2-1), 1x6 (AC8223-4-2- 1-2 x 88-2-3-1-1), 2x5 (AC8223-4-1-1-1 x AC8149-5-1-2-1), 2x6 (AC8223-4-1-1-1 x 88-2-3-1-1) y 2x7 (AC8223-4-1-1-1 x Pob43C6HC232-2#-1-2-4), y cuando se cruzaron padres con similar respuesta (RxR o SxS), el valor de *s* resultó negativo y en la mayoría de los casos diferente de cero o significativo. Crossa et al. (1987) encontraron que las razas Cacahuacintle y Maíz dulce dieron progenies de alto RG aunque sus rendimientos *per se* fueron bajos en comparación con las otras razas incluidas en su estudio.

En el Cuadro 4 se dan las estimaciones de la heterosis de las cruzas evaluadas para PIA y RG, al descomponer la heterosis de cada una de las variables estudiadas se observó que en PIA la heterosis varietal (h_j) fue de mayor importancia

que la heterosis específica (s_{ij}), las cruzas que mostraron esto son la 1x5, 1x7, 3x5, 3x7, 4x5, 4x7, 5x6 y 5x7. Excepto las dos primeras, el resto de cruzas son susceptibles a PIA, y de acuerdo con lo que se ve (Cuadro 4) los valores de *h* son los responsables de tal comportamiento en las cruzas señaladas.

En RG la heterosis específica fue la importante, las cruzas que presentaron este comportamiento fueron la 1x2, 1x3, 1x4, 2x6, 2x7, obsérvese que excepto la primer cruza (1x2) en el que el valor de *s* tiene signo negativo, el resto de las cruzas presentaron heterosis específica (s_{ij}) positiva. Lo que se puede atribuir a este comportamiento es la divergencia o no parentesco que existe entre el material usado como progenitores en el estudio. Obsérvese también que los valores altos de *s* los dieron cruzas de padres no emparentados.

Cuadro 4. Efectos de heterosis de las cruzas para porcentaje de infección de achaparramiento (PIA) y rendimiento de grano 1997 y 1998

Cruza	PIA					RG				
	h_{ij}	<i>h</i>	h_i	h_j	s_{ij}	h_{ij}	<i>h</i>	h_i	h_j	s_{ij}
1 x 2	-0,854	-3,409	1,153	6,505	-5,103	0,107	2,289	0,067	0,283	-2,531
1 x 3	-0,819	-3,409	1,153	0,842	0,594	2,437	2,289	0,067	-0,719	0,801
1 x 4	1,978	-3,409	1,153	1,682	2,552	3,386	2,289	0,067	0,027	1,003
1 x 5	-7,417	-3,409	1,153	-6,084	0,923	2,568	2,289	0,067	-0,166	0,469
1 x 6	3,637	-3,409	1,153	2,295	3,598	3,060	2,289	0,067	0,165	0,539
1 x 7	-11,232	-3,409	1,153	-6,393	-2,582	2,413	2,289	0,067	0,343	-0,285
2 x 3	5,566	-3,409	6,505	0,842	1,625	1,852	2,289	0,283	-0,719	0,000
2x 4	9,753	-3,409	6,505	1,682	4,972	2,680	2,289	0,283	0,027	0,082
2 x 5	-8,882	-3,409	6,505	-6,084	-5,897	2,975	2,289	0,283	-0,166	0,571
2 x 6	6,962	-3,409	6,505	2,295	1,568	3,799	2,289	0,283	0,165	1,062
2 x 7	-0,357	-3,409	6,505	-6,393	2,938	3,738	2,289	0,283	0,343	0,824
3x4	-7,682	-3,409	0,842	1,682	-6,738	1,639	2,289	-0,719	0,027	0,043
3 x 5	-7,787	-3,409	0,842	-6,084	0,863	0,889	2,289	-0,719	0,166	-0,514
3 x 6	3,7 17	-3,409	0,842	2,295	3,988	1,250	2,289	-0,7 19	0,165	-0,485
3 x 7	-9,12 1	-3,409	0,842	-6,393	-0,162	2,070	2,289	-0,7 19	0,343	0,158
4 x 5	-5,420	-3,409	1,682	-6,084	2,391	1,805	2,289	0,027	-0,166	-0,344
4x 6	-4,685	-3,409	1,682	2,295	-5,254	2,171	2,289	0,027	0,165	-0,309
4x 7	-6,005	-3,409	1,682	-6,393	2,116	2,070	2,289	0,027	0,343	-0,588
5x 6	-7,140	-3,409	-6,084	2,295	0,056	2,398	2,289	-0,166	0,165	0,111
5x7	-14,239	-3,409	-6,084	-6,393	1,647	2,178	2,289	-0,166	0,343	-0,287
6x 7	-11,485	-3,409	2,295	-6,393	-3,978	2,363	2,289	0,165	0,343	-0,434

CONCLUSIONES

La heterosis fue mayor para rendimiento de grano (RG) entre cruzas no emparentadas. No hay un patrón bien definido del tipo de herencia que determine la resistencia o susceptibilidad al

achaparramiento del germoplasma evaluado, aunque se observó cierto grado de dominancia parcial al cruzar padre resistente x otro susceptible. El mayor rendimiento de grano lo dieron las cruzas entre padres resistentes x susceptibles, lo que hace suponer que la

resistencia al achaparramiento y el rendimiento de grano parecen operar con sistemas diferentes de genes.

LITERATURA CITADA

1. Balderrama, C. S., A. Mejía, C., F. Castillo, G. y A. Carballo, C. 1997. Efecto de aptitud combinatoria en poblaciones de maíz nativas de valles altos de México. *Rev. Fitotec. Mex.* 20 (2):137-147.
2. Bazinger, M. G. O. Edmeades y J. Bolaños. 1997. Relación entre el peso fresco y peso seco del rastrojo de maíz en diferentes estados fenológicos del cultivo. *Agronomía Mesoamericana* 8(1): 20-25.
3. Christie, B. R. y y. i. Shattuck. 1992. The diallel cross: Design, analysis and use for plant breeding. *Plant Breeding Reviews.* 9:9- 36.
4. Cortez M. H., A. Rodríguez C., M. Gutiérrez G., J. Durón I., R. Girón C. y M. Oyervides G. 1985. Evaluation of broad-base improved populations of maize (*Zea mays* L.): 1. Cumulative Gene Effects and Heterosis. Universidad Autónoma Agraria "Antonio Narro". Buenavista, Saltillo, Coah. 43 p. Folleto de Divulgación SIN.
5. Cox, T. S., R. K. Bequette, R. L. Bowden y R. G. Sears. 1999. Grain yield and bread making quality of wheat lines with the leaf rust resistance gene Lr41. *Crop Sci.* 37:154-161.
6. Crossa, J., C. O. Gardner y R. F. Mumm. 1987. Heterosis among populations of maize (*Zea mays* L.) with different levels of exotic germplasm. *Theor Appl. Genet.* 73:445-450.
7. Davis, S. M. y P. L. Crane. 1976. Recurrent selection for rind thickness in maize and its relationship with yield, lodging and other plant characteristics. *Crop Sci.* 16:53-55.
8. De la Rosa, A., H. de León, G. Martínez y F. Rincón. 2000. Heterosis, habilidad combinatoria y diversidad genética en híbridos comerciales de maíz (*Zea mays* L.). *Agronomía Mesoamericana* 11(1): 113-122.
9. Gardner, C. O. y S. A. Eberhart. 1966. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics* 22 (3):439-452.
10. Gardner, C. O. 1967. Simplified methods for estimating constants and computing sums of squares for a diallel cross analysis. *Fitotec. Latinoam.* 4:1-12
11. Gardner, C. O. 1984. Información genética derivada utilizando el modelo Gardner-Eberhart para medias generacionales. *Rev. Fitotec. Mex.* 6:114-141.
12. Gordon, M. R., I. Camacho., N. De García., A. González., D. Pérez., A. Alvarado y J. Franco. 1993. Situación del achaparramiento en el cultivo de maíz en la región de Azuero, Panamá. Reunión Anual de la Sociedad del Programa Cooperativo Centroamericano para el Mejoramiento de Cultivos y Animales (PCCMCA), Guatemala. pp. 62-68.
13. Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. Jour. Biol. Sci.* 9:463-493.
14. Grogan, C. O. y E. E. Genetics of host reaction *Crop Sci.* 8:25 1-254.
15. Henríquez, P. y D. Jeffers. 1997. El achaparramiento del maíz. Patógenos, síntomas y diagnóstico. Síntesis de resultados experimentales del Programa Regional de Maíz (PRM) 1993-1995. CIMMYT-PRM. Guatemala. Vol. 5:283-290.
16. Hidalgo, C. H., D. Jeffers, G. Castañón y F. Rodríguez. 1998. Resistencia al achaparramiento del maíz mediante infestaciones de *Dalbulus maydis* en maíz. *Agronomía Mesoamericana* 9(2): 119-124.
17. INEGI. 1996. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, Ags. México.

18. Martín del Campo, y. S. 1980. Análisis de medias y componentes de varianza en tres grupos de poblaciones de maíz en el Norte-Centro de México. Tesis de MC. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 252 p.
19. Misevíc, D. 1989. Heterotic patterns among U. S. com belt, Yugoslavian and exotic maize populations. *Maydica* 34: 353-363.
20. Peña, R. A., F. Ramos G. y S. Martín del Campo V. 1997. Utilidad de líneas y variedades de maíz tropicales para la región templada. *Rev. Fitotec. Mex.* 20(1): 57-67.
21. Peña, L. A., J. D. Molina G., J. Ortíz C., T. Cervantes S., F. Márquez S. y J. Sahagún C. 1999. Heterosis intravarietal en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Rev. Fitotec. Mex.* 22(2): 199-213.
22. Sinobas, B. y L. Monteagudo. 1996. Análisis genético de un cruzamiento dialélico entre 9 poblaciones de maíz para los caracteres producción de grano, contenido de proteína, aceite y fibra. *ITEA-Producción Vegetal* 92 (1): 17-28.
23. Ulrich, J. F., J. A. Hawk y R. B. Carroll. 1990. Diallel analysis of maize Inbreds for resistance to gray leaf spot. *Crop Sci* 30: 1198-1200.
24. Urbina, R. 1997. Desarrollo de dos poblaciones tropicales de maíz con resistencia al complejo del achaparramiento. Programa Regional de Maíz (PRM) para Centro América y el Caribe, CIMMYT-PRM. Guatemala. 1993-1995. pp. 15-20.
25. Zúñiga, L. L. N., M. A. Cadena H., J. D. Molina G. y A. Rivera P. 1999, Resistencia genética a los virus X y Y (PVX y PVY) de la papa. *Agrociencia Serie Fitociencia* 33(4): 389-396.